

# ERGEBNISSE DER BIOLOGIE

ZWEITER BAND

SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG GMBH

# ERGEBNISSE DER BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN

VON

**K. v. FRISCH · R. GOLDSCHMIDT**  
MÜNCHEN                      BERLIN-DAHLEM

**W. RUHLAND · H. WINTERSTEIN**  
LEIPZIG                      ROSTOCK

ZWEITER BAND

MIT 177 ABBILDUNGEN



SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG GMBH  
1927

**ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG  
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN.**

**COPYRIGHT 1927 BY SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG  
URSPRÜNGLICH ERSCHIENEN BEI JULIUS SPRINGER IN BERLIN. 1927  
SOFTCOVER REPRINT OF THE HARDCOVER 2ND EDITION 1927**

ISBN 978-3-642-49433-8 ISBN 978-3-642-49712-4 (eBook)  
DOI 10.1007/978-3-642-49712-4

# Inhaltsverzeichnis.

**Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen.** Von Professor Dr. PETER STARK, Breslau.  
(Mit 42 Abbildungen.)

	Seite
Einleitung . . . . .	1
I. Die Bedeutung der Reizstoffe für das normale Wachstum . . . . .	3
Ergebnisse . . . . .	15
II. Phototropismus . . . . .	17
Ergebnisse . . . . .	33
III. Geotropismus . . . . .	34
1. Koleoptilen und Hypokotyle . . . . .	34
2. Keimwurzeln . . . . .	39
3. Erwachsene Pflanzen . . . . .	45
4. Ergebnisse . . . . .	50
IV. Traumatotropismus . . . . .	51
1. Koleoptilen . . . . .	51
2. Keimwurzeln . . . . .	62
3. Erwachsene Pflanzen . . . . .	64
4. Ergebnisse . . . . .	64
V. Haptotropismus . . . . .	65
Ergebnisse . . . . .	66
VI. Traumatonastie . . . . .	67
1. Mimosa . . . . .	67
2. Ranken . . . . .	82
3. Ergebnisse . . . . .	82
Schluß . . . . .	83
Literatur . . . . .	91

<b>Die BLAAUWsche Theorie des Phototropismus.</b> Von Dr. LEO BRAUNER, Jena. (Mit 11 Abbildungen.) . . . . .	95
Literatur . . . . .	115

<b>Die Georeaktionen der Pflanze.</b> Von Privatdozent Dr. WALTER ZIMMERMANN, Tübingen. (Mit 23 Abbildungen.) . . . . .	116
I. Einleitung . . . . .	116
II. Die „einfachen“ Georeaktionen . . . . .	119
A. Geotropismus . . . . .	119
1. Der äußere Ablauf der Erscheinung . . . . .	119
2. Die qualitative Analyse der geotropischen Reizreaktionskette . . . . .	121
a) Die Suszeption S. 122; b) Die Erregung (Induktion) S. 133;	
c) Die Reizstoffbildung S. 134; d) Reizstoffleitung S. 138;	
e) Die Endreaktion S. 140.	
Zusammenfassung . . . . .	140
3. Die quantitative Analyse der Reizreaktionskette . . . . .	150
a) Die Gültigkeit des Reizmengesetzes S. 151; b) Versuchsmaterial und Begleitumstände S. 156; c) Grenzen des Reizmengesetzes S. 158.	

	Seite
B. Geomorphosen (= „Barymorphosen“)	159
1. Quer (zur Organachse) angreifende Schwerkraft	159
a) Der äußere Ablauf S. 159; b) Analyse der Reizreaktionskette S. 164.	
2. Längs- (d. h. parallel zur Organachse) angreifende Schwerkraft	166
a) Die Schaffung einer Längspolarität S. 166; b) Modifikation der Längspolarität durch die Schwerkraft S. 166.	
C. Geotorsionen	168
D. Geotonus	169
1. Wachstumsbeeinflussung	169
a) Dauerwirkung S. 169; b) Geowachstumsreaktionen S. 171.	
2. Geotonische Beeinflussung einer geotropen Krümmung	172
a) Durch gleichzeitige Längs- und Querreizung S. 172; b) Quer- und Längsreizung hintereinander S. 174.	
E. Geotaxis	176
III. Die homogen zusammengesetzten Georeaktionen	178
A. Der Plagiogeotropismus	178
1. Die qualitative Analyse	179
2. Die quantitative Analyse	182
3. Wechsel der plagiotropen Gleichgewichtslage	189
a) Wechsel auf äußere Faktoren hin S. 189; b) Wechsel auf innere Faktoren hin S. 192.	
B. Wechselgeotropismen	195
1. Nyktinastische Bewegungen (Schlafbewegungen)	195
2. Ontogenetisch bedingte Wechselgeotropismen („Umstimmungs“-bewegungen)	201
a) Florale Bewegungen S. 201; b) Sonstige Wechselgeotropismen S. 204.	
C. Zusammenfassende Betrachtung über homogen zusammengesetzte Georeaktionen	206
IV. Heterogen zusammengesetzte Georeaktionen	209
A. Geotropismus und Phototropismus	209
B. Klimm- und Ausläuferbewegungen	210
C. Winde- und Rankenbewegungen	211
1. Windepflanzen	212
a) Der äußere Ablauf des Kreisens S. 212; b) Die Analyse der Kreisbewegungen S. 213.	
2. Ranken	219
V. Ökologie der Georeaktionen	221
VI. Die Phylogenie der Georeaktionen	229
A. Der historische Ablauf der Georeaktions-Phylogenie	229
B. Die richtenden Faktoren der Georeaktions-Phylogenie	232
VII. Definitionen-Übersicht	234
Literatur	240

### **Der Harnstoff im Haushalt der Pflanze und seine Beziehung zum Eiweiß.** Von Professor Dr. A. KIESEL, Moskau.

Einleitung	257
I. Die Harnstoff bildenden Gruppen der Eiweißkörper	260
II. Die Entstehung des Harnstoffes durch Eiweißabbau im Organismus	262
III. Die Verbreitung der Urease	271
IV. Das Auftreten von Harnstoff in Pflanzen	275

	Seite
V. Harnstoff, Asparagin und Glutamin . . . . .	280
VI. Die synthetische Harnstoffbildung im Organismus . . . . .	284
VII. Die Entstehung, Rolle und Umwandlung des Harnstoffs in Pilzen	290
VIII. Die Harnstoffbildung als Anpassung . . . . .	301
Literatur . . . . .	304

**Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich.**

Von Professor Dr. FRITZ VON WETTSTEIN, Göttingen.  
(Mit 12 Abbildungen.)

Einleitung . . . . .	311
I. Terminologische Vorbemerkung . . . . .	313
II. Experimentelle Ergebnisse . . . . .	315
1. Entstehung polyploider Rassen . . . . .	315
2. Eigenschaften polyploider Rassen . . . . .	319
III. Zytologisch ermittelte Tatsachen . . . . .	344
IV. Theoretischer Ausblick . . . . .	347
Literatur . . . . .	352

**Der GOLGISCHE BINNENAPPARAT. Ergebnisse und Probleme.**

Von Dr. WERNER JACOBS, München. (Mit 6 Abbildungen.)

Einleitung . . . . .	357
I. Probleme der Morphologie des GOLGISCHEN APPARATES .	359
1. Darstellungsmethoden und daraus sich ergebende Probleme .	359
2. Probleme der Gestalt und Struktur des GOLGI-APPARATES. Unter-	
suchungen an tierischen Zellen . . . . .	366
3. Der GOLGI-APPARAT IN PFLANZENZELLEN . . . . .	371
II. Der GOLGI-APPARAT IN SEINER BEZIEHUNG ZUR ZELLFUNKTION	372
1. Der GOLGI-APPARAT WÄHREND DER MITOSE . . . . .	374
2. GOLGI-APPARAT UND ONTOGENETISCHE DIFFERENZIERUNG . . . . .	376
a) Der GOLGI-APPARAT IN DEN GESCHLECHTSZELLEN S. 376; b) Der	
GOLGI-APPARAT WÄHREND DER FURCHUNG S. 382; c) Das Verhalten	
des GOLGI-APPARATES BEI DER NERVENZELLENENTWICKLUNG S. 383;	
d) Der GOLGI-APPARAT IN KNORPELZELLEN BEI OSSIFIKATION S. 384.	
3. Der GOLGI-APPARAT IN BEZIEHUNG ZUR FUNKTION VOLLENTWICKELTER	
Gewebe . . . . .	385
4. Allgemeine Gesichtspunkte und Ausblicke . . . . .	401
Literatur . . . . .	402

**HISTOCHEMIE DER QUERGESTREIFTEN MUSKELFASERN.** Von Geheimrat

Professor Dr. W. BIEDERMANN, Jena. (Mit 27 Abbildungen.)

I. Das Verkürzungseiweiß und seine Lokalisation . . . . .	416
1. Allgemeines . . . . .	416
2. Die Einwirkung von Wasser, Salzen und Säuren auf quergestreifte	
Wirbeltiermuskeln . . . . .	432
3. Beziehungen zwischen Struktur und Funktion der Skelettmuskeln	
der Insekten . . . . .	447
4. Die Entwicklung von Wasser, Salzen und Säuren auf Insekten-	
muskelfasern . . . . .	456
II. Das Sarcoplasma und seine Bedeutung . . . . .	468
Literatur . . . . .	499

<b>Die Milz.</b> Mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes. Von Professor Dr. EMIL v. SKRAMLIK, Freiburg i. B. (Mit 9 Abbildungen.)	
I. Anatomie der Milz . . . . .	505
II. Die chemische Zusammensetzung der Milz . . . . .	511
III. Die Funktion der Milz . . . . .	514
1. Die Volumschwankungen der Milz . . . . .	515
a) Die Zusammenziehung der Milz und deren Abhängigkeit vom nervösen Einfluß S. 515; b) Die Bedeutung der Volumschwankungen der Milz für die Blutverteilung S. 524.	
2. Die Bedeutung der Milz bei der Blutbildung . . . . .	530
a) Die Bildung roter Blutkörperchen in der Milz S. 530; b) Die Zerstörung der roten Blutkörperchen in der Milz S. 530; c) Die Bildung weißer Blutkörperchen in der Milz S. 533; d) Das Verhalten der Milz gegenüber den übrigen Blutbestandteilen S. 533.	
3. Die Folgen der Milzentfernung . . . . .	534
a) Allgemeine Erscheinungen S. 535; b) Das Verhalten anderer Organe S. 536; c) Die Veränderungen des Blutbildes S. 537; d) Die Verwertung der Abbauprodukte des Blutfarbstoffs S. 539; e) Die Veränderungen im Stoffwechsel S. 541.	
4. Milztransplantation und Wirkung von Milzextrakten . . . . .	544
Literatur . . . . .	544
<b>Die zytotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung.</b> Von Professor Dr. RICHARD GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem. (Mit 47 Abbildungen.)	
1. Begriffsbestimmung . . . . .	555
2. Die Intersexualität . . . . .	556
I. Historisches . . . . .	556
II. Diploide Intersexualität . . . . .	557
AA. Intersexualität innerhalb genetischer Zweigeschlechtlichkeit	557
A. Die Wirbellosen . . . . .	557
a) Die Intersexualität von <i>Lymantria dispar</i> . S. 557; b) Diploide Intersexualität bei anderen Lepidopteren S. 599; c) Diploide Intersexualität bei <i>Drosophila simulans</i> S. 602; d) Intersexualität bei <i>Pediculus</i> S. 605; e) Intersexualität bei Crustaceen S. 607; f) Andere Wirbellose S. 608.	
B. Die transitorische Intersexualität der niederen Wirbeltiere	611
a) Die Amphibien S. 611; b) Die Fische S. 632.	
C. Intersexualität bei höheren Wirbeltieren . . . . .	634
a) Die Vögel S. 634; b) Die Säugetiere S. 642.	
BB. Intersexualität ohne gametische Zweigeschlechtlichkeit . .	656
III. Triploide Intersexualität . . . . .	656
A. Historisches . . . . .	657
B. Die triploiden Intersexe bei Speziesbastarden von Schmetterlingen . . . . .	658
a) Saturniden S. 658; b) Bistoniden S. 659.	
C. Triploide Intersexe durch Befruchtung parthenogenetischer Eier . . . . .	662
D. Die triploiden Intersexe bei <i>Drosophila</i> . . . . .	670
E. Die Theorie der triploiden Intersexualität . . . . .	672
3. Der Gynandromorphismus . . . . .	679
<b>Namenverzeichnis</b> . . . . .	684
<b>Sachverzeichnis</b> . . . . .	695

# Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen.

Von PETER STARK, Breslau.

Mit 42 Abbildungen.

## Einleitung.

Seitdem vor nunmehr zwei Jahrzehnten FITTING (3) die pflanzlichen Reizleitungsvorgänge in einer ebenso ausführlichen wie tiefgründigen Darstellung behandelt hat, sind unsere Erfahrungen nach den verschiedensten Seiten hin bereichert worden. Eine der wichtigsten Tatsachen, die dabei gewonnen worden sind, ist diejenige, daß — zum mindesten streckenweise — sich der Reizleitungsvorgang in viel einfacherer Weise gestalten kann, als man sich das häufig vorgestellt hat: Es gelingt, eine Reizübertragung zu erzielen, wenn zwischen Perzeptionszone und Reaktionszone der organische Zusammenhang unterbrochen wird und eine Übermittlung des Reizes nur noch auf dem Wege der Diffusion möglich ist. Das besagt aber, daß bei diesem Prozeß der Erregungszustand, der eine *aktive* Beteiligung der lebenden Zellen voraussetzt, ausgeschaltet werden kann. Zum mindesten an der Unterbrechungszone kann die Weitergabe nur auf dem Übertritt bestimmter chemischer Stoffe beruhen. Danach hat man sich vorzustellen, daß durch den äußeren Reiz im lebenden Gewebe Umsetzungen induziert werden, die zur Produktion von „Reizstoffen“, oder, wie man jetzt häufig sagt, „Hormonen“ führt, und zwar entstehen sie nach der geläufigen Auffassung im Anschluß an den Perzeptionsprozeß und als dessen Folge.

Der Wirkungsbereich dieser Reizstoffe ist sicher sehr ausgedehnt, und man hat ihre Bedeutung schon auf den verschiedensten Reizgebieten wahrscheinlich machen können. Je nach der Entstehungsursache und Wirkungsweise hat man sie verschieden benannt, man spricht von Wundhormonen, Nekrohormonen (ja sogar Hungerhormonen), von Wuchsstoffen, Zellteilungsstoffen, Hemmungsstoffen usw.

Auf den folgenden Blättern soll bloß die Rede sein von den neueren Erfahrungen, die zu der Annahme solcher Reizstoffe hindrängen; wir behandeln also nur einen Ausschnitt aus dem Reizleitungsproblem, das natürlich an sich noch ganz andere Fragestellungen umfaßt. Aber noch in weiterer Hinsicht soll der Stoff eingengt werden. Wie schon oben angedeutet, entfalten die Reizstoffe ihre Tätigkeit bei den verschieden-



sten Lebensvorgängen. Es sei hier nur, um ein bekanntes Beispiel herauszugreifen, erinnert an die Versuche von HABERLANDT und seinen Schülern über Zellteilungs- und Wundhormone. HABERLANDT (2) fand, daß Gewebefragmente von Knollen, Stengeln und Blättern keine Teilungen mehr vollziehen, wenn sie unter eine gewisse Größe herabsinken, und zwar zeigte die nähere Beobachtung, daß es dabei auf das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Elementen des Leptomys, von dem offenbar der maßgebende Reiz ausgeht, ankommt. HABERLANDT nimmt an, daß von dem Leptom *Zellteilungshormone* abgegeben werden. Damit vereinbart sich gut die Tatsache, daß auch bei leptomfreien Stücken Zellteilungen erscheinen, wenn man ihnen leptomhaltige anlegt. Diese Versuche HABERLANDTS wurden von seinem Schüler LAMPRECHT derart erweitert, daß nun art- und gattungsfremde Gewebestücke kombiniert wurden. Dabei erwies sich der Erfolg in gewissem Maße von der Verwandtschaft der miteinander in Kontakt stehenden Fragmente abhängig. „Der Reizstoff ist nicht arteigen, er wirkt auch zwischen verwandten Arten, doch nur bei naher Verwandtschaft (z. B. zwischen *Bryophyllum*-Arten untereinander, *Peperomia*-Arten untereinander), ja bisweilen sogar bei nahe verwandten Gattungen (z. B. zwischen *Bryophyllum calycinum*, *B. crenatum* und *Kalanchoe glandulosa*). Er wirkt aber niemals zwischen entfernter stehenden Gattungen und zwischen verschiedenen Familien (Piperaceen und Crassulaceen).“

Entsprechende Beobachtungen liegen für die *Wundhormone* vor. HABERLANDT (3) fand, daß bei Kohlrabischeibchen in den unterhalb der Schnittfläche gelegenen Zellagen Teilungen auftreten, die auf Diffusion von Wundstoffen zurückgeführt werden. Zwei Kontrollversuche geben dieser Auffassung die nötige Stütze. Wäscht man die Schnittfläche sorgfältig ab, so daß alle Spuren der verletzten Zellen entfernt werden, dann bleiben die Teilungen aus, können aber auch an solchen gesäuberten Schnittflächen erzielt werden, wenn man nachträglich Wundextrakt aufstreicht. Ganz analoge Verhältnisse haben sich bei den Blättern von Crassulaceen herausgestellt (*Bryophyllum*, *Echeveria*, *Crassula*, *Sedum* und *Sempervivum*). Auch hier sind Kombinationen zwischen den verschiedenen Gattungen angestellt worden, die von einem positiven Erfolg gekrönt waren: Der Wundextrakt wirkt auch beim Auftragen auf die Schnittflächen fremder Blätter; dagegen greift der Wirkungsbereich nicht auf fremde Familien über. Auch hierin gelangt eine gewisse Spezifität der Reizstoffe zum Ausdruck.

HILDEGARD REICHE, eine Schülerin HABERLANDTS, hat bei verschiedenen anderen Objekten (Kartoffel, Begonie, Tausendblatt und Seerose) Wundextrakte hergestellt und diese in die Intercellularen künstlich eingespritzt. Es zeigte sich, daß in der Nachbarschaft der eingeführten Wundstoffe Zellteilungen auftreten und daß mitunter Thyllenbildungen in den Intercellularraum hervorzunehmen, die sich dem Diffusionszentrum

zuwenden. Auch die Zellwände der tiefer gelegenen Zellen zeigen hier wie bei den Kohlrabi- und Crassulaceenversuchen eine deutliche Beziehung zum Diffusionsstrom, die darauf zurückzuführen ist, daß sich die Kernteilungsspindeln in die Diffusionsrichtung einstellen. Infolgedessen verlaufen die neu eingelegten Wände senkrecht dazu.

Auf all diese Befunde sollte hier nur ganz kurz hingewiesen werden, weil sich hier mannigfaltige Beziehungen zu den Tatsachen ergeben, die im Mittelpunkt der folgenden Darstellung stehen. Es sollen hier — und damit gelangen wir zur zweiten Einschränkung — nur die Untersuchungen in den Kreis der Betrachtung gezogen werden, die sich auf die Reizbewegungen der höheren Pflanzen, auf die Tropismen und die Nastien beziehen. Dieser Rahmen kann freilich deshalb nicht streng eingehalten werden, weil im Anschluß an die tropistischen Reizleitungen Hypothesen aufgestellt worden sind, die auf das normale Wachstum Bezug nehmen und darin gipfeln, daß durch den tropistischen Eingriff nur das Walten von Reizstoffen, die schon ursprünglich vorhanden sind, in andere Bahnen gedrängt wird. Von diesen Reizstoffen wird angenommen, daß sie bei ungestörten Verhältnissen gleichmäßig vom Vegetationspunkt herabdiffundieren und dadurch für einen regelten Zuwachs des sich streckenden Organes sorgen. Diese Dinge sollen in einem besonderen Kapitel vorangestellt werden, da je und je wieder auf sie zurückgegriffen werden muß.

## I. Die Bedeutung der Reizstoffe für das normale Wachstum.

Es ist eine genugsam bekannte Tatsache, daß von dem Vegetationspunkt nicht nur ein *dirigierender Einfluß* auf die Differenzierung der Zellen und Organe ausgeht, sondern daß auch das Wachstum unter seinem Einfluß steht. Das tut sich in sehr deutlicher Weise kund, wenn durch Dekapitation die Sproßspitze entfernt wird. Es greift eine von Objekt zu Objekt verschieden starke Wachstumshemmung Platz, die nicht nur mit dem Wundshock im Zusammenhang steht, sondern auch darauf zurückzuführen ist, daß nunmehr der Zustrom bestimmter Stoffe ausbleibt, die im folgenden mit E. SEUBERT als Wachstumsregulatoren bezeichnet werden sollen und zweifellos zu den Reizstoffen gehören. Sie unterscheiden sich von den später zu behandelnden Reizstoffen dadurch, daß ihre Bildung nicht erst durch einen äußeren Reiz ausgelöst wird, sondern daß sie schon ursprünglich im Vegetationspunkt vorhanden sind. In ihnen kann man das Vehikel erblicken, vermittels dessen die Sproßspitze das Wachstum der tiefer liegenden Zonen im normalen Gang erhält.

Die *wachstumshemmende Wirkung der Dekapitation* ist in der älteren Literatur oft behandelt worden. Diese Angaben wurden neuerdings

vielfach bestätigt, für Dikotylenkeimstengel von BEYER und STARK (7), für Gramineenkoleoptilen, die zwar keine Sprosse darstellen, aber sich in dieser Hinsicht gleich verhalten, von STARK (2), SÖDING (1), SEUBERT (2), CHOLODNY (1) und BEYER. Daß bei den Dikotylenkeimlingen die Hemmung nicht einfach durch das Fehlen der in den Keimblättern gestapelten Reservestoffe bedingt ist, wurde im Einklang mit der Auffassung von ROTHERT bei *Helianthus* von BEYER sowohl wie von STARK dargetan: Entfernt man nur die Kotyledonen und nicht die Plumula, dann tritt nur eine unbedeutende Hemmung ein.

Für die Wurzeln liegen in der älteren Literatur keine übereinstimmenden Resultate vor. Es wird sowohl Wachstumshemmung, wie auch Förderung als Folge der Dekapitation angegeben. Stümpfe, die mit flüssigem Wasser im Kontakt sind, zeigen nach WIESNER eine erhebliche Förderung. Das könnte vielleicht darauf beruhen, daß dort, wo Hemmung verzeichnet wird, irgendwelche sonstige Störungen vorliegen. Ganz neuerdings hat nun CHOLODNY (2) den Nachweis erbracht, daß bei den Wurzeln von *Lupinus angustifolius* Dekapitation tatsächlich eine *Wachstumsbeschleunigung* von 12 vH. hervorruft, nicht nur in Wasser, sondern auch in feuchter Luft. *Möglicherweise verhalten sich alle die Wurzeln ganz allgemein konträr zum Sproß.*

Die oben vertretene Auffassung, daß es sich bei der Regelung des Wachstums um eine Weitergabe von Reizstoffen handelt, läßt sich aus den Folgen der Dekapitation allein natürlich nicht ableiten, stützt sich vielmehr auf ganz andersartige Versuche. Indem wir hier ein wenig den historischen Weg verlassen, beginnen wir mit den Beobachtungen von SÖDING, die speziell dieser Fragestellung zugewandt waren. SÖDING (1) ging in folgender Weise vor: Er beraubte die zylindrischen Keimscheiden (Koleoptilen) von Haferkeimlingen durch einen glatten horizontalen Schnitt ihrer Spitze, klebte aber diese Spitze der Hälfte der Versuchsobjekte mit Gelatine wieder auf. Es war auf diese Weise die Möglichkeit geboten, daß von der Spitze nach dem Stumpf Stoffe auf dem Wege der Diffusionen übertreten konnten. Gehen nun von der Spitze tatsächlich wachstumsfördernde Reizstoffe aus, dann müssen die mit Spitze versehenen Stümpfe ein rascheres Wachstum zeigen als die spitzenlosen Vergleichsstümpfe. Dies ist nun tatsächlich eingetreten. Das ist auf der folgenden Tabelle zu ersehen, die nur einen summarischen Überblick der Mittelwerte der von SÖDING in Gang gesetzten Einzelserien liefert.

Tabelle I (*Avena sativa*).

Behandlung	Mittlerer Zuwachs pro 5 Stunden in den verschiedenen Serien				
	Serie I	Serie II	Serie III	Serie IV	Serie V
Nur dekapitiert. . . . .	0,57 mm	0,76 mm	0,78 mm	0,53 mm	0,41 mm
Dekapitiert, Spitze aufgesetzt	1,43 „	1,23 „	1,49 „	1,14 „	0,80 „

Die in der Tabelle verzeichneten Daten lassen erkennen, daß die Stümpfe mit wieder aufgesetzter Spitze manchmal mehr als den doppelten Zuwachs aufweisen.

BEYER hat diesen Versuch mit der Abwandlung wiederholt, daß er die abgetragenen Spitzen nicht sofort aufsetzte, sondern damit 24 Stunden zuwartete, um den Reizstoffen die Möglichkeit zu geben, auszuwandern. In welcher Weise freilich die Stümpfe aufbewahrt wurden, wird leider nicht bemerkt. Wurden diese Spitzen nun nachträglich auf die Stümpfe verbracht, so blieb eine Wachstumsförderung aus.

In einer späteren Mitteilung hat dann SÖDING (2) seine Befunde weiter ausgebaut. Bei längerer Registrierung des Wachstums hat sich herausgestellt, daß nunmehr ein Umschlag eintritt derart, daß jetzt die Stümpfe ohne aufgesetzte Spitze voraneilen und schließlich die Vergleichsstümpfe wieder überholen. Die zahlenmäßigen Unterlagen liefert Tab. II.

Tabelle II (*Avena sativa*).

Behandlung	Zuwachs in den ersten 5 Stdn.	Zuwachs in 13 weiteren Stdn.	Gesamtzuwachs
A. nur dekapitiert . . . . .	0,59 mm	2,73 mm	3,32 mm
B. dekapitiert, Spitze aufgesetzt .	0,87 „	1,66 „	2,53 „
C. normale Keimlinge . . . . .	1,37 „	3,27 „	4,64 „

In Serie A (spitzenlose Stümpfe) beträgt der Zuwachs in den ersten 5 Stunden 0,59 mm, in 13 weiteren Stunden 2,75 mm; die entsprechenden Daten in Serie B (Stümpfe mit wieder aufgesetzter Spitze) betragen 0,87 bzw. 1,66. Die spitzenlosen Stümpfe sind also anfangs im Hinter-, nachher im Vordertreffen und überragen auch in ihrer Gesamtleistung mit 3,32 mm die Versuchspflanzen der Serie B, die nur 2,53 mm erreichen. In Serie C sind die Vergleichsdaten von normalen Keimlingen, die sich hinsichtlich ihrer Wuchsleistung immer an der Spitze halten, gegeben. Hier sind natürlich nur die Zuwachse der unteren Zone gemessen, die den Stümpfen entspricht.

Genau dieselben Ergebnisse erhielt SÖDING, wenn in der Serie mit wiederaufgesetzter Spitze zwischen Spitze und Stumpf ein mit Gelatine getränktes Stückchen Filtrierpapier eingelegt und dadurch der Diffusionsweg erschwert war. Die Reizstoffe passieren also ungestört das Hindernis.

Es ist nun zu erklären, wodurch der Wachstumsumschlag in den beiden Vergleichsserien zustande kommt. SÖDING trägt folgende Hypothese vor: Die wachstumsfördernden Stoffe sind in der Spitze lokalisiert und werden von hier aus nach der Basis weitergegeben; daher zunächst das Zurückbleiben der Keimlinge ohne wiederaufgesetzte Spitze. Daß nun nachträglich die spitzenlosen Stümpfe voraneilen, das

ist darauf zurückzuführen, daß im Laufe der Zeit hier die Spitzenfunktion regeneriert wird; der oberste Teil des Stumpfes nimmt wieder in seinem physiologischen Verhalten den Charakter einer normalen Spitze an, d. h. in diesem Falle, er produziert seinerseits Wuchsstoffe. Diese Auffassung findet auch in messenden Versuchen von BEYER eine Stütze, bei denen schließlich die Stümpfe sogar die Wachstumsgeschwindigkeit normaler Keimlinge erreichten. Diese Spitzenregeneration — und das ist der leitende Gedanke — unterbleibt aber, wenn die Spitze nachträglich wieder aufgesetzt wird. Die aufgesetzte Spitze übt also einen doppelten Einfluß aus: sie gibt ihre eigenen Wuchsstoffe ab, hemmt aber gleichzeitig den Stumpf, seine Spitzenfunktion wiederherzustellen. Wir werden am Schlusse dieses Abschnittes einen ganz anderen Fall solcher Hemmung kennen lernen.

Die Vermutung SÖDINGS ist einer Prüfung zugänglich; man braucht nur zu dekapitieren, einen Tag zuzuwarten und dann den Stümpfen die oberste Zone abzuschneiden, und diese ihrerseits als Spitze aufzutragen. Wenn dann der Erfolg derselbe ist, wie bei normalen Spitzen, d. h. wenn dann dieselben Wachstumserscheinungen, erst Förderung, dann Hemmung, auftreten, dann ist für die Hypothese die notwendige Erfahrungsunterlage gegeben. Um diesem Schluß die nötige Stütze zu verleihen, hat SÖDING aber erst folgenden Versuch angestellt: Keimlinge wurden in der üblichen Weise dekapitiert, und die Koleoptilspitze wurde in eine Ober- und eine Unterhälfte zertrennt. Dann wurde in einer Serie die Oberhälfte, in einer anderen die Unterhälfte aufgetragen, und zwar sofort nach der Amputation. Das Messungsergebnis enthält die Tab. III.

Tabelle III (*Avena sativa*).

Behandlung	Zuwachs in den ersten 5 Stdn.	Zuwachs in 13 weiteren Stdn.	Gesamtzuwachs
Nur dekapitiert	0,26 mm	1,30 mm	1,56 mm
Dekapitiert, untere Hälfte der Spitze aufgesetzt . . . . .	0,26 „	1,30 „	1,56 „
Dekapitiert, obere Hälfte der Spitze aufgesetzt . . . . .	0,38 „	0,76 „	1,14 „

Aus dieser Tabelle folgt mit Deutlichkeit, daß die erst wachstumsfördernde und nachher hemmende Wirkung tatsächlich auf die Spitze lokalisiert ist; eine solche Wirkung der unteren Hälfte des Spitzenstückes bleibt hier völlig aus. Nicht alle Versuche SÖDINGS waren in dieser Hinsicht gleich drastisch, indessen lagen die Verhältnisse im Prinzip gleich.

Ganz anders ist nun das Bild, wenn man den dekapitierten Stümpfen die obere Zone am folgenden Tag abschneidet und diese in derselben Weise aufträgt (Tab. IV).

Tabelle IV (*Avena sativa*).

Behandlung	Zuwachs in den ersten 5 Stdn.	Zuwachs in 13 weiteren Stdn.	Gesamtzuwachs
A. nur dekapitiert . . . . .	0,58 mm	1,88 mm	2,46 mm
B. dekapitiert, Spitze des Stumpfes aufgesetzt . . . . .	0,76 „	1,21 „	1,97 „

Jetzt wirkt der aufgesetzte Koleoptilzylinder genau so, wie wenn er sich um eine normale Spitze handelt, d. h. er hat physiologisch Spitzencharakter angenommen. Das ist aber gerade das, was in den Versuchen bewiesen werden sollte<sup>1)</sup>.

Die Ergebnisse SÖDINGS haben dann neuerdings eine Bestätigung durch CHOLODNY (1) erfahren, der bei Maiskoleoptilstümpfen durch das Wiederaufsetzen der Spitze ebenfalls eine Wachstumsförderung ermitteln konnte. Die späteren Etappen der Entwicklung hat er aber nicht verfolgt. CHOLODNY (2) hat dann in einer weiteren Studie den Wurzeln seine Aufmerksamkeit zugewendet. Seine Beobachtungen beziehen sich auf *Lupinus angustifolius*. Es wurde oben darauf hingewiesen, daß er hier als Folge der Dekapitation eine Wachstumsbeschleunigung dartun konnte, was die Auffassung stützte, daß hier von der Spitze eine Depressionswirkung ausgeht. Tatsächlich wachsen Wurzelstümpfe, denen die Spitze wieder angefügt ist, um 5 vH. *langsamer* als spitzenlose Vergleichsstümpfe. Dieser Betrag ist freilich sehr gering, indessen weist CHOLODNY darauf hin, wie sehr die Spitzen durch das Dekapitieren leiden.

Wir verdanken CHOLODNY dann weiterhin Experimente, bei denen die Koleoptilspitzen von Mais auf *Wurzelstümpfe* gefügt wurden. Auch hier war eine — und zwar eine sehr beträchtliche — Depression zu verzeichnen. Diese Tatsache ist um so auffälliger, als ja Koleoptilspitzen auf Koleoptilstümpfe aufgetragen eine Wachstumsbeschleunigung nach sich ziehen. Die Vergleichsdaten sind:

Hemmung des Wurzelstumpfs durch die Koleoptilspitze: 64 : 100,

Förderung des Koleoptilstumpfs durch die Koleoptilspitze: 144 : 100.

Da es nun *dieselben* Stoffe sind, die von der Koleoptilspitze auf Koleoptil- und Wurzelstümpfe übertreten, so muß man annehmen, daß sie polar wirken, d. h. *daß ein und derselbe Stoff auf Koleoptile und Wurzel einen konträren Einfluß ausübt*. Das ist auch der Schluß, zu dem CHOLODNY gelangt, nachdem er die abweichende Deutung von JOST, es könne sich um Konzentrationsunterschiede des Reizstoffes handeln, als unwahrscheinlich zurückgewiesen hat. „Meines Erachtens ist die Erklärung vielmehr in der verschiedenen Beschaffenheit des Plasmas

<sup>1)</sup> Ganz neuerdings ist SÖDING bei den Infloreszenzachsen von *Cardamine* und einigen Kompositen zu Ergebnissen gelangt, die in schönster Weise mit den an *Avena* gewonnenen Erfahrungen übereinstimmen (3).

von positiv und negativ geotropischen Organen zu suchen.“ Man darf diesem Schluß wohl unbedenklich zustimmen.

Schließlich berichtet CHOLODNY noch über eine Versuchsanordnung, bei der dem Versuchsobjekt allerlei zugemutet wurde. Um so erfreulicher ist der überraschende Erfolg. Es wurden lange Zylinder aus dem Keimstengel von *Lupinus angustifolius* herausgeschnitten, und vermittels eines eigens dazu hergestellten Bohrers wurde aus diesen Zylindern der mittlere Teil (d. h. der Zentralzylinder) herausgebohrt, so daß nur noch ein Rindenhohlzylinder übrig bleibt. In begreiflicher Weise reagieren die Objekte auf einen so einschneidenden Eingriff derart, daß das Wachstum sehr stark retardiert wird. Nun wurden in diese Hohlzylinder



Abb. 1. Maiskoleoptilspitze im Hypokotylhohlzylinder von *Lupinus*.

dekapierte Maiskoleoptilspitzen eingefügt, die sich gerade in einem Alterszustand befanden, daß sie sich den Innenwänden des Hohlzylinders schön anfügten (Abb. 1). Das Resultat dieser interessanten Versuche war folgendes: „Die unverletzten, etwa 3 cm langen Sproßstücke von *Lupinus* zeigten bei 18—20° C einen durchschnittlichen Zuwachs von 3 mm in 12 Stunden. Das Wachstum von ausgebohrten Stengeln ohne Spitzen war natürlich viel langsamer, sie verlängerten sich während derselben Zeit und bei derselben Temperatur nur um 1 mm. Wenn nun in solche Sproßstücke eine *Zea*-Spitze eingesetzt wurde, so betrug deren Zuwachs schon 2 mm pro 12 Stunden, zuletzt zeigten die ausgebohrten Stengel mit 4—6 *Zea*-Spitzen einen noch größeren Zuwachs, der jedoch der Zahl der eingesetzten Spitzen keineswegs proportional war und 2,5—3,0 mm pro 12 Stunden nicht zu übersteigen pflegte. So sehen wir, daß die von der *Zea*-Spitze ausgeschiedenen Wuchshormone das Wachstum von ausgebohrten Stengelstücken von Lupine merklich fördern, so daß diese manchmal ungefähr dieselbe Wachstumschnelligkeit aufweisen, die für unverletzte Sproßstücke normal ist.“

Nach diesen Versuchen<sup>1)</sup> üben die Wuchsstoffe ihren Einfluß auch auf andersartige Organe aus, die außerdem den Vertretern systematisch fernstehender Pflanzen angehören. Das steht im Einklang mit den oben skizzierten Versuchen von CHOLODNY, bei denen die Wurzelspitzen von *Lupinus* auf *Zea*-Stümpfe übertragen wurden.

Alle bisher behandelten Versuche haben das Gemeinsame, daß bei aller Mannigfaltigkeit der Versuchsanordnung im einzelnen für einen symmetrischen Zustrom der Reizstoffe gesorgt war. Bei *exzentrischem* Zustrom, wenn also in irgendwelcher Weise veranlaßt wird, daß die

<sup>1)</sup> Leider werden in diesem Falle, wie bei den übrigen Wachstumsmessungen, die Einzeldaten nicht geliefert, so daß man sich über die variationsstatistische Sicherheit kein Urteil bilden kann. Das wäre aber bei so prinzipiellen Feststellungen wünschenswert.

Reizstoffe einer bevorzugten Flanke in besonderem Maße zufließen, muß natürlich zwangsweise eine Krümmung auftreten, die bei wachstumsbeschleunigenden Substanzen *negativen*, bei wachstumshemmenden aber *positiven* Charakter trägt. Solche Verhältnisse lassen sich aber in verschiedener Weise erzielen. Folgende Wege sind eingeschlagen worden:

1. Man trägt die dekapitierte Spitze symmetrisch auf, d. h. entsprechend ihrem ursprünglichen Zusammenhang, unterbindet aber den Abstrom der Reizstoffe dadurch, daß man die Diffusion einseitig hemmt, und zwar durch einseitige Einlage eines Platinscheibchens oder dergleichen. Solche Versuche sind erstmalig von PAÁL hergestellt worden bei den Koleoptilen von *Avena*. Die Koleoptile wurde hier in bekannter Weise abgeschnitten. Um ein Verrutschen der Platinscheibchen zu vermeiden, wendet man freilich mit Vorteil besser Keilschnitte an, wie sie in Abb. 2 dargestellt sind; von der einen Seite fügt man nun das Platinscheibchen ein. Diese Versuchsanordnung hat nun zur Folge, daß die wachstumsfördernden Substanzen nur der in der Figur rechten Flanke zugute kommen. Es erscheint eine Krümmung, die dem Platinscheibchen zugewendet ist.



Abb. 2. *Avena* dekapitiert, halbseitige Platineinlage.

BEYER hat solche Versuche mit demselben Resultat für die Hypokotyle von *Helianthus* wiederholt.

2. Die Spitze wird seitlich verschoben und dadurch eine Flanke im Zustrom gefördert. Auch diese Versuchsanordnung wurde erstmals von PAÁL (2) durchgeführt, und zwar bei der Koleoptile von *Coix*, einem Gras, das durch seine Größe ein feineres Arbeiten erleichtert. Die Art der Zusammenfügung von Spitze und Stumpf ist in Abb. 3 wiedergegeben. „Das Resultat war, daß die Hypokotyle sich krümmten, und zwar derart, daß diejenige Flanke, der der koleoptilare Teil aufsaß, konvex wurde. Diese Krümmungen waren recht stark, sie gingen bis zu 90° oder auch bis zur Bildung einer Schlinge.“



Abb. 3. *Coix* dekapitiert, Spitze seitlich verschoben.

Zu demselben Ergebnis gelangte NIELSEN bei *Avena*, desgleichen BEYER (2). Aber BEYER hat seine Beobachtungen auch auf eine dikotyle Pflanze ausgedehnt, die Keimstengel von *Helianthus*. Zu dem Zweck wurden die Hypokotylspitzen, welche die Keimblätter und die Plumula tragen, abgeschnitten, und das Spitzenstück mit seitlicher Verschiebung dem Hypokotylstumpf angefügt. Es trat wieder eine Krümmung auf, die der Flanke zugewendet war, an welcher kein Kontakt herrschte, also kein Übertritt von Reizstoffen stattfand. Das Bild blieb unverändert, wenn das Spitzenstück zuvor seiner Keimblätter beraubt war. Diese



Feststellung ist deshalb von Bedeutung, weil daraus hervorgeht, daß die Wachstumsbeschleunigung der geförderten Flanke nicht etwa eine Folge davon ist, daß aus den Keimblättern *Reservestoffe* zugeführt werden, vielmehr kommt es auf die *Reizstoffe* an, die von der Plumula ausströmen. Es wurde früher darauf hingewiesen, daß diese Auffassung von ganz anderer Seite eine Stütze erhält. Nach derselben Richtung weist die Beobachtung, daß keine Krümmung erfolgt, wenn man auf den spitzenlosen Stumpf einseitig ein Keimblatt mit freier Schnittfläche aufsetzt.

Es ist natürlich mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß in der obersten Region des Hypokotyls ein gewisser Reichtum an Reizstoffen herrscht, erst weiter hinab werden sie schrittweise verbraucht sein. Deshalb ist auch eine, wenngleich leichtere, Krümmung zu erwarten, wenn man den Spitzenstücken, bevor sie exzentrisch aufgesetzt werden, die Plumula nimmt. BEYER hat solche Versuche ausgeführt und konnte auch hier eine Reaktion verzeichnen. Wenn man aber mit der Übertragung solcher Spitzen einen Tag zuwartet, dann werden die in dem Spitzenstück vorhandenen Reizstoffe abgewandert sein. So ist es verständlich, daß mit solchen Stücken kein Erfolg mehr zu erzielen war<sup>1)</sup>.

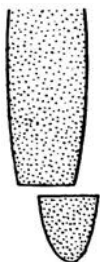


Abb. 4. *Vicia Faba*, Wurzel dekapitiert, Spitze seitlich verschoben.

Die Frage, ob, wie wohl zu vermuten steht, bei den Wurzeln die Verhältnisse gleich liegen, ist in der Literatur nirgends eingehend behandelt. Bei der konträren Wirkung der Wurzelspitze ist natürlich eine entgegengesetzte Reaktion zu erwarten. Als Beleg könnte nur ein Versuch angeführt werden, den SNOW angestellt hat. SNOW setzte mit seitlicher Verschiebung die Wurzelspitzen von *Vicia Faba* an die zugehörigen Stümpfe (Abb. 4), und es erschien nun eine Reaktion, die der Kontaktflanke *zugewendet* war. Die zu erwartende Reaktionsumkehr ist tatsächlich vorhanden. SNOW ist sich nicht ganz schlüssig über die Deutung dieser Erscheinung, doch führt er unter den vorgetragenen Möglichkeiten auch die hier gegebene an, die wahrscheinlich auch die richtige ist.

3. Das Spitzenstück wird halbiert und die Spalthälfte so aufgesetzt, daß ihre basale Schnittfläche dem ursprünglichen Kontakt entsprechend aufsitzt. Hier ist also halbseitig normaler Zustrom vorhanden. Dieser Versuch wurde von BEYER mit *Helianthus* ausgeführt; wie zu erwarten, wurde die Seite des Hypokotylstumpfs, bei der Kontakt herrschte, konvex.

Ein Überblick über die bisherigen Versuche ergibt ein Bild von erfreulicher Übereinstimmung. An der Wirksamkeit der Reizstoffe ist nicht zu zweifeln. Da erhebt sich aber die brennende Frage, welcher Natur diese Substanzen sind. Die einzige Arbeit, die diesem Problem

<sup>1)</sup> Es wird nicht angegeben, in welcher Weise diese Stücke bis zu ihrem Aufsetzen gehalten wurden; es muß ihnen natürlich Gelegenheit geboten werden, sich ihrer Reizstoffe wirklich zu entäußern.

besonders nachgeht, stammt von ELISABETH SEUBERT (2). E. SEUBERT ging zunächst von Versuchen von STARK aus, in denen es geglückt war, durch einseitiges Auftragen von Wundextrakt positiv traumato-tropische Reaktionen bei Gramineenkeimlingen zu erzielen. Ihre Ver-suche, den Stoff zu ermitteln, schlugen fehl, und nur soviel war aus ihren Experimenten zu ersehen, daß anscheinend mehrere in dem Wundextrakt enthaltene Substanzen in Frage kommen. Darauf ging sie den umgekehrten Weg, d. h., sie prüfte eine möglichst große Anzahl von chemischen Substanzen auf ihre Fähigkeit, bei ihrer einseitigen Darbietung tropistische Reaktionen auszulösen. Damit ist natürlich die spezielle Fragestellung verlassen, und E. SEUBERT wendet sich der viel allgemeineren Aufgabe zu, die Beeinflussung des Wachstums durch chemische Stoffe zu analysieren und von hier aus ganz generell dem Wesen der Reizstoffwirkung näher zu kommen.

Die Methodik von E. SEUBERT lehnt sich an die Extraktversuche von STARK (4) an. *Avena*-Keimlinge wurden dekapitiert, aber nur in der Weise, daß die äußere Koleoptilhülle abgehoben wird, während das

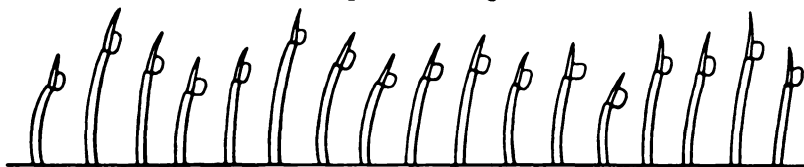


Abb. 5. Agar mit  $\frac{m}{3}$  NaCl.

darinnen befindliche, zylindrisch aufgerollte Primärblatt intakt bleibt. Man erreicht das leicht dadurch, daß man die Koleoptile von zwei gleich hoch gelegenen, opponierten Seiten mit einem scharfen Messer leicht ritzt und dann die Spitze mit energischem Ruck abhebt. Nun ragt aus dem Koleoptilstumpf das Primärblatt median empor. An dieses Primärblatt kann man nun seitlich ein kleines Agarwürfelchen anfügen, das die zu untersuchenden Stoffe in der gewünschten Konzentration enthält (Abb. 5). Der Agar für sich allein ruft keine Krümmung hervor. Wenn also nach dem Ansetzen der Würfelchen eine positive oder negative Reaktion erfolgt, dann muß diese auf die wachstumshemmende bzw. wachstumsfördernde Wirkung der beigegebenen Substanzen zurückgeführt werden. Wo eine solche Beeinflussung des Wachstums zu verzeichnen ist, da spricht E. SEUBERT von *Wachstumsregulatoren*. Dieser Begriff ist weiter als jener der Reizstoffe.

Aus den Versuchen von E. SEUBERT geht hervor, daß solche Wachstumsregulatoren ungemein zahlreich sind. In den meisten Fällen erhielt sie *positive* Krümmungen nach der Agarseite, also Wachstumshemmung. In dieser Weise verhielten sich

1. zahlreiche Salze (KCl, NaCl, NaNO<sub>3</sub>, K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, Abb. 5); es ergab sich keine Beziehung zur sogenannten lyotropen Reihe.

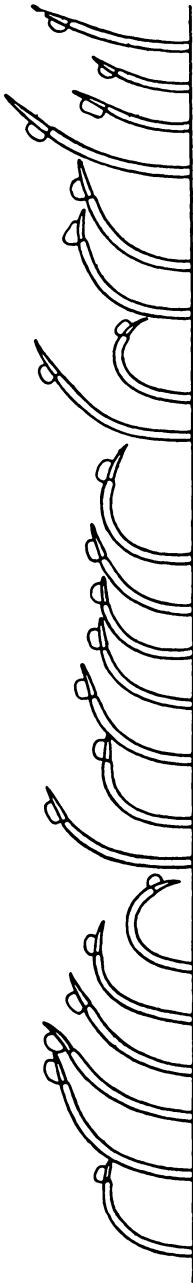


Abb. 6. Agar mit Speichel.

2. verdünnte HCl, Milchsäure (schwache Wirkung), kein Erfolg bei Zitronensäure;

3. zahlreiche Zuckerarten (Maltose, Traubenzucker, Rohrzucker);

4. Verschiedene Fermente (Speichel, Malzauszug, Diastase, Pepsin);

5. Eiweißabbauprodukte (Pepton, schwache Wirkung);

In einigen Fällen erhielt E. SEUBERT aber *negative* Reaktionen, d. h. Wachstumsförderung, wohlgemerkt aber immer bei solchen Stoffen, die auch positive Krümmung ergeben hatten, nur mußte im ersten Fall eine stärkere Konzentration genommen werden (Abb. 6). Das gilt von allen untersuchten Fermenten.

Daß wirklich die vermutete Wachstumsbeeinflussung vorlag, das wurde durch Messungen erwiesen. In den maßgebenden Versuchen wurde der Agar nicht seitlich angesetzt, sondern symmetrisch auf den Koleoptilstumpf aufgetragen; um dies erreichen zu können, wurde in diesem Fall das Primärblatt aus der Koleoptilhülse herausgezogen. Es wurden immer drei Vergleichsreihen angestellt: 1. mit normalen Keimpflanzen, 2. mit Koleoptilstümpfen ohne Agaraufsatz und 3. mit solchen, denen der Agarwürfel mit der zu prüfenden Substanz aufgefügt war. Die Zuwächse für 5 Stunden sind in einem Versuch, bei dem unverdünnter Speichel verwendet wurde:

1. 5,5 mm bei der intakten Pflanze,

2. 1,96 mm bei der dekapitierten Pflanze,

3. 6,7 mm bei der dekapitierten Pflanze + Speichelagar.

Hier ist also der Zuwachs bei der Einwirkung von Speichelagar sogar *größer* als unter normalen Verhältnissen. So erklärt sich die negative Reaktion in befriedigender Weise. Auch bei Malzextrakt wurde bei stärkerer Konzentration eine Wachstumsförderung verzeichnet, ohne daß hier freilich das normale Wachstum erreicht wurde.

Dagegen zog Maltose eine Wachstumshemmung nach sich, was mit der positiven Krümmung bei einseitiger Darbietung im Einklang steht.

E. SEUBERT versucht nun, für die beobachteten Wirkungen einen

einheitlichen Gesichtspunkt zu finden, und sie denkt dabei an die Beeinflussung der Stärkehydrolyse. Daß Salze nach dieser Richtung wirken, ist durch die Untersuchungen von BIEDERMANN bekannt. Auch Beobachtungen von ILJIN an den Schließzellen gehen nach dieser Richtung; desgleichen hat ILJIN auf die Bedeutung von Zuckern und Fermenten bei diesen Vorgängen hingewiesen. Darüber äußert sich E. SEUBERT folgendermaßen: „Angenommen, die Ergebnisse ILJINS ließen sich direkt auf die *Avena*-Koleoptile übertragen, so würde die wachstumshemmende Wirkung von Zucker- und verdünnten Fermentlösungen eine einfache Erklärung finden. Durch die Stärkebildung wird der osmotische Wert der Zelle erniedrigt, das Wachstum sistiert. Umgekehrt müssen große Fermentdosen den Stärkeabbau beschleunigen, was eine Erhöhung des osmotischen Wertes zur Folge hat: das Wachstum der Zelle könnte auf diese Weise angeregt werden.“ Und weiterhin: „Zusammenfassend kann man wohl sagen, es besteht eine gewisse Wahrscheinlichkeit, daß in erster Linie Diastase und die Stoffe, die deren Wirkung beeinflussen, die chemotropischen Krümmungen bei *Avena* herbeiführen, — daß aber auch ganz andere Stoffe dabei eine Rolle spielen können, zeigt das Verhalten des Pepsins, das bei starkem chemotropischem Erfolg keinerlei diastatische Wirkung entfaltet.“ So interessant auch die tatsächlichen Beobachtungen von E. SEUBERT sind, so hypothetisch ist es, ob die von ihr gefundenen Wachstumsregulatoren mit den normalen Reizstoffen irgend etwas zu tun haben. Die Zahl der Stoffe, die bei einseitiger Zuführung „chemotropisch“ wirken, die also das Wachstum beeinflussen, ist so groß, daß es schwer halten wird, von dieser Seite aus der Lösung näher zu kommen<sup>1)</sup>. Wir tasten also in dieser Hinsicht noch vollständig im Dunkeln.

Wir wollen dieses Kapitel nicht verlassen, ohne ganz kurz darauf hinzuweisen, daß die hier behandelten Wuchsstoffe natürlich nicht die einzigen Reizstoffe darstellen. Es gibt auch solche, die tief in das qualitative Geschehen eingreifen. Ein Beispiel sei hier herausgegriffen, weil es neuerdings auf die Erfahrungsgrundlage gestellt worden ist, die unserer Fragestellung entspricht. Es handelt sich dabei um die Entwicklung der Achselknospen von Leguminosenkeimlingen. Es ist bekannt, daß diese Achselknospen künstlich zum Austreiben gebracht werden können, wenn man die Sproßspitze entfernt. Zwei Deutungen bieten sich der Erklärung dar: Entweder kommen nun die sonst dem Haupt sproß zuströmenden Baustoffe den Achselknospen zugute oder aber es geht von der Spitze ein wachstumshemmender Einfluß aus, der die Entfaltung der Seitenknospen zurückhält. Diese letzte, neuerdings durch Versuche von MAC CALLUM und MOGK gestützte Auffassung läßt natürlich an eine Übermittlung des Hemmungsreizes durch besondere *Hemmungs-*

---

<sup>1)</sup> Das hat sich auch bei ähnlichen Versuchen von STARK über den Chemotropismus von Keimstengeln gezeigt (7).

stoffe denken. Diese Frage steht im Mittelpunkt einer Arbeit von SNOW (6), der zu einer Bestätigung dieser Auffassung gelangt. SNOW variierte die Versuchsbedingungen derart, daß er nicht die ganze Sproßspitze entfernte, sondern nur den Leitungsweg in der Weise unterbrach, daß die Achselknospe mit dem Vegetationspunkt des Sprosses nur noch durch eine schmale Gewebebrücke in Verbindung stand. Es zeigte sich, daß der Hemmungsreiz auch dann zur Achselknospe vordringt, wenn die ganze Rinde oder sogar Rinde + Gefäßring entfernt ist, so

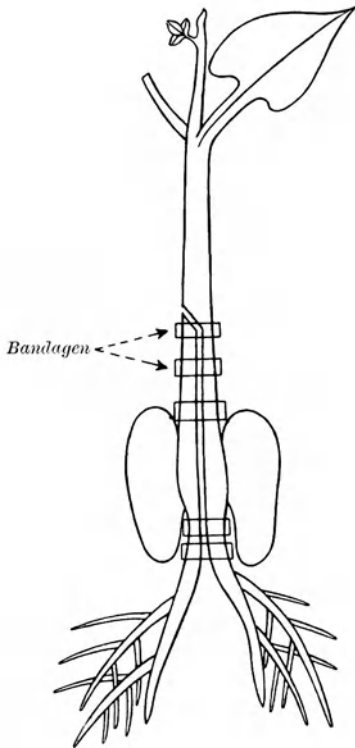


Abb. 7. *Phaseolus*.

daß die Kontinuität nur durch einen Markstreifen gewahrt bleibt; auch ein Xylemstreifen mit ein bis zwei Lagen von Markzellen ermöglicht die Passage. Was aber das Entscheidende ist: Der lebendige Zusammenhang kann völlig unterbrochen werden und trotzdem erreicht der Hemmungsreiz die Knospen und dämmt ihre Entwicklung zurück. Die Versuchsanordnung ist aus Abb. 7 zu ersehen: Kotyledo A wurde durch einen entsprechenden Schnitt völlig isoliert, durch eine Bandage wurden aber die Schnittflächen in engen Kontakt gebracht, so daß eine Diffusion möglich war, und tatsächlich unterblieb eine Entfaltung nicht nur der rechten — das ist ja normal —, sondern auch der linken Achselknospe.

Man könnte diese Versuche ja nun auch derart deuten, daß bei allen gewählten Anordnungen nicht ein Zustrom von Hemmungs-, sondern ein Abstrom von Baustoffen und Nährsalzen, die von Wurzel und Kotyledo stammen, stattfindet. Es gelang SNOW, diese Deutung auszuschalten. Bei Keimstengeln von Saubohnen wurde eine ringförmige Stengelzone 20—30 Minuten der Einwirkung von heißem Dampf ausgesetzt, ein Eingriff, der zur Folge hatte, daß die äußersten Zelllagen abstarben. Es zeigte sich nun, daß die Stengelspitze trotzdem ungestört weiterwuchs und demnach normal mit dem von unten aufsteigenden Stoffstrom gespeist wurde, daß aber auch die Achselknospen austrieben. Durch den Eingriff mußte also die Wanderung der Hemmungsstoffe unterbunden worden sein; worauf das beruht, wurde im einzelnen nicht analysiert.

SNOW versuchte dann auch die Frage zu entscheiden, ob die Hemmstoffe von einem Keimling auf den andern übergeleitet werden können.

Er dekapitierte Bohnenkeimlinge und legte sie in der in Abb. 8 dargestellten Weise an intakte Keimlinge seitlich an. Um eine Diffusion zu ermöglichen, wurde an der Berührungsstelle bei beiden Versuchspflanzen das oberflächliche Gewebe abgetragen. Sich selbst überlassen, hätte der Stumpf seine Achselknospe entfaltet; treten bei der Kombination mit intakten Keimlingen die Hemmstoffe über, dann muß eine solche Entfaltung ausbleiben. Aber eine solche fand statt; eine Übertragung der Reizstoffe von Individuum zu Individuum ist hier also nicht geglückt.

Über die Art und Weise, wie man sich die Weitergabe des Reizstoffes im einzelnen denken kann, äußert sich SNOW folgendermaßen:

„It is extremely probable, that the various kinds of excitation in plants which can be conducted across a watery gap filled with gelatin are conducted across by the diffusion of soluble stimulating substances . . . In a general way also if stimulating substances are involved, it is easier to see how various different excitations or correlative influences can be conducted through a tissue at the same time: for they may simply depend on different substances. . . . But even if in the watery gap excitation or inhibition is conducted by the diffusion of a soluble substance, as seems most likely, it does not at all follow that in the tissues it is conducted simply by the movement of such a substance all the way. For the conduction of excitation may be a complex process, as suggested by PAÁL, in

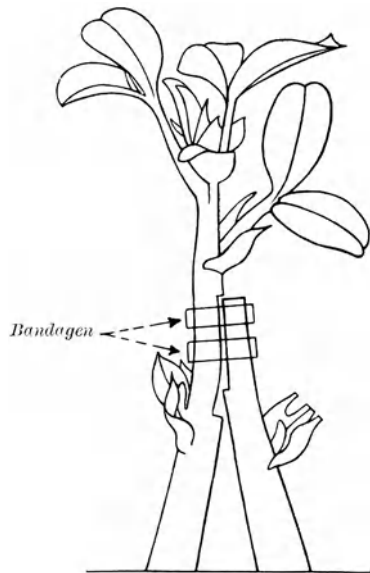


Abb. 8. *Vicia Faba*.

wich excitation at one point in a tissue sets free stimulant which moving to neighbouring points in the tissue, excites them in turn to produce more stimulant, and so on.“ Wir werden auf diese Auffassung, die SNOW für die wahrscheinlichere hält, später noch zurückkommen.

### Ergebnisse.

1. Dekapitation führt bei Hypokotylen und Keimstengeln zu einer Depression des Wachstums, die auf den Ausfall des Zustroms von wachstumsfördernden Reizstoffen aus der Spitze zurückzuführen ist. Bei Wurzeln liegen die Verhältnisse reziprok, d. h. die Stümpfe wachsen rascher, in der Spitze muß also der Herd für wachstumshemmende Substanzen gesucht werden.

2. Dadurch, daß man den Stümpfen die Spitze wieder in normaler Orientierung aufsetzt, kann man das Wachstum in die ursprüngliche Bahn zurückdrängen, d. h. Stümpfe von Hypokotylen und Koleoptilen zeigen nunmehr eine Förderung im Vergleich zu spitzenlosen Vergleichspflanzen (SÖDING), Wurzelstümpfe, denen die Spitze angefügt ist, dagegen eine Hemmung (CHOLODNY). Das besagt aber, daß die Reizstoffe auf dem Weg der Diffusion über die Kontaktstelle wandern.

3. Zu dieser wachstumsfördernden Wirkung der wiederaufgesetzten Spitze kommt bei *Avena* eine andersartige, die sich darin äußert, daß eine solche Spitze den Stumpf hemmt, seine oberste Zone physiologisch zur Spitze zu regenerieren (SÖDING). Auch hierbei handelt es sich um die Weitergabe eines Reizes auf dem Wege der Diffusion.

4. Auch durch Kombination fremdartiger Organe kann eine Reizübertragung erzielt werden. So veranlassen Koleoptilspitzen von *Zea* — in Hypokotylzylinder von *Lupinus* eingefügt — diese zu schnellerem Wachstum. Ferner rufen solche Spitzen, wenn sie an *Zea*-Wurzelstümpfe angesetzt werden, bei diesen eine Wachstumshemmung hervor, obwohl sie auf Koleoptilstümpfen eine Förderung des Wachstums auslösen. Das deutet darauf hin, daß dieselben Reizstoffe bei Koleoptilen und Wurzeln die entgegengesetzten Reaktionen bedingen und daß es an der physiologischen Struktur des betreffenden Organs liegt, ob ein Reizstoff das Wachstum stimuliert oder retardiert (CHOLODNY).

5. Durch seitliches Ansetzen von Spitzen wird ein exzentrischer Zustrom der Wuchsstoffe erzwungen und es erfolgen zwangsläufig Krümmungen, die je nachdem, ob es sich um wachstumsfördernde oder wachstumshemmende Stoffe handelt, zu einer negativen, d. h. von der Kontaktflanke abgewandten, oder einer positiven, d. h. der Kontaktzone zugewandten Reaktion führen (PAÁL, NIELSEN, BEYER). Derselbe Erfolg wird erreicht, wenn man zwar die Spitze symmetrisch aufträgt, aber durch halbseitige Unterbrechung des Leitungsweges (Einfügen eines Platinstückchens) den Zustrom der Reizstoffe polarisiert (PAÁL, BEYER); auch das Auftragen der Längshälfte des Spitzenorgans in normaler Orientierung wirkt nach dieser Richtung (BEYER).

6. Die Versuche, die chemische Natur der Reizstoffe zu ergründen, haben bis jetzt zu keinem greifbaren Ergebnis geführt (SEUBERT).

7. Auch für die Reizstoffe, die bedingen, daß die Achselknospen von Lupinenkeimlingen, solange die Spitze vorhanden ist, nicht auskeimen, ist eine Weitergabe auf dem Wege der Diffusion nachgewiesen. Die Hemmung bleibt bestehen, wenn man den organischen Zusammenhang zwischen Organspitze und Achselknospen löst, aber dafür sorgt, daß über die Kontaktstelle hinweg ein Übertritt der Reizstoffe erfolgen kann (SNOW).

## II. Phototropismus.

Wir beginnen die Besprechung der tropistischen Reaktionen mit dem Phototropismus, weil dies das Gebiet ist, dessen Bearbeitung unter dem Gesichtspunkt der Reizstofffrage zuerst in Angriff genommen worden ist, und weil es überhaupt die diesbezüglichen Untersuchungen von BOYSEN JENSEN gewesen sind, die das ganze Problem in so fruchtbarer Weise ins Rollen gebracht haben.

BOYSEN JENSEN ging zunächst der Frage nach, ob die Leitung des phototropischen Reizes auf dem ganzen Querschnitt erfolgt, eine Auffassung, für die FITTING (4) eingetreten ist, oder ob eine bestimmte Flanke bei diesem Vorgang bevorzugt ist. BOYSEN JENSEN suchte diese Frage im Einklang mit FITTING dadurch zu entscheiden, daß er zur Unterbrechung des Leitungsweges einseitige Einschnitte teils auf der Vorderflanke (= Lichtflanke), teils auf der Hinterflanke machte und dann die über dem Einschnitt liegende Spitzenzone einseitig belichtete. Das Ergebnis war folgendes: „Wenn die Keimlinge sich in sehr feuchter Luft befinden, findet eine Reizleitung statt, wie auch der Einschnitt im Verhältnis zu der Lichtrichtung orientiert ist; wenn aber die Versuche in trockener Luft oder unter Wasser angestellt werden, findet eine Reizleitung nur statt, wenn sich der Einschnitt auf der vorderen Seite der Koleoptile, dagegen nicht, wenn er sich auf der hinteren Seite befindet.“

Diese Verhältnisse werden in folgender Weise erklärt: In feuchter Luft, wo die Schnittflächen feucht bleiben und sich eng aufeinander legen, ist der Diffusionsstrom in keiner Weise gehemmt, die Keimlinge verhalten sich also genau so, wie wenn gar kein Einschnitt vorhanden wäre; aus diesen Versuchen ist also in der entscheidenden Frage gar nichts zu ersehen. In trockener Luft dagegen trocknen die Schnittflächen aus und der Kontakt wird damit gelöst; hier kann sich also zeigen, ob nunmehr durch die Unterbrechung des Zusammenhanges bei einer der beiden Orientierungen des Schnittes, d. h. bei einer halbseitigen Unterbindung des Leitungsweges, eine Krümmung der basalen Zone unterbleibt, was dann dahin gedeutet werden kann, daß die Leitung lokalisiert ist; das ist tatsächlich eingetreten: Nur dann, wenn die Hinterflanke intakt war, trat basale Reaktion ein. Im Einklang damit stehen die Versuche, bei denen sich die Keimlinge unter Wasser befanden. Das hat zur Folge, daß nunmehr Reizstoffe, wenn sie auf der Flanke wandern, in der sich der Schnitt befindet, durch das flüssige Medium wegdiffundieren. Daraus, daß hier bloß bei einem auf der Vorderflanke gelegenen Einschnitt eine Krümmung des Stumpfes eintrat, ist zu ersehen, daß eben die Hinterflanke den Leitungsweg darstellt. Diese Versuche sind nun noch dahin erweitert worden, daß — um eine Diffusion über die Schnittfläche zu unterbinden, in die Kerbe ein



Glimmerstückchen eingelegt wurde. Auch hierbei war der Ausgang derselbe: Eine Kerbe mit Einlage unterbindet die Reizleitung, wenn sie auf der Schattenseite liegt, ist aber auf der Lichtseite ohne Einfluß. Verwendet man aber als Einlage in den Schnitt ein dünnes Scheibchen von spanischem Rohr, das durch seine Gefäßporen Wasser und gelöste Stoffe ungestört hindurchtreten läßt, dann vermag ein solches Scheibchen auf der Hinterseite den Strom der Reizstoffe nicht aufzuhalten<sup>1)</sup>.

Schließlich hat BOYSEN JENSEN mit dekapitierten Keimlingen gearbeitet, denen nachträglich wieder die Spitze in normaler Orientierung aufgesetzt worden ist. Obwohl die Methodik dieser Operation später wesentlich verbessert worden ist, sodaß wir hier auf die Handhabung bei BOYSEN JENSEN nicht näher einzugehen brauchen, so ist dieser doch zu einem entscheidenden Ergebnis gelangt: Belichtet man die aufgesetzte Spitze von der Seite, dann wendet sich zunächst diese selbst der Lichtflanke zu, aber die Krümmung macht nicht an der Schnittfläche halt, sondern greift ungestört auf den darunter befindlichen verdunkelten Stumpf über, so daß schließlich eine bis zur Basis reichende Reaktion erscheint. Da hier der lebendige Zusammenhang aber unterbrochen war, so war eine Weitergabe nur auf dem Wege der Diffusion möglich.

BOYSEN JENSEN (1, 2) faßt seine Resultate dahin zusammen: „Aus den Versuchen geht hervor, daß die Leitung des phototropischen Reizes nur auf der Hinterseite der Koleoptile stattfindet, und daß der Reiz sich über eine Wunde fortpflanzen kann.“ Daraus wird geschlossen, daß der Leitungsprozeß auf der Diffusion eines Stoffes beruht.

Die Versuche von BOYSEN JENSEN sind dann von VAN DER WOLK angefochten worden, der eine Lokalisation der Leitungsbahnen unter Berufung auf FITTINGS Versuche und eigene Kontrollen bestreitet und wahrscheinlich machen möchte, daß BOYSEN JENSEN einer Täuschung durch Wundkrümmungen anheim gefallen ist. Deshalb hat BOYSEN JENSEN (3) den alten Faden noch einmal aufgenommen, die eigenen Ergebnisse bestätigt und erweitert und die Einwände VAN DER WOLKS widerlegt. Darüber braucht nicht im einzelnen berichtet zu werden.

Die BOYSEN JENSENSchen Versuche sind die Grundlage, auf der alle späteren Arbeiten beruhen, die nun das Problem nach der verschiedensten Richtung ausgebaut haben. Während aber die Diffusion über die Wundfläche ganz allgemein angenommen wurde, hat die Lokalisierung der Leitung einen noch jetzt nicht verstummten Widerspruch erfahren. Wir müssen also diese Dinge einer eingehenden Analyse unterziehen.

Es war zunächst PAÁL, der die phototropischen Reaktionen von *Avena* aufgriff und mit viel größeren Serien arbeitete als sein Vorgänger. Auch die Methodik hat er nach verschiedenen Richtungen verbessert. BOYSEN JENSEN hob unter Schonung des darinnen befindlichen Primär-

<sup>1)</sup> Darnach haben sich also die FITTINGSchen Angaben, wonach der Reiz auf jeder Flanke laufen kann, nicht bestätigt.

blattes die Koleoptilspitze durch einen seitlichen Einschnitt mit dem Rasiermesser ab, entfernte dann auch die Primärblattspitze, aber in etwas höherer Region, so daß noch ein Primärblattzylinder über die Dekapitationsfläche emporschaute, der nun der wieder aufgesetzten Spitze als Halt diente, und verklebte die Kontaktstelle mit Gelatine. (s. Abb. 29). Da nun das im Zentrum befindliche Primärblatt ruhig weiterwächst, und zwar etwas rascher als die Koleoptile, so passiert es sehr oft, daß die Spitze gewaltsam abgehoben wird und der Versuch mißrät. — Diesem Übelstand ist PAÁL dadurch entgegengekommen, daß er die ganze Koleoptile an der Basis abschnitt, das Primärblatt von unten her herauszog und nun mit den leeren Koleoptilhüllen arbeitete, die noch genügend rasch wachsen, um deutliche Reaktionen zu geben. Sie wurden in feuchten Sand gesteckt, dann wurde die oberste Koleoptilspitze durch einen glatten Schnitt abgehoben und wieder aufgeklebt (Abb. 9). Jetzt waren die Versuchsobjekte so weit, daß die seitliche Belichtung beginnen konnte.



Abb. 9. *Avena* dekapitiert, Spitze aufgesetzt, Lichtschirm.

PAÁL hat sehr viel Sorgfalt darauf verwendet, zu verhüten, daß auch der Stumpf bei der Spitzenbeleuchtung etwas miterhält und zahlreiche Kontrollen angestellt. Auf diese Einzelheiten soll hier nicht einge-

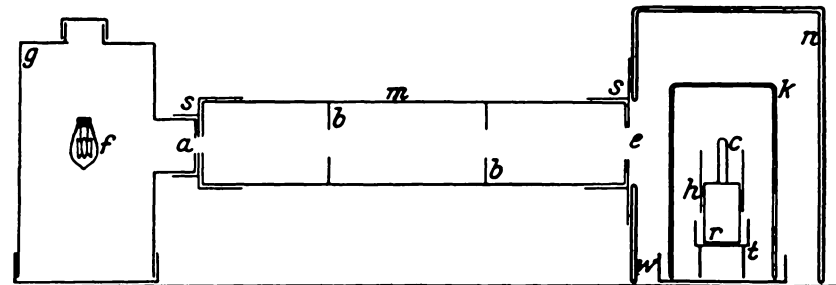


Abb. 10. Versuchsanordnung bei seitlicher Spitzenbeleuchtung.

gangen, vielmehr nur die Versuchsanordnung durch die Abb. 10 veranschaulicht werden. Die Figur erklärt sich von selbst, nur das mag erwähnt werden, daß keine durchsichtige Glasküvette bedeutet, die den Keimlingen übergestülpt wurde, um die Luft feucht zu halten.

PAÁL belichtete 89 derart vorbehandelte Koleoptilen einseitig und registrierte nicht weniger als 78 Reaktionen, die über die Schnittfläche fortschritten; das sind 88 vH. Um nun sicher zu gehen, daß diese Weitergabe tatsächlich auf Diffusion beruht, und daß sich nicht etwa doch durch den unmittelbaren Kontakt noch lebender Zellen ein komplizierter Erregungszustand über die Schnittfläche verbreitet, setzte PAÁL in einer weiteren Versuchsreihe die Spitzen nicht direkt auf,

sondern fügte zwischen Spitze und Stumpf ein Scheibchen spanischen Rohrs, das mit Gelatine imprägniert war (Abb. 11). Die Dicke der Scheibchen schwankte zwischen 0,05 und 0,1 mm. Das Bild war jetzt kaum verändert; von 91 Individuen reagierten 74, d. h. 81 vH. Imprägniert man nun das Rohrscheibchen statt mit Gelatine, die eine Diffusion möglich macht, mit Kakaobutter, die eine solche unterbindet, dann bleibt der Erfolg aus.



Abb. 11. *Avena*, zwischen Spitze und Stumpf Calamusscheibchen.

Es sei vorausgreifend erwähnt, daß die Untersuchungen von STARK und DRECHSEL ergeben haben, daß durch erheblich dickere Rohrscheibchen, als PAÁL sie verwendet hat, eine Reiztransmission bei Gelatinefüllung nachweisbar war. Der Erfolg nahm zwar in begrifflicher Weise mit dem Durchmesser des Rohrscheibchens ab, aber sogar bei einer Zwischenlage von 1,2 mm war in einzelnen Fällen noch eine Krümmung im Stumpf erkennbar. Die Abnahme des Erfolgs mit der Dicke der Einlage erklärt sich einfach dadurch, daß in der Gelatineschicht der Reizstoff sich unregelmäßig ausbreitet, während in dem lebenden Organ die Reizstoffwanderung in der Längsrichtung stattfindet. Das ist ein Postulat, das man auf Grund aller Versuche über Reizstofftransmission bei tropistischen Reaktionen machen muß, sonst würde nicht verständlich, wie sich der polare Zustand innerhalb des Organs erhält und gleichsinnig weiterschreitet.

Man könnte gegenüber den Versuchen mit Gelatinezwischenzone noch einwenden, daß dabei gar nicht Diffusion in Frage kommt, daß es vielmehr elektrische Ströme sind, die basipetal wandern. Um diesem Einwand zu begegnen, hat PAÁL an Stelle des spanischen Rohrs ein Platinscheibchen zwischen Spitze und Stumpf eingefügt, das ein Weiterwandern des elektrischen Stromes vereiteln sollte; jetzt blieben die basalen Reaktionen wirklich aus. PAÁL gibt selbst zu, daß damit nicht mit absoluter Sicherheit ausgeschlossen ist, daß nicht doch irgendwelche elektrische Vorgänge mit eingreifen, aber nach dem gegenwärtigen Gesamtbild darf man doch die Diffusionstheorie als gesichert betrachten.

PAÁL kommt also in diesen Versuchen zu einer vollen Bestätigung jenes Teils der Experimente von BOYSEN JENSEN, die sich auf die Übertragung des Reizes über eine Wundfläche beziehen. Damit ergibt sich dann aber wiederum ein Widerspruch zu den Versuchen von FITTING. FITTING gelangte zu dem Ergebnis, daß der Reiz sich nach der Basis fortpflanzt, ganz gleichgültig, auf welcher Seite man den Kontakt ausschaltet. Aber noch mehr. Auch dann, wenn man in kurzer Distanz zwei Doppeleinschnitte macht, die einen direkten Leitungsweg von der Spitze nach der Basis unterbrechen, soll der Reiz nach unten gelangen und zu einer entsprechenden Reaktion führen. Daraus schließt FITTING,

daß der Reiz um die Ecke geleitet werden kann und folgert weiter, daß nicht etwa im ganzen Organ einheitlich eine Polarität erzeugt wird, derart, daß nunmehr die eine Flanke als Lichtflanke, die andere als Schattenflanke gestempelt ist, vielmehr nimmt er an, daß jede einzelne Zelle für sich polarisiert wird und somit jede Zelle des gereizten Organs einen anderen Erregungszustand auf ihrer Licht- und Schattenseite aufweist. Diese Annahme, die viel komplizierter ist, als die von BOYSEN JENSEN und PAÁL, wonach es sich um eine auf dem Wege der Diffusion weitergegebene Polarität des *Gesamtorgans* handelt, ist die notwendige Folgerung aus seinen Versuchen. Wie schon BOYSEN ausführte, stehen diesen Versuchen FITTINGS praktische Bedenken entgegen: es ist ihm nicht geglückt, die Resultate bei der Nachprüfung zu verifizieren; über denselben Mißerfolg berichtet PAÁL; aber PAÁL weist noch auf eine andere Schwierigkeit hin: die theoretischen Anschauungen FITTINGS lassen sich in keiner Weise mit den Diffusionsversuchen vereinigen. Denn es ist nicht einzusehen, wie der polare *Zellzustand* sich bei dem Überschreiten der Gelatineschicht erhalten soll. Das ist so einleuchtend, daß die nähere Begründung hier im einzelnen nicht wiedergegeben zu werden braucht. STARK und DRECHSEL haben dann diese Kritik auf weitere Versuche von FITTING ausgedehnt. Auch SNOW (2) wendet dieser Frage seine Aufmerksamkeit zu. Das soll hier nur ganz kurz angedeutet werden. Die Versuche FITTINGS bedürfen einer dringenden Nachkontrolle, und zwar aus doppeltem Grund: einmal war zu ihrer Zeit die wichtige Bedeutung der Diffusionsprozesse noch nicht aufgedeckt, wobei freilich zu betonen ist, daß FITTING eine solche Möglichkeit durchaus in den Kreis der Betrachtung zog; aber es war damals auch noch nicht bekannt, in wie einschneidender Weise traumatotropische Reaktionen das Bild beeinflussen können. So besteht gegen die Angaben von FITTING eine gewisse Skepsis. Sollten sie sich aber als richtig erweisen, dann lassen sich die Dinge nicht anders erklären, als dadurch, daß im intakten Organ die Diffusionsvorgänge durch einen sekundären Eingriff der lebenden Zellen maßgebend gestört werden. Die tatsächlichen Ergebnisse der Diffusionsversuche werden dadurch nicht berührt.

Um die Art und Weise der Diffusionswirkung nun dem Verständnis näher zu bringen, hat PAÁL eine Hypothese aufgestellt, die in weiten Kreisen Anklang gefunden hat, obwohl ihr gerade neuerdings lebhaft Bedenken begegnen, die sich vor allem darauf gründen, daß sie mit den Befunden von BOYSEN JENSEN nicht in Einklang zu bringen ist. PAÁL denkt sich die Sache folgendermaßen: normalerweise strömen von der Koleoptilspitze allseits gleichmäßig wachstumsfördernde Substanzen nach der Basis. Diese Annahme hat PAÁL durch die schon im vorhergehenden Kapitel erwähnten Versuche gestützt und sie hat dann in den Experimenten von SÖDING eine weitere Bestätigung gefunden. PAÁL setzt dann weiterhin voraus, daß durch die einseitige Belichtung die

*Wachsstoffe auf der Lichtflanke ganz oder teilweise zerstört werden;* infolgedessen strömen hier keine oder nur wenige Wachsstoffe nach abwärts, die Gegenflanke erhält einen Überschuß und es muß eine Krümmung resultieren, die der Lichtflanke zugewendet, also positiv phototropisch ist. Die eigenen Versuche PAÄLS stehen mit dieser Auffassung durchaus im Einklang, und es besteht keinerlei Schwierigkeit, anzunehmen, daß sich diese Polarität auch über eine Gelatineschicht hin geltend macht. Dagegen ergeben sich sofort Bedenken, wenn man die Befunde von BOYSEN JENSEN mit heranzieht; denn diese haben ergeben, daß der Reiz nur auf der Rückseite fortschreitet. Das führt gerade zu der entgegengesetzten Anschauung, daß nämlich auf der Hinterflanke *wachstumsfördernde* Stoffe geleitet werden. Im Prinzip stimmen ja die beiden Auffassungen darin überein, daß durch die einseitige Reizung in der Koleoptile ein polar verschiedener Wachstumszustand ausgelöst wird, der sich geradlinig nach unten fortpflanzt. Nur in der Ableitung dieser Polarität gehen sie verschiedene Wege.

Es war deshalb von Bedeutung, gerade mit Rücksicht auf die PAÄLsche Stellungnahme die Untersuchungen über den Reizleitungsweg noch einmal aufzunehmen. Dieses Ziel liegt einer Arbeit von ALICE PURDY zugrunde. A. PURDY hat die Experimente von BOYSEN JENSEN mit einseitigen Einschnitten wiederholt, hat aber die Versuche auf eine breitere Grundlage gestellt. Um die durch die traumatotropischen Nebenreaktionen verursachten Störungen, die darauf beruhen, daß sich die Keimlinge nach der Wundseite krümmen, zu eliminieren, hat sie Kontrollversuche angestellt, bei denen bloß ein Einschnitt gemacht wurde, ohne die Pflänzchen zu belichten. Außerdem wurde jeder Versuch mit einer so großen Individuenzahl ausgeführt, daß Mittelwerte berechnet werden konnten und den erhaltenen Daten die notwendige variationsstatistische Sicherheit innewohnte. A. PURDY gibt die Krümmungswerte ihrer Versuche übrigens nicht in Winkelgraden an, vielmehr dient ihr als Maß für die Krümmung die Differenz zwischen konvexer und konkaver Seite ( $= d$ ), die durch eine einfache Proportion aus dem Krümmungsradius und der Dicke der Koleoptile gewonnen werden kann. Diese Bemerkung ist zum Verständnis der folgenden Zahlen erforderlich.

Es wurden drei Parallelserien angestellt: a) Einschnitt auf der lichtabgekehrten Seite, b) Einschnitt auf der Lichtseite und c) Einschnitt bei phototropisch ungereizten Keimlingen. In allen Fällen wurden die Einschnitte mit Platinfolie ausgelegt. Das Ergebnis war:

- |  |  |
|--|--|
| a) (Einschnitt auf Schattenseite)            | $d = -0,002 \text{ cm} \pm 0,002 \text{ cm}$ |
| b) (Einschnitt auf Lichtseite)               | $d = +0,085 \text{ cm} \pm 0,007 \text{ cm}$ |
| c) (Einschnitt bei unbelichteten Keimlingen) | $d = +0,018 \text{ cm} \pm 0,004 \text{ cm}$ |

Um den phototropischen Reizeffekt rein zu erhalten, muß man den in c gewonnenen Wert zu dem Wert a hinzuaddieren und vom Werte b

subtrahieren, da bei a der phototropische und der traumatotropische Reiz gegensinnig, bei b gleichsinnig wirken. Wir erhalten dann für a den Mittelwert  $0,016 \text{ cm} \pm 0,005 \text{ cm}$ , für b da gegen  $d = 0,067 \text{ cm} \pm 0,008 \text{ cm}$ . Die positive Krümmung bei b übertrifft demnach jene bei a um das Vierfache, d. h. der phototropische Reiz wird vornehmlich auf der Hinterflanke geleitet.

Diese Versuche werden ergänzt durch solche, bei denen zwischen der Herstellung der seitlichen Einschnitte und der phototropischen Reizung ein Tag zugewartet wurde. In der Zwischenzeit hatten sich die traumatotropischen Reaktionen ausgeglichen und man erhielt in folgedessen die reinen phototropischen Reizleitungswerte. Die hier gefundenen Daten sind

a) (Einschnitt auf der Schattenseite)  $d = +0,010 \text{ cm} \pm 0,004 \text{ cm}$

b) (Einschnitt auf der Lichtseite)  $d = +0,061 \text{ cm} \pm 0,005 \text{ cm}$ .

*Hier ist also der Erfolg auf der Hinterseite sechsmal größer.*

A. PURDY rechnet mit der Möglichkeit, daß die geringe Reizübertragung auf der Vorderflanke vielleicht darauf beruhen könne, daß über die Kerbe auf der Hinterseite hinweg doch ein geringer Stoffübertritt stattfindet, etwa so, daß an der Oberfläche des Platinplättchens entlang kapillar Flüssigkeit gesaugt wird. Dann wäre die Leitung auf der Vorderseite nur vorgetäuscht und in Wirklichkeit fände eine solche überhaupt nur an der lichtabgekehrten Flanke statt. Würde sich die geringe Leitung auf der Lichtseite späterhin aber doch bestätigen, dann wäre anzunehmen, daß die seitliche Belichtung *gleichzeitig* auf der Lichtseite eine Hemmung, auf der Schattenseite eine Förderung hervorruft, daß aber die Wachstumsverschiebung auf der Schattenseite hierbei eine dominierende Stellung einnimmt. Das sind Dinge, die durch eine feinere Analyse des Wachstumsvorganges einige Aufhellung erfahren können. Es ergibt sich von hier aus eine Brücke zu den bekannten Untersuchungen von BLAUW (1, 2, 3) über die Photowachstumsreaktionen, indessen deutet alles darauf hin, daß die Verhältnisse wohl wesentlich komplizierter liegen, als sich das BLAUW ursprünglich gedacht hat, und daß sich die Beziehungen, die sich bei allseitig belichteten Organen herausgestellt haben, nicht so ohne weiteres auf einseitige Belichtung übertragen lassen. Es wäre ja wohl am einfachsten zu denken, daß durch die einseitige Belichtung auf der Lichtflanke photochemische Prozesse ins Leben gerufen werden, die dort entweder im PAÄLSchen Sinn zu einer Zerstörung schon vorhandener Wuchsstoffe führen, wie PAÄL sich das gedacht hat, oder daß hier besondere phototropische Reizstoffe von hemmendem Charakter entstehen, eine Möglichkeit, mit der PAÄL ebenfalls schon gerechnet hat. Die Versuche von BOYSEN JENSEN sowie jene von A. PURDY sprechen aber dagegen, denn sie weisen nach der Richtung, daß sich die entscheidenden Umschaltungen gerade auf der Gegenflanke abspielen, so daß wohl anzunehmen ist,

daß die erste Induktion auf der Lichtseite stattfindet und daran anschließend ein Zwischenglied in die Reizkette eingeschaltet wird, das die *Gegenflanke* in einen anderen Wachstumsstand versetzt. Das ist zweifellos eine Komplikation, um die man aber auf ganz anderem Gebiet nicht herumkommt, denn beim Haptotropismus, wo der Berührungsreiz unmittelbar nur auf die Kontaktflanke wirkt, beruht die Reaktion nach den Untersuchungen von FITTING ganz zweifellos darauf, daß vor allem die *Gegenflanke* ihr Wachstum erheblich beschleunigt. Auf diese Dinge soll nur deshalb hingewiesen werden, weil aus ihnen zu ersehen ist, daß das, was hier als Möglichkeit hingestellt ist, seine Analogien hat.

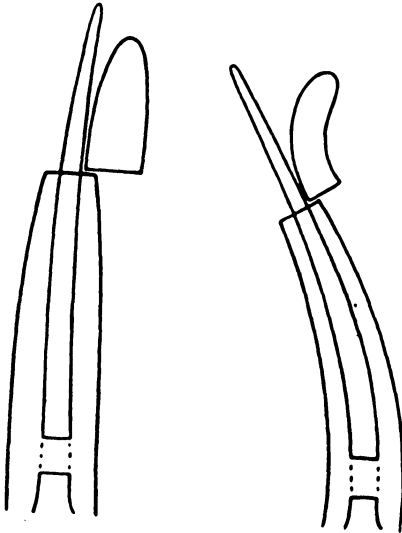


Abb. 12. *Avena*, Spitze seitlich angesetzt, links unbelichtet, rechts von rechts belichtet.

Die Leitung auf der Hinterflanke hat schließlich noch durch Versuche von SNOW (2) eine Bestätigung gefunden, der mit derselben Methode, die BOYSEN JENSEN und A. PURDY anwendeten, ebenfalls bei Haferkeimlingen zum gleichen Resultat gelangt ist. Anschließend an diese Befunde hat dann SNOW noch folgenden Versuch angestellt. Er hat bei Haferkoleoptilen die Spitze unter Schonung des Primärblattes abgehoben, darauf die Spitze, wie das aus Abb. 12 zu ersehen ist, seitlich angefügt und nun einen Teil der Keimlinge dunkel gehalten, den anderen aber von der Flanke aus belichtet, an der die Hypokotylspitze ansaß. Der Koleoptilstumpf krümmte sich nun vom Lichte weg, genau so, wie man es erwarten muß, wenn auf der Hinterflanke wachstumsfördernde Stoffe gebildet werden, denn nunmehr sind die Wuchsstoffe der *Hinterflanke* der Spitze auf die *Vorderflanke* des Stumpfes übergeleitet. Daß es sich um die der Belichtung entstammenden Reizstoffe handelt und nicht um die normalen Wuchsstoffe, das geht aus dem Kontrollversuch hervor, in dem die Stümpfe gerade geblieben sind. Das steht freilich im Widerspruch zu den früher erwähnten Versuchen von PAÁL und NIELSEN, was nicht anders als durch physiologische Verschiedenheiten des Materials erklärt werden kann. Deshalb ist es von Bedeutung, daß die hier mit hereinspielende Fehlerquelle bei einer weiteren Untersuchung von BOYSEN JENSEN und NIELSEN vermieden ist. Ihren Versuchen liegt folgender Gedankengang zugrunde:

Der Koleoptilstumpf krümmte sich nun vom Lichte weg, genau so, wie man es erwarten muß, wenn auf der Hinterflanke wachstumsfördernde Stoffe gebildet werden, denn nunmehr sind die Wuchsstoffe der *Hinterflanke* der Spitze auf die *Vorderflanke* des Stumpfes übergeleitet. Daß es sich um die der Belichtung entstammenden Reizstoffe handelt und nicht um die normalen Wuchsstoffe, das geht aus dem Kontrollversuch hervor, in dem die Stümpfe gerade geblieben sind. Das steht freilich im Widerspruch zu den früher erwähnten Versuchen von PAÁL und NIELSEN, was nicht anders als durch physiologische Verschiedenheiten des Materials erklärt werden kann. Deshalb ist es von Bedeutung, daß die hier mit hereinspielende Fehlerquelle bei einer weiteren Untersuchung von BOYSEN JENSEN und NIELSEN vermieden ist. Ihren Versuchen liegt folgender Gedankengang zugrunde:

„Man kann den oberen Teil einer Keimpflanze mit zwei aufgesetzten Spitzen einseitig beleuchten in der Weise, daß nur die vordere der beiden Spitzen Licht empfängt, während die hintere Spitze von der vorderen und vom Laubblatt beschattet ist (Abb. 13, das Licht ist von links oder von rechts kommend zu denken, die gestrichelte Linie gibt das beschattete Areal an. Zus. d. Verf.). Von der beleuchteten Spitze ist der hintere Teil in Berührung mit dem Koleoptilstumpf, und zwar mit dessen vorderen Teil. Nach PAALS Theorie sollte man bei einem solchen Versuche keine Krümmung erwarten, weil die nach dieser Hypothese eintretende Verminderung der wachstumsbeschleunigenden Stoffe auf der Vorderseite der Koleoptilspitzen sich nicht geltend machen kann, nach BOYSEN JENSENS Theorie muß man dagegen eine negativ

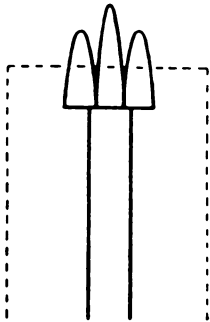


Abb. 13. *Avena* dekapiert, an Vorder- und Hinterflanke Spitze angesetzt.

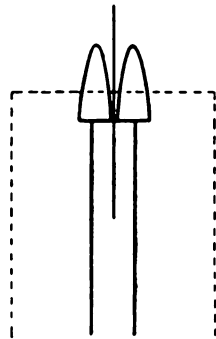


Abb. 14. Wie 13, aber Primärblatt entfernt, Platinfolie eingelegt.

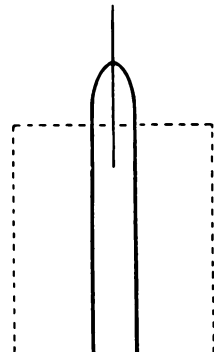


Abb. 15. *Avena*-Koleoptile gespalten, Platinfolie eingelegt.

phototropische Krümmung erwarten, weil die auf der Hinterseite der beleuchteten Koleoptilspitze gebildeten wachstumsbeschleunigenden Stoffe auf der Vorderseite des Koleoptilstumpfes herabwandern und dort das Wachstum beschleunigen.“

Der Erfolg dieses Versuches sprach eindeutig für BOYSEN JENSEN. Um dem Einwand zu begegnen, daß etwa doch die hintere Koleoptilspitze etwas Licht erhalten hätte und auf diese Weise dort Hemmungsstoffe abgewandert sind, die ja dort von der Vorderflanke auf die Hinterflanke übertreten würden, wurde der Versuch derart variiert, daß aus dem Koleoptilstumpf das Primärblatt herausgezogen, hierauf der Stumpf oben mit einem Längsspalt versehen und in diesen Spalt ein Platinplättchen eingeschoben wurde. Dann wurden wieder zwei Spitzen aufgesetzt und so belichtet, daß das Licht senkrecht auf die Trennungswand fiel, also bestimmt nur die eine Spitze erreicht (Abb. 14). Der Erfolg war der gleiche wie im vorhergehenden Experiment.

Schließlich haben BOYSEN JENSEN und NIELSEN noch eine letzte Versuchsanordnung gewählt. *Avena*-Koleoptilen wurden ohne vorher-



gehende Dekapitation längsgespalten, ein Platinblech als Trennungswand eingefügt (Abb. 15) und dann in zweierlei Weise beleuchtet: einmal so, daß das Licht die beiden Spalthälften der Spitze von der Flanke traf, also in der Ebene des Platinblechs einfiel, ein anderes Mal so, daß nur die eine Spalthälfte von der Fläche getroffen wurde, während die andere durch das Platinstückchen verdunkelt war, auf das die Strahlen diesmal senkrecht auffielen. Bei dem ersten, dem Flankenversuch, krümmten sich die beiden Spalthälften normal; beide wurden ja auch auf ihrer Hinterseite mit Förderstoffen versorgt. Beim zweiten Versuch aber, wo die hintere Spalthälfte gar kein Licht bekam, blieb eine Krümmung aus; das war aber nach BOYSEN zu erwarten, da es in diesem Fall zu keiner Produktion wachstumsfördernder Stoffe kommt. Nach PAÁL hätte auch in diesem Fall eine positive Reaktion eintreten müssen. Es sei erwähnt, daß auch dieser letzte BOYSENSche Versuch zu früheren Experimenten von FITTING kontrastiert.

Die hier geschilderten Versuche bilden übrigens nicht nur eine Klippe für die PAÁLsche Theorie, vielmehr stehen sie auch einer Deutung der phototropischen Reizleitungsvorgänge entgegen, mit der neuerdings BRAUNER (1) hervorgetreten ist. Hier zunächst das Tatsächliche: BRAUNER hat recht interessante Versuche mit *Avena*-Keimlingen angestellt, die zu jenen von PAÁL gerade reziprok waren. Es wurden Koleoptilstümpfe einseitig belichtet und ihnen erst *nach* der Reizung die unbelichtete Spitze wieder aufgesetzt. Während nun Stümpfe, die bei derselben Vorbehandlung dauernd unbelichtet blieben, bei den von BRAUNER angewendeten Lichtmengen keinerlei Reaktion zeigten, trat bei denen, die nachträglich mit einer Spitze ausgestattet waren eine sehr deutliche positive Krümmung ein. Dieses sehr auffällige Verhalten deutet BRAUNER in folgender Weise: Die Stümpfe sind imstande, den phototropischen Reiz zu perzipieren. Sie antworten darauf mit einer Veränderung der Permeabilität des Plasmas, einer Möglichkeit, mit der schon PAÁL gerechnet hat, und zwar wird die Durchlässigkeit auf der Lichtflanke erhöht. Setzt man nun die Spitze wieder auf, dann muß natürlich auf dieser Seite eine raschere Diffusion Platz greifen, und da sich die Krümmung dem Licht zuwendet, so muß es sich im Gegensatz zu PAÁL um Stoffe handeln, die schon primär den Charakter von Hemmungsstoffen aufweisen. Darnach würde die Reizkette in folgende Glieder zerfallen:

- „a) Vergrößerung der Permeabilität der Lichtseite,
- b) Erleichtertes Herabströmen der Hemmstoffe zu den Hauptwachstumszonen auf der Lichtseite.
- c) Stärkere Hemmung des Wachstums auf der Lichtseite.
- d) Lichtkrümmung.“

Es ist ohne weiteres klar, daß diese Interpretierung auch der BOYSENschen Auffassung widerspricht. Darüber, daß sich die PAÁLschen Versuche mit Spitzenbelichtung und Verdunkelung des Stumpfes nur

schwer damit vereinigen lassen, ist sich BRAUNER klar. Analog liegen die Dinge bei den traumatotropischen Versuchen von STARK (siehe später). In beiden Fällen befinden sich ja die Stümpfe in ungereiztem Zustand, ihre Permeabilität ist also intakt, und damit scheidet für die größte Etappe des Leitungsweges eine veränderte Diffusionsgeschwindigkeit aus. BRAUNER sucht dieser Schwierigkeit in folgender Weise zu entgehen: „Das exponierte Spitzenstück hatte (nämlich bei PAÁL und STARK) stets eine verhältnismäßig bedeutende Länge (bei PAÁL z. B. bis zu 5 mm) und eine so ausgedehnte Zone stellt sicher nicht nur den Produktionsort der Reizstoffe dar. Denn dieser ist vielleicht nur in der Epidermis der äußersten Spitze gelegen, die drüsigen Charakter — auffallenden Plasmareichtum und große Zellkerne — aufweist. Das darunterliegende Gewebe wäre dann also, schon ein Teil der Diffusionsbahn und damit die Schleuse, welche die durch die vom Reiz verursachte Permeabilitätsänderung das Herabströmen der Wachstumsstoffe in den ungereizten Stumpf regelte.“

Die hier vorgetragene Auffassung hat ganz neuerdings den Widerspruch durch PISEK erfahren. PISEK weist auf die Tatsache hin, daß SÖDING ja das Vorhandensein von wachstumsfördernden und nicht von hemmenden Substanzen, wie dies BRAUNER voraussetzt, in der normalen Spitze nachgewiesen hat. Außerdem betont er, daß nicht nur die PAÁLSchen Versuche mit wiederaufgesetzter Spitze der BRAUNERschen Deutung entgegenstehen, sondern daß dasselbe von den viel älteren Angaben ROTHERTS gilt, der gefunden hat, daß sich nur an der Spitze belichtete normale Keimlinge von *Avena* bis zur Basis krümmen. Um diesen Punkt noch besonders herauszuarbeiten, hat er folgende Versuchsserie mit intakten Haferkeimlingen in Gang gesetzt:

1. Ganzer Keimling belichtet,
2. nur der oberste Millimeter belichtet und
3. nur vom obersten Millimeter ab belichtet.

Der Befund war, daß bei den angewendeten Lichtmengen — 240MKS — Serie 1 und 2 denselben Erfolg gaben, d. h. die Keimlinge krümmten sich beide bis zu  $90^\circ$ . In Serie 3 aber blieben die Keimlinge ganz gerade. Daraus schließt PISEK:

„Die Permeabilitätsänderung muß, bei den nur an der Spitze verdunkelten Keimlingen bis auf den äußersten Millimeter dieselbe sein, wie bei den ganz belichteten Vergleichsindividuen. Hängt die phototropische Bewegung von ihr ab, so dürfte sie in den beiden Serien niemals so verschieden ausfallen, wie das tatsächlich der Fall ist ( $0^\circ$  gegen  $90^\circ$  nach 30 Stunden). Dagegen wäre bei Verdunkelung bis auf die Spitze eine wesentlich schwächere Reaktion zu erwarten gewesen als bei totaler Belichtung. In Wirklichkeit stimmen die Krümmungen in diesen beiden Serien vollkommen überein. Es ist gerade umgekehrt als es nach BRAUNERS Vorstellung sein sollte. Hier läßt sich nicht mehr

einwenden, es sei mit der Spitze ein Teil der Diffusionsbahn belichtet und damit sozusagen die Schleuse geöffnet worden, die das Herabströmen der Wachstumsstoffe in die unteren Zonen regelt, woraus sich die Krümmung erklärte. Denn es kann für die Krümmung doch nicht die Permeabilitätsänderung einer ganz schmalen Zone, die Bruchteile von Millimetern unter dem Spitzenende liegen müßte, ausschlaggebend sein, sondern nur die Erhöhung der Durchlässigkeit auf größerer Strecke.“

An einem weiteren Beispiel mit größerer Lichtmenge wird dieser Schluß erhärtet.

Gleichzeitig mit der Arbeit von PISEK erschien eine solche von SIERP und SEYBOLD, die noch beredtere Daten liefert, ohne daß diese freilich von den Verfassern nach dieser Richtung ausgebeutet werden. SIERP und SEYBOLD fanden, daß selbst dann, wenn nur  $\frac{1}{4}$  Millimeter der Spitze belichtet wird, vom Keimling eine starke, über die belichtete Zone hinausgreifende Reaktion vollzogen wird. Die Spitzenzone ist hier also noch weiter eingeengt.

Aus diesen Beobachtungen muß man die Folgerung ableiten, daß die Dinge doch anders liegen als es sich BRAUNER vorstellt<sup>1)</sup>, und zwar ist wohl anzunehmen, daß die Spitze durch die Abgabe ihrer Wachstumsstoffe nur ganz generell den Wachstumszustand und damit die *Reaktionsfähigkeit* des Stumpfes erhöht. Bei allgemein höherem Gehalt an Wachstumsstoffen wird der Eintritt von Krümmungen erleichtert gegenüber von Stümpfen, die in dieser Hinsicht dürftig ausgestattet sind. Dafür bieten gewisse Versuche von E. SEUBERT (2) eine schöne Unterlage. E. SEUBERT hat folgende Dreierserien angestellt. Es wurden 1. intakte Keimlinge einseitig belichtet, 2. Stümpfe, denen oben auf die Schnittfläche des Stumpfes Agar symmetrisch (also nicht exzentrisch) aufgesetzt war, der einen wachstumsfördernden Reizstoff enthielt und 3. wurden Stümpfe belichtet mit reinem Agar (Kontrolle). Die folgende Tabelle gibt drei Versuche wieder, in der bei I und II als Reizstoff unverdünnter Speichel, bei III dagegen unverdünnter Malzextrakt verwendet wurde:

Tabelle V.

Behandlung	Krümmung nach 5,5 bis 6 Stunden		
	I Speichel	II Speichel	III Malz- auszug
1. intakt . . . . .	42°	20°	28°
2. Stumpf mit Agar + Reizstoff .	16°	20°	18°
3. Stumpf mit reinem Agar . . . .	4°	1,2°	1,2°

Der Erfolg ist deutlich: Die normalen Keimlinge zeigen sehr deutliche, die Stümpfe ohne Reizstoff sehr dürftige Reaktionen. Durch Zu-

<sup>1)</sup> Das besagt natürlich nicht, daß eine polare Permeabilitätsverschiebung generell von der Hand gewiesen werden soll. Nur ist sie nicht ausreichend, die beobachteten Erscheinungen befriedigend aufzuklären.

satz von Speichel und Malzauszug aber, die nach den früher behandelten Versuchen von E. SEUBERT eine erhebliche Wachstumsbeschleunigung verursachen, wird die Krümmung gefördert, in Versuch II so sehr, daß gegenüber den normalen Keimlingen keinerlei Unterschied besteht. Nach diesen Versuchen darf wohl die zuletzt geäußerte Interpretierung der BRAUNERSchen Befunde gesichert erscheinen.

Nach all den gegebenen Daten ist die Auffassung von BOYSEN JENSEN diejenige, der die größte Wahrscheinlichkeit zukommt. Es soll daher nur noch auf Versuche hingewiesen werden, die ihr von ganz anderer Seite aus als Stütze dienen könnten. Um zu ermitteln, ob wirklich auf der lichtabgekehrten Seite wachstumsfördernde Stoffe entstehen, könnte man folgende Vergleichsreihen aufstellen.

1. Man bestimmt das Wachstum von Koleoptilstümpfen, denen die unbelichtete Spitze aufgesetzt ist, wie dies SÖDING getan hat.

2. Man bestimmt das Wachstum von Stümpfen, denen belichtete Spitzen aufgesetzt sind.

Die Spitzen in 2, müssen nach BOYSEN JENSEN einen Überschuß an Wuchsstoffen enthalten, infolgedessen müssen diese Stümpfe rascher wachsen. Statt mit aufgesetzten Spitzen zu arbeiten, kann man auch den Extrakt von unbelichteten und belichteten Koleoptilen verwenden. Leider stehen solche Experimente noch aus.

Wir wenden uns zum Schlusse noch einer Frage zu, die bislang noch nicht berührt worden ist, der Frage nämlich, ob auch eine Reizübertragung von Individuum zu Individuum erfolgen kann. Diesem Gegenstand ist eine Arbeit von STARK und DRECHSEL gewidmet. Die PAÁLsche Spitzenübertragung wurde auf eine ganze Menge neuer Objekte ausgedehnt, wobei die Methodik wieder um einen Schritt verbessert wurde. Denn es wurde nicht wie dort mit unten abgeschnittenen Koleoptilen gearbeitet, denen von der Basis her das Primärblatt herausgezogen war, und die daraufhin während des ganzen Versuches entwurzelt in Sand standen, vielmehr wurde mit einem besonderen Handgriff erreicht, daß man nach der Abhebung der Koleoptilspitze von oben her das ganze Primärblatt herauszog und nunmehr leere Koleoptilhülsen vor sich hatte, die von unten her normal gespeist waren und von dem störenden Primärblatt befreit sehr schöne Reaktionen ergaben.

Die Versuchsserien, die sich auf Vertreter der Gattungen *Avena*, *Hordeum*, *Secale* und *Triticum* erstreckten, waren in folgender Weise gestaffelt:

1. Koleoptilspitze auf den zugehörigen Stumpf. Alle angestellten Versuche waren von Erfolg begleitet.

2. Spitze auf ein anderes Individuum derselben Species. Auch hier sind alle Serien mit einer Ausnahme geglückt, wenngleich der Erfolg im Durchschnitt geringer war. Speziell bei *Avena* erreichen die Krümmungen recht erhebliche Ausmaße (Abb. 16).

3. Spitze auf andere Art derselben Gattung aufgesetzt, z. B. *Avena sativa* auf *A. orientalis*, *Triticum polonicum* auf *T. vulgare*. Im Durch-

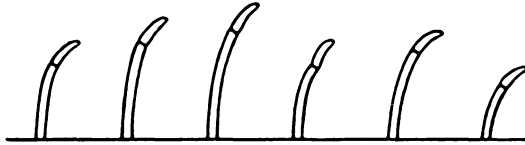


Abb. 16. *Avena sativa* auf *A. sativa* (anderes Individuum).

schnitt weitere Abnahme des Erfolges, bemessen nach dem Prozentsatz der geglückten Reizübertragungen; im einzelnen oft sehr schöne Reaktionen (Abb. 17).

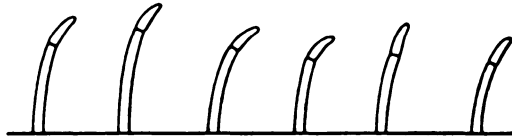


Abb. 17. *Triticum durum* auf *T. vulgare*.

4. Spitze auf fremde Gattung übertragen, z. B. *Triticum* auf *Secale*, *Hordeum* auf *Avena* usw. Der Erfolg ist etwa derselbe wie bei 3. Es sind die verschiedensten Kombinationen geglückt (Abb. 18).

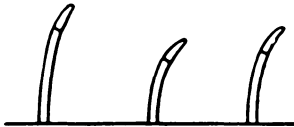


Abb. 18.  
*Secale* auf *Avena sativa*.

Um die quantitativen Ergebnisse einigermaßen zu illustrieren, sind in Tabelle VI die gewonnenen Daten statistisch zusammengefaßt. Die in Spalte 1 verzeichneten Zahlen 1—4 entsprechen den eben gekennzeichneten Versuchskategorien, also

1. Spitze auf zugehörigen Stumpf,
2. Spitze auf anderes Individuum derselben Art,
3. Spitze auf andere Art derselben Gattung,
4. Spitze auf andere Gattung,

4a. umfaßt die eigentlich zu 4. gehörigen Serien, bei denen *Avenaspitzen* auf eine andere Gattung übertragen wurden. Diese Versuche fallen aus dem Rahmen der sonst bei 4. verzeichneten heraus, so daß diese Trennung nötig war. Für den Krümmungserfolg sind in den letzten Vertikalspalten drei verschiedene Werte gegeben; der erste bezieht sich auf die Gesamtzahl der Reaktionen, der zweite auf jene, die auf die Spitze beschränkt sind, bei denen also keine Leitung eingetreten ist, der dritte endlich auf diejenige, die bis zum verdunkelten Stumpf fortschreiten.

Aus der Tabelle ist zunächst zu ersehen, daß der Prozentsatz der überhaupt auftretenden Reaktionen allenthalben gleich ist; er schwankt in dem engen Intervall 83,3 vH. bis 86,8 vH. Das besagt, daß die

Tabelle VI.

	Zahl der Individuen	Prozentsatz der eingetretenen Krümmungen		
		insgesamt	davon lokal	davon total
1	248	83,8 vH.	42,3 vH.	41,5 vH.
2	274	86,8 "	53,6 "	33,2 "
3	433	86,1 "	64,9 "	21,2 "
4	466	83,3 "	62,2 "	21,1 "
4 a	244	84,4 "	45,5 "	38,9 "

Spitzen ganz unabhängig davon reagieren, was für einem Stumpf sie aufsitzen; es kommt also offenbar nur darauf an, daß sie von unten genügend mit Wasser versorgt werden. Dagegen ist der Prozentsatz der geleiteten Krümmungen recht verschieden. Den besten Erfolg haben wir, wenn die Spitze auf das zugehörige Individuum übertragen wird (41,5 vH.). Diese Zahl ist wesentlich geringer als bei PAÄL, eine Tatsache, die damit in Zusammenhang steht, daß sich die Versuche von PAÄL nur auf *Avena* beziehen, ein Objekt, für das auch hier in den Einzelserien derselbe hohe Prozentsatz ermittelt wurde, dagegen erweisen sich die Gattungen *Hordeum*, *Secale* und *Triticum* als viel spröder. Das ist sicher auf die höhere phototropische Sensibilität von *Avena* zurückzuführen. Überträgt man die Spitze auf ein fremdes Individuum derselben Art, dann beträgt die Zahl der geleiteten Krümmungen nur noch 33,2 vH.; bei fremden Arten derselben Gattung findet ein weiteres Sinken auf 21,2 vH. statt. Das heißt aber, daß die phototropischen Reizstoffe offenbar zwar nicht absolut, aber relativ spezifisch sind, sie wirken am besten, wenn sie sich innerhalb desselben Individuums bewegen und verlieren an Erfolg in dem Maße, als sie auf fremde Individuen, Arten und Gattungen hinübergeleitet werden. Für diese Staffelung kann wohl am besten eine entsprechende Änderung ihrer chemischen Struktur verantwortlich gemacht werden.

Vergleicht man nun die Serie 4 und 3, dann ist von einem weiteren Rückgang nichts mehr zu erkennen: Die Zahl der geleiteten Reaktionen ist praktisch gleich, 21,1 gegen 21,2 vH. Das würde besagen, „daß dann, wenn die Reizstoffe einen bestimmten Grad von chemischer Verwandtschaft überschritten haben, ein festes Minimum des Erfolges eintritt, die Keimlinge reagieren dann nicht mehr auf feinere Abstufungen.“

Diese Feststellungen verlieren aber sofort ihre Gültigkeit, wenn man die Serien in den Kreis der Betrachtung zieht, bei denen *Avena*-spitzen auf fremde Gattungen übertragen worden sind: In der Versuchsreihe 4a erscheint mit einemmal wieder ein Prozentsatz totaler Krümmungen, der sogar größer ist, als wenn man Spitzen von fremden Individuen derselben Artzugehörigkeit verwendet (38,9 gegen 33,2 vH.). Daraus ist zu ersehen, daß eine *Avenaspitze* — offenbar auf Grund ihrer höheren Sensibilität den Stumpf einer fremden Getreidegattung befähigt,

ausgiebigere Reaktionen zu vollziehen, als wenn der Spitzenreiz von der zugehörigen Koleoptile stammt, man kann gewissermaßen die Keimlinge sensibilisieren.

Noch deutlicher als aus dem summarischen Überblick ist dies aus den Einzelserien zu ersehen, die in Tabelle VIa wiedergegeben sind. Auf der linken Seite sind die Versuche mit artgleicher Kombination (aber fremdes Individuum, um die Verhältnisse an die *Avena*-Versuche anzugleichen), auf der rechten Seite die Parallelversuche mit *Avena*-Spitze verzeichnet; es bedeutet *Av.* = *Avena*, *Sec.* = *Secale* und *Trit.* = *Triticum*.

Tabelle VIa.

		Reakt.				Reakt.	
Trit. durum	auf Trit. dur.	20,0 vH.	Av. sativa	auf Trit. dur.	29,4 vH.		
„ polonicum	„ „ pol.	21,2 „	„ „ „	„ „ „	pol.	36,4 „	
„ vulgare	„ „ vulg.	28,6 „	„ „ „	„ „ „	vulg.	70 „	
Sec. cereale	„ Sec. cer.	20,0 „	„ „ „	„ „ „	Sec. cer.	48,2 „	

*Allenthalben, besonders in der Serie mit Triticum vulgare ist der fördernde Einfluß der Avenaspitze sehr deutlich. Das äußert sich indessen nicht nur im Prozentsatz der Krümmungen, sondern auch in der Reaktionszeit, die durch Avenaspitzen herabgesetzt wird.* Die entsprechenden Daten liefert Tabelle VII.

Tabelle VII.

Kombination		Individuen	totale Krümmungen nach	
			6 Stunden	18 Stunden
Av. sativa auf	Av. sat. . .	23	16	18
Trit. polon. „	Trit. polon.	33	1	7
Sec. cereale „	Sec. cer. . .	30	1	6
Av. sativa „	Trit. polon.	44	12	16
Trit. polon. „	Av. sat. . .	31	3	6
Av. sativa „	Sec. cer. . .	29	13	14
Sec. cereale „	Av. sat. . .	28	0	3

Die drei ersten Zeilen der Tabelle enthalten die arteigenen Kombinationen, die vier letzten die reziproken Versuche mit *Avena* auf der einen, *Triticum* und *Secale* auf der anderen Seite. Es ist die Zahl der totalen Krümmungen verzeichnet, die nach 6 bzw. 18 Stunden aufgetreten sind. Es ergibt sich folgendes: „Bei artgleicher Kombination haben sich bei *Avena sativa* nach 6 Stunden schon fast alle totalen Krümmungen vollzogen, während bei *Triticum polonicum* und *Secale* jeweils bloß *eine* Reaktion im Stumpf vorhanden ist. Verpflanzt man dagegen eine *Avena*-Spitze auf einen *Triticum polonicum*- oder *Secale*-Stumpf, dann erweisen sich *fast alle* überhaupt reagierenden Individuen schon nach 6 Stunden basal gekrümmt; der Erfolg ist also ganz wesentlich beschleunigt. Dieser Beschleunigung steht in den reziproken Serien eine Verzögerung gegenüber: *Die sonst sehr rasch reagierenden Avena-*

*stümpfe geben sehr verlangsamte Krümmungen, wenn sie eine fremde Spitze tragen."*

Die Tatsache, daß sich die Überlegenheit des Hafers nur in den Spitzen, nicht auch in den Stümpfen zu erkennen gibt, eine Feststellung, die sich nicht auf die Reaktionszeiten, sondern auch auf die Krümmungsprozente gründet, läßt den Schluß zu, daß für die Erklärung nicht die Reaktionsfähigkeit, sondern die Perzeptionsfähigkeit in Frage kommt. Man kann annehmen, daß infolge der stärkeren Sensibilität mehr Reizstoffe gebildet werden, als bei den Vergleichsgattungen, vielleicht beruht aber die größere Sensibilität nur darauf, daß dem Hafer die Befähigung zukommt, den Reiz mit einer reichlicheren Produktion von Reizstoffen zu beantworten. Hier muß die Analyse noch weiter ins einzelne gehen.

### Ergebnisse.

Als wesentliches Ergebnis können wir für den Phototropismus folgende Tatsachen hervorheben:

1. Die phototropische Reaktion schreitet auch dann von der Spitze nach dem Stumpf fort, wenn bei Gramineenkoleoptilen die Spitze abgehoben und dem Stumpf wieder aufgesetzt wird, so daß der organische Zusammenhang zwischen Spitze und Basis unterbrochen ist (BOYSEN JENSEN, PAÁL, STARK und DRECHSEL). Die basipetale Reizleitung wird auch dadurch nicht gestört, daß man zwischen Spitze und Stumpf eine Gelatineschicht einschaltet (PAÁL). Diese Schicht kann bis über 1 mm stark sein, indessen nimmt der Erfolg mit ihrer Dicke rasch ab (STARK und DRECHSEL).

2. Die Weitergabe des phototropischen Reizes findet ausschließlich oder fast ausschließlich auf der lichtabgekehrten Seite statt (BOYSEN JENSEN, PURDY, SNOW); daraus ist zu schließen, daß auf der Schattenseite wachstumsfördernde Stoffe gebildet werden, die auf dem Wege der Diffusion geradlinig nach dem verdunkelten Stumpf wandern. Diese Befunde stehen im Gegensatz zu der FITTINGSchen Auffassung von der phototropischen Reizleitung, die sich auf Versuche gründet, die verschiedentlich mit negativem Erfolg wiederholt worden sind (BOYSEN JENSEN, NIELSEN, PAÁL, PURDY, SNOW).

3. Durch Umschaltung des Stroms der phototropischen Reizstoffe kann man eine entsprechende Umschaltung der Reaktion erzielen: Positiv reagierende Spitzen veranlassen die Stümpfe zu einer negativen Krümmung, wenn die wachstumsfördernden Stoffe der Hinterflanke der Spitze in die Vorderflanke des Stumpfes übergeleitet werden (SNOW?, BOYSEN JENSEN und NIELSEN).

4. Wird phototropisch gereizten Stümpfen eine *unbelichtete* Spitze aufgesetzt, dann erscheint eine Krümmung, die bei nicht derart behandelten Objekten ausbleibt, und die wohl darauf zurückzuführen ist, daß



die Spitze durch Übertragung der normalerweise in ihr vorhandenen Wuchsstoffe den Wachstumszustand der Stümpfe fördert (BRAUNER). Auch durch das Auftragen von Agarwürfeln, die wachstumsfördernde Substanzen enthalten (Speichel, Malzauszug) kann man die phototropische Reaktion einseitig belichteter Stümpfe in Gang setzen (SEUBERT).

5. Der phototropische Reiz kann von einseitig belichteten Spitzen nicht nur auf die zugehörigen Stümpfe übertragen werden, vielmehr gelingt auch eine Reizübermittlung von Individuum zu Individuum, von Art zu Art und von Gattung zu Gattung. Indessen nimmt der Erfolg in der gegebenen Reihenfolge ständig ab. Das deutet darauf hin, daß die in Frage kommenden Reizstoffe zwar nicht absolut, aber relativ spezifisch sind und an Wirkung um so mehr verlieren, je weiter die systematische Distanz der kombinierten Formen ist. Dieser Staffelung des Erfolges entspricht wohl eine chemische Staffelung der phototropischen Reizstoffe. Eine Ausnahme von dem geschilderten Verhalten bilden die Kombinationen, bei denen *Avena*-Spitzen auf die Stümpfe anderer Getreidegattungen gesetzt werden. Diese reagieren mit einer *Avena*-Spitze wesentlich besser, als mit einer zugehörigen. Die höhere Empfindlichkeit von *Avena* ist darnach auf unempfindlichere Arten übertragbar (STARK und DRECHSEL).

### III. Geotropismus.

#### 1. Koleoptilen und Hypokotyle.

Die ersten, den Geotropismus betreffenden Versuche gehen ebenfalls auf BOYSEN JENSEN zurück. BOYSEN JENSEN hat folgende Parallelserien angestellt: Haferkeimlinge wurden dekapitiert und dann durch Horizontallegen geotropisch gereizt, nachdem einem Teil der Stümpfe die zugehörige Koleoptilspitze wieder mit Gelatine aufgeklebt war. Entsprechend der Tatsache nun, daß der Hauptsitz der geotropischen Sensibilität in der äußersten Koleoptilspitze liegt, zeigten die spitzenlosen Stümpfe nur eine sehr träge und unbedeutende Aufwärtskrümmung, während die Keimpflänzchen mit aufgesetzter Spitze viel deutlicher reagierten. Es war also ein unverkennbarer gradueller Unterschied vorhanden. Diese Versuche sind von STARK (6) bestätigt und auf die Gattungen *Triticum* (Weizen) und *Hordeum* (Gerste) ausgedehnt worden. Weiterhin konnte STARK zeigen, daß eine solche krümmungsfördernde Wirkung nicht nur von der zum Stümpfe gehörigen Spitze, sondern auch von einer solchen ausgehen kann, die einer fremden Koleoptile entstammt. Ob das auch für art- und gattungsfremde Individuen gilt, wie das hinsichtlich des Phototropismus nachgewiesen wurde (STARK und DRECHSEL), das ist noch nicht untersucht, wenigstens bei Koleoptilen. Anders liegen die Verhältnisse bei den Wurzeln, wie unten gezeigt werden wird. Die Tatsache, daß der Reiz von Individuum zu Individuum übertragen

werden kann, ermöglichte es nun, sich von der gleichzeitigen Reizung der Spitze und des Stumpfes, wie sie bei der bisher geschilderten Methode zwangsläufig erfolgte, freizumachen. Das kann in folgender Weise geschehen: Keimlinge werden horizontal gelegt und solange gereizt, bis sich der Eintritt der Krümmung bemerklich macht. Dann werden die Koleoptilspitzen abgeschnitten und auf die eben dekapitierten Stümpfe von solchen Keimlingen übertragen, die dauernd aufrecht gestanden sind und sich infolgedessen in geotropisch ungereiztem Zustand befinden. Bei einem Teil der Individuen greift nun die Krümmung von den aufgesetzten Spitzen über die Kontaktstelle hinweg nach dem Stumpf über: die *ungereizten* Stümpfe führen eine geotropische Reaktion aus.

All die geschilderten Versuche deuten darauf hin, *daß der geotropische Reiz genau so wie der phototropische durch Diffusionsprozesse weitergegeben wird.* Indessen scheinen auch hier andere Vorgänge, die im Anschluß an die Reizung auftreten, mit einzugreifen. Es wurde oben auseinandergesetzt, daß es BRAUNER geglückt ist, einseitig belichtete Koleoptilstümpfe, die sich an sich nicht krümmten, durch das nachträgliche Aufsetzen von *ungereizten* Spitzen zu einer phototropischen Reaktion zu veranlassen. BRAUNER dehnte diese Versuche auf den Geotropismus aus, und gelangte hier zu denselben Ergebnissen. Es wurden drei Versuchsreihen angestellt, die sich auf *Avena sativa* bezogen. Die Haferkeimlinge wurden 1. in intaktem Zustand horizontal gelegt und 10 Minuten gereizt; 2. wurden Haferstümpfe in derselben Weise behandelt; die 3. Serie unterschied sich von der zweiten nur dadurch, daß den 10 Minuten gereizten Stümpfen nach der Reizung eine Koleoptilspitze aufgesetzt wurde, die sich dauernd in aufrechtem Zustand befunden hatte. Das Ergebnis dieser drei Serien war, daß allenthalben geotropische Krümmungen auftraten, daß aber der Prozentsatz der Reaktionen sehr verschieden war. Er betrug in der ersten Serie 87,9 vH., in der zweiten 27,3, in der dritten endlich 72,7. *Durch das Aufsetzen der ungereizten Spitzen wird die sonst sehr träge Reaktion der Stümpfe ganz erheblich gefördert.* BRAUNER sucht diesen Ausgang seiner Versuche in derselben Weise dem Verständnis näher zu bringen, wie dies beim Phototropismus der Fall war. Durch den einseitigen Schwerereiz sollen in derselben Weise wie durch den einseitigen Lichtreiz die Permeabilitätsverhältnisse im Stumpf polar geändert werden. Das muß dann natürlich ganz automatisch nach sich ziehen, daß auch die von der Spitze kommenden Wuchsstoffe nicht gleichmäßig abströmen und eine Krümmung resultiert. BRAUNER beruft sich in diesem Zusammenhang auf Angaben von SMALL, denen zufolge der geotropische Reiz bei Saubohnenwurzeln tatsächlich die Permeabilität beeinflussen soll. Indessen liegen die Verhältnisse hier noch keineswegs klar und es müssen erst noch genauere Versuche abgewartet werden, die BRAUNER auch in Aussicht stellt.

Wie man ohne weiteres erkennt, sind die BRAUNERSchen Experimente gerade reziprok zu den zuletzt genannten von STARK, bei denen die gereizte Spitze den ungereizten, also nach BRAUNER auch nicht hinsichtlich seiner Permeabilitätsverhältnisse polarisierten Stumpf zur Krümmung veranlaßt. Während dieses Verhalten so gedeutet wird, daß die Spitze durch den geotropischen Reiz chemisch polarisiert wird (einseitige Bildung von Reizstoffen) und sich dieser polarisierte Zustand einfach auf den Stumpf überträgt, müssen nach BRAUNER die Dinge umgekehrt gedeutet werden; die Spitze produziert die wachstumsregulierenden Substanzen gleichmäßig auf allen Flanken, und erst die polar verschiedene Durchlässigkeit schafft das chemische Gefälle von Oberflanke zu Unterflanke.

Dies ist derselbe Widerspruch, der uns auch beim Phototropismus begegnet ist (S. 26/7) und wie dort, so sind auch hier die BRAUNERSchen Befunde am besten derart zu deuten, daß das Wiederaufsetzen der ungereizten Spitzen auf die gereizten Stümpfe einfach dadurch wirkt, daß es ganz ungeachtet der Permeabilitätsverhältnisse einfach die Stümpfe in einen günstigeren Wachstumszustand versetzt, wie das ja aus den Versuchen von SÖDING mit Sicherheit zu ersehen ist: Je besser das Wachstum, desto leichter die Möglichkeit, auch schwache Krümmungstendenzen zum Austrag zu bringen.

Sehr nahe mit den BRAUNERSchen Versuchen berühren sich dann wieder solche von E. SEUBERT, die den Einfluß der von ihr untersuchten Wachstumsregulatoren auf den Ablauf der geotropischen Reaktion verfolgte. Als solche dienten ihr Speichel, Malzextrakt und Maltose. Es wurden folgende Versuchsreihen in Gang gesetzt: 1. *Avena*-Keimlinge wurden dekapitiert und horizontal gelegt; 2. in derselben Weise behandelte Keimlinge wurden an der Schnittfläche des Stumpfes gleichmäßig, d. h. nicht exzentrisch, mit Speichelagar bzw. Malzextraktagar oder Maltoseagar belegt; 3. auf die Schnittfläche des Stumpfes wurden Agarstückchen gefügt ohne den genannten Zusatz, d. h. reiner Agar; 4. endlich wurde den dekapitierten Stümpfen die zugehörige Spitze aufgesetzt. In allen vier Vergleichsserien wurde gleichlang exponiert und nach derselben Zeit die mittlere Krümmung der sich aufrichtenden Keimlinge berechnet. Es kann hier natürlich nur ein Ausschnitt der Resultate wiedergegeben werden.

Mit Speichelagar erhielt E. SEUBERT folgende Vergleichsreihe:

1. Normale Keimlinge		mittl. Krümmungswinkel	38°
2. Stümpfe + Speichelagar	„	„	15°
3. Stümpfe + reiner Agar	„	„	5—6°
4. Stümpfe mit zugehöriger Spitze	„	„	18°
Malzpreßsaftagar ergab:			
1. Normale Keimlinge	„	„	60°
2. Stümpfe + Malzpreßsaftagar	„	„	20°
3. Stümpfe + reiner Agar	„	„	5°

Maltoseagar schließlich ergab:

- |                          |                        |        |
|--------------------------|------------------------|--------|
| 1. Normale Keimlinge     | mittl. Krümmungswinkel | 55—60° |
| 2. Stümpfe + Maltoseagar | „ „                    | 10—20° |
| 3. Stümpfe + reiner Agar | „ „                    | 5°     |

Diese Daten besagen, daß geotropisch gereizte *Avena*-Stümpfe nur ganz unbedeutend reagieren, wenn ihnen kein Wachstumsregulator geboten wird (Stümpfe + reiner Agar), jeder der drei Wachstumsregulatoren ist aber — dem Stumpf aufgefugt — imstande, die Reaktion ganz wesentlich zu fördern, und zwar, wie die erste Versuchsreihe zeigt, in demselben Grade, wie dies die zugehörige Spitze tut, wenn sie dem Stumpf nach der Dekapitation wieder aufgesetzt wird. Das besagt natürlich keineswegs, daß die zur Verwendung gelangten Wachstumsregulatoren mit den von der Spitze normalerweise ausgehenden Stoffen irgend etwas zu tun haben, sondern nur, daß jede irgendwie bedingte Förderung des Wachstums auch in den Krümmungsausschlägen ihren Ausdruck findet.

Alle bis jetzt besprochenen Arbeiten betreffen nur ganz allgemein die Tatsache, daß in den Ablauf der geotropischen Reaktion Wachstumsstoffe, die von oben herabwandern, eingreifen. Auf welchen Bahnen sich diese Stoffe bewegen, wurde nirgends untersucht. Es ist ja daran zu denken, daß hier eine ähnliche Lokalisation besteht, wie sie BOYSEN JENSEN für den Phototropismus fand. Diese Frage wurde von A. PURDY im Anschluß an ihre phototropischen Experimente aufgegriffen. Der Krümmungsausschlag wurde nach derselben Methode berechnet (s. S. 22). In Gang gesetzt wurden folgende Vergleichsserien:

Serie a: Keimlinge horizontal, Einschnitt auf der Unterflanke,

Serie b: Keimlinge horizontal, Einschnitt auf der Oberflanke,

Serie c: Keimlinge aufrecht mit einseitigem Einschnitt (Kontrolle).

In den beiden ersten Serien wirkt die Schwerkraft natürlich wieder nicht nur auf die Koleoptilspitze, sondern auch auf die basaleren Teile, indessen kann dieser Umstand mit Rücksicht auf die geringe Sensibilität der Koleoptilbasis vernachlässigt werden. In der dritten Serie (Kontrolle) wirkt natürlich nur der Wundreiz. Der in Serie c gewonnene Wert ( $d = 0,031 \text{ cm} \pm 0,006 \text{ cm}$ ) muß wieder von dem Wert der Serie a abgezogen und zu dem Wert der Serie b zugezählt werden. Dann erhält man für Serie a den geotropischen Effekt  $d = -0,043 \text{ cm} \pm 0,007 \text{ cm}$ , für Serie b dagegen  $d = -0,144 \text{ cm} \pm 0,013 \text{ cm}$ . Das besagt aber, daß bei oberseitigem Einschnitt ein mehr als dreimal so starker Erfolg, bemessen nach dem durchschnittlichen Krümmungswert, zu verzeichnen ist. Oder anders gefaßt: Die geotropische Reizleitung findet hauptsächlich durch Diffusion auf der konvex werdenden Unterflanke statt. An der Hand dieser Feststellung kann man aber den Schluß ableiten, daß es sich um die Weitergabe von *wachstumsbeschleunigenden* Substanzen handeln muß. Wir werden sehen, daß dieser Schluß später von ganz anderer Seite eine Stütze erfahren wird.

Ganz neuerdings hat BEYER über Versuche berichtet, die sich auf Dikotylenkeimlinge beziehen. Er arbeitete mit den Hypokotylen von *Helianthus* (Sonnenblume). Sein Ziel war, den geotropischen Reiz von horizontal gelegten Hypokotylspitzen in ungereizte Stümpfe überzuleiten, aber in etwas anderer Weise als dies für die Haferkoleoptile geglückt ist. Er dekapitierte die Keimlinge in der in Abb. 19 wieder-

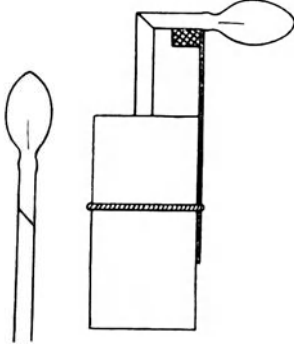


Abb. 19.  
*Helianthus*,  
schräg  
dekapitiert.

Abb. 20.  
*Helianthus*-  
Spitze unter  
90° angefügt.

gegebenen Weise schräg und setzte Spitze und Stumpf unter 45° miteinander in Verbindung, so daß nur die Spitze sich in Reizlage befand (Abb. 20). Wenden wir gleich die auf Grund der Versuche von Frl. PURDY gewonnenen Vorstellungen an, so müßte man hier erwarten, daß von der Unterflanke der Hypokotylspitze wachstumsfördernde geotropische Reizstoffe auf die rechte Flanke des Stumpfes übergehen und somit eine nach links gerichtete Reaktion des Stumpfes bewirken, da die rechte Flanke nun rascher wächst als die linke. Das ist nun auch tatsächlich eingetreten. BEYER hat nun die Versuche in der in Abb. 21 charakterisierten Weise

variiert. Durch entsprechende Beschneidung der Basis des Spitzenstückes oder durch asymmetrisches Anlegen an den Stumpf wurde erreicht, daß nunmehr eine Umleitung oder partielle Unterbrechung des Diffusionsstromes stattfindet. Das ergibt sich aus der Abbildung ohne

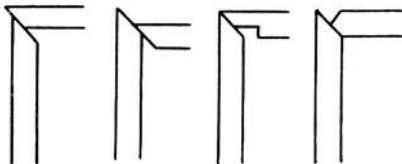


Abb. 21 wie 20, aber Methode des Ansetzens variiert.

weiteren Kommentar. Der Erfolg war nun der, daß immer die Flanke konvex wurde, die mit der Spitze in Kontakt stand; ob die obere oder die untere Flanke der Spitze dem Stumpf anlag, hatte keinen Einfluß. Die Kombinationen 1 und 3 in Abb. 21 führten also zu einer nach rechts, die Kombinationen 2 und 4 zu einer nach links gewendeten Krümmung. Das führt BEYER zu der Ansicht, daß diese Reaktionen überhaupt nichts mit dem Geotropismus zu tun haben, und daß es nur darauf ankommt, wohin die normalen Wuchsstoffe der Spitze abfließen. Anscheinend hatte BEYER einen anderen Reaktionsausfall erwartet, und zwar in der Kombination 3 und 4 eine nach links gewendete Krümmung, weil hier die übertretenden Wuchsstoffe auf ihren normalen Bahnen laufen, bei Kombination 1 und 2 eine nach rechts gewendete, weil hier der Stoffstrom invers geleitet wird. So müßten die Verhältnisse liegen, wenn

weiteren Kommentar. Der Erfolg war nun der, daß immer die Flanke konvex wurde, die mit der Spitze in Kontakt stand; ob die obere oder die untere Flanke der Spitze dem Stumpf anlag, hatte keinen Einfluß. Die Kombinationen 1 und 3 in Abb. 21 führten also zu einer nach rechts, die Kombinationen 2 und 4 zu einer nach links gewendeten Krümmung. Das führt BEYER zu der Ansicht, daß diese Reaktionen überhaupt nichts mit dem Geotropismus zu tun haben, und daß es nur darauf ankommt, wohin die normalen Wuchsstoffe der Spitze abfließen. Anscheinend hatte BEYER einen anderen Reaktionsausfall erwartet, und zwar in der Kombination 3 und 4 eine nach links gewendete Krümmung, weil hier die übertretenden Wuchsstoffe auf ihren normalen Bahnen laufen, bei Kombination 1 und 2 eine nach rechts gewendete, weil hier der Stoffstrom invers geleitet wird. So müßten die Verhältnisse liegen, wenn

beim normalen geotropischen Krümmungsprozeß auf der Oberflanke wachstumshemmende, auf der Unterflanke aber wachstumsfördernde geotropische Reizstoffe liefern. Dafür gibt es aber vorläufig noch keine Anhaltspunkte. Das beobachtete Verhalten wird aber sehr wohl verständlich, wenn man annimmt, daß lediglich auf der Unterflanke wachstumsbeschleunigende Substanzen entstehen. Diese würden dann in Kombination 1 eine Rechtskrümmung, in Kombination 4 eine Linkskrümmung nach sich ziehen. Daß auch Kombination 3 eine Rechtskrümmung und Kombination 2 eine Linkskrümmung verursacht, das hängt damit zusammen, daß hier eben zwar nicht die geotropischen, wachstumsfördernden Substanzen, aber die normalen Wuchsstoffe der Spitze übertreten, die natürlich der Flanke, der sie zugute kommen, ebenfalls ein Übergewicht über die nicht in dieser Weise gespeiste Flanke verleihen. Freilich müßte man dann bei Kombination 2 und 3 schwächere Ausschläge beobachten als bei 1 und 4. Dies ist nach BEYER nicht der Fall. Aber seine Versuche sind nicht dazu angetan, von ihnen exakte *quantitative* Aufschlüsse zu erwarten. Wohl im Zusammenhang mit der Deutung, die BEYER diesen Kombinationsversuchen gibt, spricht er nun — anscheinend im Gegensatz zu seiner ursprünglichen Auffassung — dem zuerst besprochenen Versuche seine Bedeutung für die geotropische Reizleitung ab, indem er auf die Schwierigkeiten hinweist, einen guten und dauernden Kontakt der vorgeschriebenen Art herzustellen.

Es dürfte sich daher empfehlen, diese Versuche nach anderer Richtung auszubauen. Zunächst könnte man geotropisch vorgereizte Spitzen auf senkrecht stehende Stümpfe setzen und schauen, ob die Spitzenreaktion auf den Stumpf übergreift. Dies entspräche den STARKSchen Versuchen mit *Avena*. Man könnte aber in der Analyse noch tiefer schürfen, und zwar in der Art, wie dies BOYSEN JENSEN für den Phototropismus getan hat. Man setzt — ebenfalls auf ungereizte Stümpfe — geotropisch vorgereizte Spitzen *exzentrisch* auf, einmal so, daß die ursprüngliche Unterflanke, das andere Mal so, daß die ursprüngliche Oberflanke Kontakt hat. Nun strömen ja gleichzeitig mit den hypothetischen geotropischen Reizstoffen auch die normalen Wuchsstoffe polar herab, indessen kann man ihre Wirkung dadurch kompensieren, daß man gleichzeitig mit den exzentrisch aufgesetzten, geotropisch vorgereizten Stümpfen auf die noch freie Gegenflanke ungereizte Spitzen aufträgt, so daß auf der einen Seite Kontakt mit Spitzen, die bloß normale Wuchsstoffe führen, herrscht, auf der anderen mit solchen, die zudem noch mit tropistischen Reizstoffen beladen sind. Auf diese Weise läßt sich vielleicht eine größere Klarheit erreichen.

## 2. Keimwurzeln.

Wir wenden uns den Arbeiten zu, die sich mit dem geotropischen Verhalten von Wurzeln beschäftigen. Da ist zunächst der Versuche von

SNOW (1) zu gedenken. In seiner ersten Untersuchung berichtet SNOW über Experimente, bei denen Wurzeln von *Vicia Faba* (Saubohne) mit dekapitierter und dann wieder vermittlels Gelatine aufgeklebter Spitze horizontal gelegt wurden. Zum Vergleich wurden spitzenlose Stümpfe in derselben Weise gereizt (Kontrolle). Das Ergebnis war, daß von 76 Wurzeln mit aufgeklebter Spitze 45 eine geotropische Abwärtskrümmung zeigten, die sich zwischen  $30^\circ$  und  $90^\circ$  bewegte. 42 spitzenlose Stümpfe führten aber nur 4 schwache und eine einzige starke Reaktion aus. Damit ist wieder ein Grundversuch für Leitung auf dem Wege der Diffusion geglückt, der für den Phototropismus bei Wurzeln noch aussteht.

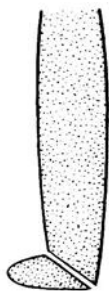


Abb. 22.  
*Vicia Faba*,  
Wurzelspitze  
unter  $90^\circ$   
angesetzt.

Um sich von der Parallelreizung des ebenfalls horizontal liegenden Wurzelstumpfes freizumachen, wandte SNOW dieselbe Methode an, die BEYER — übrigens zeitlich nach SNOW — bei den oben erwähnten Experimenten mit *Helianthus*-Keimlingen herangezogen hat: Er dekapitierte die Wurzeln unter  $45^\circ$  und fügte die Spitze horizontal an den normal abwärts gerichteten Stumpf (Abb. 22). „But the results, though favorable, were not pronounced enough to be convincing.“

Weiterhin versuchte SNOW den Strom der Reizstoffe durch seitliche Verschiebung der Spitze gegen den Stumpf umzuleiten in der Weise, wie es von seinen phototropischen Versuchen mit *Avena* bekannt ist (siehe oben). Die Wurzelspitze wurde in horizontaler Lage den gleich orientierten Stümpfen derart angefügt, daß eine Kommunikation zwischen der Unterflanke der Spitze und der Oberflanke des Stumpfes bestand (Abb. 23). Gehen von der geotropisch

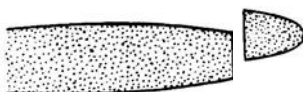


Abb. 23. *Vicia Faba*,  
dekapitiert, Spitze seitlich  
verschoben.

gereizten Spitze ganz generell wie bei der Koleoptilspitze wachstumsfördernde Substanzen aus, dann ist eine nach abwärts gerichtete Reaktion zu erwarten. In Wirklichkeit krümmten sich aber die Stümpfe nach oben.

Das könnte dahin interpretiert werden, daß es sich dabei um die Wirkung von wachstumshemmenden geotropischen Reizstoffen handelt. Indessen ist dieser Schluß nicht bindend, weil Parallelversuche, bei denen Spitze und Stumpf vertikal standen und die Spitze in derselben Weise seitlich verschoben war, ebenfalls einer nach der Kontaktseite gewendete Krümmung resultierte (nach rechts in Abb. 4). Dieser Erfolg ist nach SNOW in verschiedener Weise zu deuten. Entweder handelt es sich nach SNOW um eine traumatotropische Reaktion, die dadurch veranlaßt ist, daß die durch die Verletzung erzeugten Wundstoffe nunmehr einseitig verstärkt dem Wurzelstumpf zuströmen, wobei es sich freilich um wachstumshemmende Substanzen handeln müßte, während der negative Wurzeltraumatotropismus eher

auf das Auftreten von wachstumsfördernden auf der Wundflanke hindeuten würde; oder aber, die Spitze enthält irgendwelche Substanzen, die bei einseitiger Zuführung rein chemotropisch wirken; oder schließlich, die Wurzelspitze produziert im Gegensatz zur Koleoptil- bzw. Hypokotylspitze an sich schon wachstumshemmende Stoffe. Da dieses letzte nach den inzwischen erfolgten Mitteilungen von CHOŁODNY wirklich der Fall ist (siehe Kap. I), so ist der der Abb. 23 zugrundeliegende Versuch tatsächlich nicht eindeutig.

Dagegen haben die Experimente SNOWS in einer anderen Frage Klarheit geschaffen. Es handelt sich dabei um die Ermittlung des Leitungswegs. Diese Versuche bilden eine Parallele zu jenen von Frl. PURDY über den negativen Geotropismus bei *Avena*. Wurzeln von *Vicia* wurden horizontal gelegt und dann wurde der Leitungsweg durch einen halbseitigen Einschnitt unterbrochen. Um die Diffusion über die Kerbe auszuschalten, wurde ein Scheibchen Glimmer eingelegt. In zwei Parallelserien wurde der Einschnitt das eine Mal auf der Unter- das andere Mal auf der Oberflanke gemacht. Zum Beleg sei nur ein Versuch aus der zweiten Mitteilung von SNOW (2) angeführt. War der Einschnitt oben, dann führten die Wurzeln eine mittlere Krümmung von  $46,7^\circ$ , lag er unten, dann führten sie eine solche von durchschnittlich  $20,7^\circ$  aus. Der Anteil der Reaktion, der hierbei auf Rechnung des traumatischen Eingriffes zu setzen ist, ist beidemal in Abzug gebracht. Es ergibt sich als Differenz  $26,0^\circ$ ; das besagt aber, daß der Reiz vornehmlich auf der Unterflanke geleitet wird, auf der Flanke also, die nachher konkav wird. Danach muß es sich aber um *wachstumshemmende* Substanzen handeln. Hinsichtlich der Bevorzugung der Unterflanke schließen sich die Wurzeln an die Koleoptilen an, nur kommen dort — entsprechend dem konträren Charakter der Reaktion — wachstumsbeschleunigende Substanzen in Frage. Es ist gar nicht ausgeschlossen, daß es sich hierbei chemisch um dieselben Stoffe handelt, und daß es nur an dem physiologischen Kontrast zwischen Wurzel und Sproß liegt, daß der Krümmungscharakter entgegengesetzt ist. Die geringfügige Leitung auf der Oberseite könnte man in der Weise dem Verständnis näher bringen, daß neben den wachstumshemmenden Stoffen auf der Unterseite gleichzeitig auf der Oberseite, wenn auch in geringerer Menge, solche produziert werden, die das Wachstum beschleunigen.

Wurde die Wurzel unterhalb der Spitze mit zwei Einkerbungen versehen, die von zwei opponierten Flanken mit geringer gegenseitiger Distanz bis über die Mitte geführt wurden, so daß ein geradliniger Leitungsweg von der Spitze nach der Wachstumszone unmöglich war, dann blieb eine geotropische Reaktion aus: Eine Leitung „um die Ecke“, die einer Deutung durch Reizstoffdiffusion schwer zugänglich wäre, ist nicht nachweisbar.

Die Beobachtungen von SNOW sind durch CHOŁODNY in recht inter-



essanter Weise erweitert worden. CHOLODNY arbeitete mit den Wurzeln von *Zea Mays* (Welschkorn). Er stellte geotropische Versuche an mit Wurzeln, die in folgender Weise behandelt waren:

1. Wurzel nur dekapitiert;
2. Wurzel dekapitiert, zugehöriger Stumpf aufgesetzt;
3. Wurzel dekapitiert, *Zea*-Koleoptile aufgesetzt;
4. Wurzel normal.

Serie 1 ergab keine Reaktion, Serie 2 ergab vereinzelte Krümmungen; Serie 3 endlich blieb im Erfolg hinter den normalen Wurzeln nicht zu-

rück (Abb. 24). Es ist also die sehr auffällige Tatsache zu verzeichnen, daß die Koleoptilspitze viel besser wirkt als die Wurzelspitze, und daß die Koleoptilspitze, die auf dem Koleoptilstumpf eine negativ-geotropische Reaktion ins Leben ruft, bei der Verpflanzung auf eine Wurzel eine *positive* Krümmung erzeugt.

Zur Aufhellung dieser Erscheinung eröffnen sich zwei Wege: Entweder greift der geotropische Prozeß von der Koleoptilspitze auf den Wurzelstumpf über, oder aber, die Wurzel perzipiert von sich aus den Reiz, ist aber ohne den korrelativen Zusammenhang mit der Spitze nicht zu einer Reaktion fähig. Das ist eine Auffassung, die schon SNOW für seine Versuche mit wieder aufgesetzter Wurzelspitze diskutiert. Es bestünde dann eine Analogie zu ganz alten Versuchen von MIEHE über die geotropische Reaktion von *Tradescantia*-Sprossen. MIEHE fand hier, daß dekapitierte Sproßstücke sich nur dann geotropisch aufrichten, wenn die Achselknospen des nächst höheren Internodiums, die offenbar einen nicht weiter definierten korrelativen Reiz ausüben, vorhanden sind.

CHOLODNY entscheidet sich im vorliegenden Falle für die zweite Möglichkeit, und zwar auf Grund folgender Überlegung: „In der Tat ist wohl die Voraussetzung, daß ein *positiv*-geotropes Organ eine in der *negativ*-geotropischen Spitze hervortretende Erregung perzipieren und auf dieselbe ganz normal reagieren kann, zu kompliziert und unwahrscheinlich.“ Nach CHOLODNY liegt die Perzeption im vorliegenden Falle daher bei den Stümpfen, und die Spitze dient nur als Organ innerer

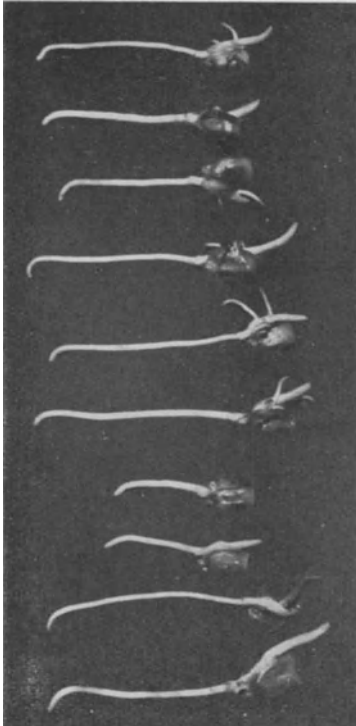


Abb. 24. Wurzelstümpfe von *Zea* mit Koleoptilspitzen.

Secretion“; diese Secretion kann sowohl von der Wurzel- wie auch von der Koleoptilspitze geleistet werden. Die in der Koleoptilspitze selbst induzierte geotropische Erregung spielt also bei der Wurzelreaktion gar keine Rolle.

Um diese Deutung zu stützen, hat CHOLODNY die Versuche in mannigfacher Weise abgewandelt. Er hat die Wurzel unter  $45^\circ$  dekapitiert, desgleichen die Koleoptile, und hat nun Koleoptilspitze und Wurzelstumpf in der Weise aufeinander gefügt, daß nun die Spitze vertikal nach oben, der Wurzelstumpf horizontal verlief. Hier wurde also bloß die Wurzel und nicht die Koleoptile gereizt, die korrelative Wirkung der Spitze konnte nun also rein zum Ausdruck gelangen. Dieser Versuch verlief aber negativ, d. h., es trat keine Reaktion ein. Dasselbe war bei den beiden anderen Kontrollversuchen der Fall. Hier wurde 1. der Wurzelstumpf horizontal gelegt und geotropisch gereizt; hernach wurde er senkrecht aufgerichtet und ein Koleoptilstumpf in normaler Orientierung daraufgesetzt; 2. wurden diese Manipulationen in entgegengesetzter Reihenfolge vollzogen, d. h. erst Wurzelstumpf aufrecht gestellt und Koleoptilspitze darüber gefügt, dann Spitze abgenommen und Stumpf horizontal gelegt. Obwohl auch in diesen beiden Fällen nach der vorgetragenen Deutung die Spitze geeignet gewesen sein müßte, die geotropische Perzeption des Stumpfes in die Bahnen einer sichtbaren Reaktion zu drängen, so blieb auch hier eine solche aus.

Natürlich darf man solche negativen Ergebnisse nicht zu hoch werten, es muß in diesem Zusammenhang aber doch auf eine Deutung hingewiesen werden, die in der Mitte zwischen den beiden anderen liegt und zum mindesten ebenso wahrscheinlich ist. Danach greift zwar nicht die geotropische „Erregung“ von der Spitze nach dem Stumpf über — eine solche Weitergabe über die Gelatinebrücke ist ja überhaupt unmöglich — wohl aber löst die geotropische Erregung die Produktion geotropischer Reizstoffe aus, die nach abwärts diffundieren. Handelt es sich um die Kombination Wurzelspitze : Wurzelstumpf, dann besteht überhaupt keine Schwierigkeit; der Stoffstrom ist normal. Bei der Kombination Koleoptilspitze : Wurzelstumpf aber strömen die Reizstoffe der *Koleoptilspitze* in die Wurzel hinüber. Nehmen wir als das Wahrscheinlichste an, daß es sich um wachstumsbeschleunigende Substanzen auf der Unterflanke handelt (Versuche von PURDY), dann müßte es freilich zu einer *negativ*-geotropischen Reaktion, also zu einer Aufrichtung der Wurzel kommen; vorausgesetzt freilich, daß diese Stoffe in der Wurzel genau so wirken wie im Sproß. Die Beobachtung zeigt, daß die Wurzeln aber *positiv* reagieren, also sich nach unten krümmen, wie es dem Wurzelgeotropismus entspricht. Nun wurde aber schon oben auf die Möglichkeit hingewiesen, daß entsprechend der verschiedenen physiologischen Struktur zwischen Wurzel und Sproß, die sich ja nicht

nur beim Geotropismus zeigt, sehr wohl bei völliger Gleichartigkeit der Stoffe eine entgegengesetzte Reaktion eintreten kann. Dafür spricht

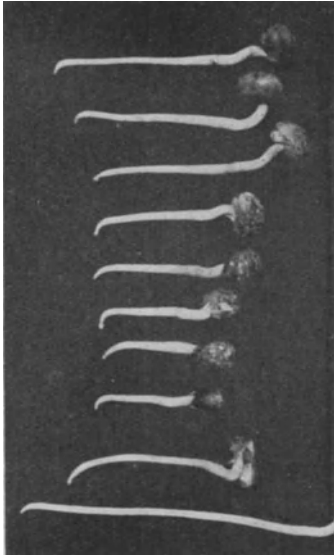


Abb. 25. Wurzelstümpfe von *Lupinus* mit Koleoptilspitzen von *Zea*.

die von CHOLODNY ermittelte, sich auf die normalen Wuchsstoffe beziehende Tatsache, daß die Koleoptilspitze, die, auf den Koleoptilstumpf aufgesetzt das Wachstum beschleunigt (Verhältnis 144 : 100), bei der Übertragung auf einen Wurzelstumpf das Wachstum hemmt (Verhältnis 64 : 100). Was für die normalen Wuchsstoffe gilt, das kann natürlich mit demselben Recht für die geotropischen Wuchsstoffe angenommen werden. Hier liegt noch eine Fülle von Fragestellungen offen.

Mit Rücksicht auf die Spezifität der Reizstoffe muß noch auf die recht bemerkenswerte Feststellung von CHOLODNY (1) hingewiesen werden, wonach *Lupinus*-Wurzelstümpfe auch dann eine geotropische Reaktion vollziehen, wenn ihnen eine Wurzelspitze von *Zea* aufgesetzt wird (Abb. 25). Hier handelt es sich ja um eine Kombination, die systematisch ganz weit auseinander liegende Formen miteinander vereinigt.

Später ist dann CHOLODNY noch folgendes Experiment geglückt (2):

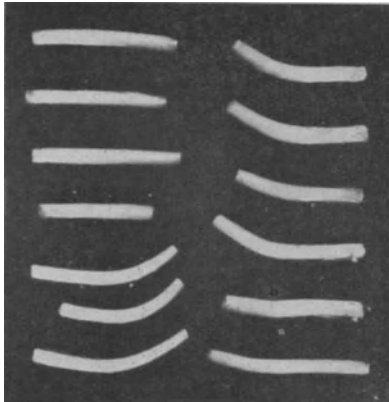


Abb. 26. Hypokotylzylinder von *Lupinus* geotropisch gereizt.

Er hat spitzenlose Koleoptilzylinder von *Zea* in der in Kap. I geschilderten Weise ausgebohrt und in den Hohlraum eine Koleoptilspitze von *Zea* eingefügt. Während nun leere Hohlzylinder keine geotropische Krümmung nach Horizontallegung zeigen, tritt eine solche bei 90 vH der Versuchspflanzen auf, die in der beschriebenen Weise behandelt sind. Freilich bleibt die Reaktion auf die unmittelbare Nachbarschaft der Hypokotylspitze beschränkt, so daß die Hypokotyle an ihren Enden gerade bleiben und in ihrer Mitte einen Knick aufweisen.

Nicht ausgebohrte Hypokotyle beschreiben dagegen einen sehr schönen Krümmungsbogen. Das ist aus Abb. 26 zu erkennen, bei

der die vier links oben wiedergegebenen Zylinder ausgebohrt und leer, die drei unteren nicht ausgebohrt und die rechts stehenden ausgebohrt und mit Koleoptilspitze versehen sind. Fügt man statt der einen mehrere Koleoptilspitzen ein, dann ist das Ergebnis noch auffälliger; der Unterschied gegenüber den nicht ausgebohrten Zylindern tritt zurück. Da nun, wie die anatomische Kontrolle ergibt, die ausgebohrten Zylinder meist noch im vollen Besitz ihrer Stärkescheide sind, in der man das Aufnahmeorgan für den geotropischen Reiz erblickt, so handelt es sich bei diesen Versuchen höchstwahrscheinlich nicht um den Übertritt von geotropischen Reizstoffen, sondern von Wuchshormonen, die den Wachstumszustand der Hohlzylinder fördern, eine Annahme, deren Berechtigung ja aus den früher berichteten Versuchen CHOŁODNYS zu ersehen ist, bei denen die Koleoptilspitzen in aufrechte Zylinder verbracht wurden (Kap. I).

### 3. Erwachsene Pflanzen.

Die einzigen Versuche, die sich auf erwachsene Pflanzen beziehen, stammen von GRADMANN. Die Fragestellung, von der GRADMANN ausging, geben wir am besten mit seinen eigenen Worten wieder: „Die Richtigkeit von der Annahme geotropischer Reizstoffe vorausgesetzt, ist immer noch fraglich, ob nun in einem negativ-geotropischen Organ in wagrechter Lage wachstumsfördernde Stoffe an der Unterseite oder hemmende an der Oberseite gebildet werden, jedenfalls aber müssen sich obere und untere Hälfte durch ihren Gehalt an Reizstoffen unterscheiden. Halbieren wir ein solches horizontal liegendes Organ, etwa ein Stengelinternodium, der Länge nach durch einen horizontalen Schnitt, so bekommen wir eine Ober- und Unterhälfte von verschiedenem Reizstoffgehalt. Derselbe Unterschied wird in zwei Längshälften bestehen, die erst nach der Trennung horizontal gelegt werden, wenn nur die eine Schnittfläche nach unten, die andere nach oben kehrt, die eine als ‚Oberhälfte‘, die andere als ‚Unterhälfte‘ zu liegen kommt, vorausgesetzt, daß durch das Zerschneiden die normalen Vorgänge nicht gestört werden. Legen wir nun der Länge nach zwischen diese beiden Hälften ein ganzes Internodium, . . . und sorgen für innige Berührung, nachdem wir zuvor an allen Berührungsflächen die Epidermis abgeschabt haben, so daß die wasserdurchtränkten Zellwände unmittelbar aneinander liegen, so besteht die Möglichkeit, daß die Reizstoffe aus den Hälften in das Mittelstück hineindiffundieren. Geschieht das in genügendem Ausmaß, so können sie hier eine Wachstumskrümmung veranlassen: Einerlei, ob von der Unterhälfte her ein fördernder oder von der Oberhälfte her ein hemmender Reizstoff eintritt, oder ob beides zu gleicher Zeit geschieht; wenn überhaupt eine Reaktion erfolgt, so muß die der Unterhälfte anliegende Seite ein größeres Wachstumsbestreben zeigen als die gegenüber liegende; das Internodium wird, im rechten

Augenblick aus seiner Zwangslage befreit, auf der Seite der Unterhälfte konvex, auf der Seite der Oberhälfte konkav werden. Natürlich ist zu erwarten, daß das mittlere, ganze Internodium für sich allein schon eine negativ geotropische Bewegung ausführen wird, aber eine Krümmung in der vertikalen Ebene braucht die seitliche ja nicht zu stören.“

Als besonders geeignet für solche Versuche erwiesen sich die vierkantigen Stengel von Labiaten und Scrophulariaceen, und tatsächlich konnte GRADMANN mit den Gattungen *Stachys*, *Lycopus*, *Mentha*, *Coleus* und *Scrophularia* erfolgreich arbeiten. Hinsichtlich der Methodik sei noch bemerkt, daß die aneinander gelegten Internodien zur Festigung des Kontakts mit einem Faden umschnürt, vor der Reizung mit Wasser angefeuchtet und dann in Petrischalen, die mit feuchtem Filtrierpapier

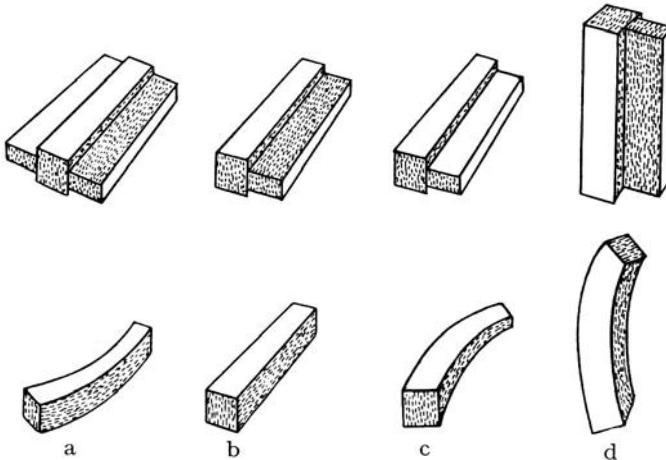


Abb. 27. Schematische Darstellung der GRADMANNschen Internodiumsversuche.

ausgelegt waren, verbracht wurden. Bei den Kontrollversuchen mit vertikaler Exposition wurden die Objekte in entsprechend ausgelegten Glaszylindern aufgehängt. Das Ergebnis der Versuche, das in Abb. 27 veranschaulicht ist, in der die schraffierten Flächen immer die Schnittflächen bedeuten, war folgendes:

Wird einem horizontal liegenden Internodium links eine Oberhälfte, rechts eine Unterhälfte angelegt, dann erscheint neben der immer auftretenden, durch die Reizung des intakten Internodiums bedingten Aufwärtskrümmung, die in der Abbildung stets vernachlässigt ist, eine seitliche Ablenkung in der zu erwartenden Richtung. Diese ist erkennbar in dem herausgenommenen Mittelstück, das in der unteren Reihe für sich dargestellt ist, und zwar nach Lösung des Verbandes. Die Deutung liegt auf der Hand: Die *Unterflanke* bildet wachstumsfördernde Stoffe, die rechte Flanke des intakten Internodiums streckt sich infolgedessen stärker und es kommt eine nach links gewendete Krümmung

zustande (Abb. 27a). Auffällig ist, daß diese Krümmung nun ausbleibt, wenn man bloß einseitig eine Unterhälfte anfügt (Abb. 27b), denn hier müssen doch dieselben wachstumsfördernden Stoffe überströmen. Indessen bietet sich hier eine sehr naheliegende Erklärung: Durch das Abschaben der Epidermis wird die davon betroffene Flanke traumatisch gereizt; es entstehen nun Wundreizstoffe, die nach STARK (4) wachstumshemmend wirken. Auch diese Stoffe müssen übertreten, es kommt zu einer kombinierten Wirkung: Hemmung und Förderung heben sich gegenseitig auf. In Versuch 1a nun strömen diese Wundstoffe von beiden Seiten zu, und ihre Wirkung muß sich ausgleichen. Daß diese Deutung richtig ist, geht aus dem Kontrollversuch d hervor; hier ist das intakte Internodium vertikal aufgehängt und einseitig eine Spalthälfte angefügt. Die geotropische Induktion ist hier ausgeschaltet, und die Wundstoffübertragung kommt rein zum Austrag: das intakte Internodium wendet sich der Spalthälfte zu. Derselbe Erfolg würde hier natürlich eintreten, wenn einseitig ein ganzes Internodium mit abgeschabter Epidermis angelegt würde. Dieser Versuch macht nun auch den Ausgang des Versuchs c verständlich. Hier ist einseitig bloß eine Oberhälfte angelegt. Es erscheint eine Krümmung, die sich dieser Oberhälfte zukehrt. Man könnte nun an das Walten von wachstumshemmenden *geotropischen* Reizstoffen denken. In Wirklichkeit kommt hier aber der Einfluß der retardierenden Wundstoffe in Frage. Damit haben wir vorausgreifend einen Fall von traumatotropischer Reizübertragung auf dem Wege der Diffusion. Nach den späteren Ausführungen wird uns dieser Fall geläufiger werden.

Die GRADMANNSchen Beobachtungen, die von der Produktion *wachstumsfördernder geotropischer Reizstoffe auf der Unterflanke* zeugen, stehen in schönem Einklang mit zahlreichen früheren Literaturangaben, die auf ganz anderer Grundlage gewonnen sind. Hierher gehören folgende Feststellungen:

1. Bei zahlreichen Objekten, z. B. den Knoten von Gramineen und *Tradescantia*, den Koleoptilen von *Avena* usw., ist bei der Horizontalexposition des intakten Organs eine erhebliche Wachstumsbeschleunigung der Unterflanke durch zahlenmäßige Belege erwiesen.

2. Längsgespaltene Sprosse verschiedener Pflanzen zeigen bei geotropischer Reizung deutliche Wachstumsdifferenzen, wenn sie einmal als Oberhälfte, das andere Mal als Unterhälfte verwendet werden. Als Oberhälften weisen sie nur einen geringen Zuwachs auf, als Unterhälften aber offenbaren sie im Vergleich zu aufrechtstehenden Sprossen eine sehr beträchtliche *Wachstumsbeschleunigung*. Das gilt nicht nur von älteren Sprossen, sondern auch von Hypokotylen (*Lupinus*). Sehr drastisch äußern sich diese Wachstumsdifferenzen, wenn man nicht mit isolierten Spaltstücken arbeitet, sondern Hypokotyle lediglich mit einem Längsschlitz versieht und dann horizontal legt. Abb. 28, die sich

auf solche Versuche<sup>1)</sup> von GRADMANN bezieht, zeigt dies ohne näheren Kommentar.

3. Schneidet man aus älteren Kompositensprossen (*Senecio*, *Silphium*) oder Kompositenhypokotylen mediane Längsscheiben heraus und bringt sie in geotropische Reizlage erstens so, daß der Längsdurchmesser ihres Querschnittes vertikal steht, zweitens so, daß er horizontal steht, dann erhält man im zweiten Fall eine deutliche, im ersten Fall dagegen keine geotropische Reaktion. Das ist so zu deuten, daß im ersten Fall die normale Unterflanke fehlt, also auch keine wachstumsfördernden Reizstoffe bilden kann, daß sie dagegen im zweiten Fall vorhanden ist.

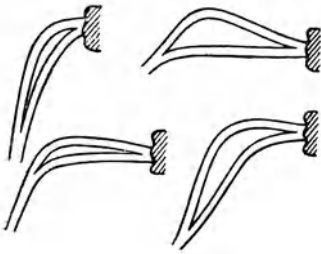


Abb. 28. *Lupinus*-Hypokotyle längs geschlitzt.

Schwierigkeiten dagegen für den GRADMANNschen Standpunkt bilden die in der Literatur vorhandenen Angaben, wonach bei einer Längsspaltung von Sprossen sowohl die Oberhälfte als auch die Unterhälfte bei geotropischer Exposition eine Krümmung liefern soll. Hier ist indessen GRADMANN bei einer eingehenden Nachkontrolle mit den Hypokotylen von *Lupinus* zu einem anderen Ergebnis gelangt. Wie nach seinen oben geschilderten Versuchen zu erwarten war, trat eine Aufrichtung bloß bei den Unterhälften ein. GRADMANN dekapitierte festgewurzelte Keimlinge, spaltete das Hypokotyl bis zur Basis und legte das so behandelte Material horizontal, wobei er während der Reizung durch Umwicklung für einen soliden Kontakt zwischen der Oberhälfte und der Unterhälfte sorgte. Vor dem Zusammenschnüren wurde aber bei einem Teil der Versuchspflanzen zwischen Ober- und Unterhälfte ein Streifen Stanniol eingefügt, um Diffusion auszuschalten, bei einem weiteren Teil wurde an Stelle des Stanniols Filtrierpapier verwendet, beim Rest schließlich lagen die Schnittflächen unmittelbar aufeinander.

Diese drei Versuchsreihen hatten folgendes Resultat: Nachdem in allen Fällen nach der Reizung die Umwicklung abgenommen war, trat im ersten Falle nur bei der Unterhälfte eine geotropische Aufrichtung ein. Die dritte Serie lieferte sowohl bei der Oberhälfte wie auch bei der Unterhälfte deutliche geotropische Aufrichtung. Die zweite Serie zeigte ein mittleres Verhalten. Dieses Ergebnis besagt aber, daß im ersten Fall eine geotropische Reaktion offenbar deshalb ausblieb, weil der Zustrom der maßgebenden Reizstoffe unterbunden war. Im dritten und in schwächerem Maße auch im zweiten Falle konnten sich die auf

<sup>1)</sup> Die Versuche mit Hypokotylen sind hier und im folgenden des logischen Zusammenhangs wegen mit eingereicht, obwohl sie in den früheren Abschnitt gehörten.

der Unterhälfte gebildeten wachstumsfördernden Substanzen auf dem Wege der Diffusion nach oben ausbreiten, und dadurch wurde auch die Oberhälfte polarisiert.

Diese Versuche wurden noch in der Weise abgeändert, daß Hypokotyle mit Längsschlitz herangezogen wurden. Es fand dieselbe Variation der Versuchsbedingungen statt. Der allgemeine Befund war genau der gleiche.

Die Versuche von GRADMANN laufen mit jenen von Frl. PURDY insofern zusammen, als beidemal die maßgebenden Vorgänge in die Unterhälfte verlegt werden: Hier treten im Anschluß an die Reizung wachstumsfördernde Reizstoffe auf. Es ist nun gewiß kein zufälliges Zusammentreffen, wenn auch die bekannte HABERLANDT'sche Statolithentheorie auf die dominierende Bedeutung gerade der Unterflanke hinweist. Nach dieser Theorie sind die tangentialen Außenwände<sup>1)</sup> der statolithenführenden Zellen der Sitz der geotropischen Perzeption. Wird ein Sproß horizontal gelegt, dann verlagern sich die Stärkekörner nach unten. In der unteren Hälfte des Sprosses gelangen sie dadurch auf die Außenwände, die nach HABERLANDT'S mannigfach variierten Versuchen allein für den Druck der Statolithen empfindlich sind. Man braucht nun nur noch einen Schritt weiter zu gehen und anzunehmen, daß der Perzeptionsakt die Produktion wachstumsfördernder Reizstoffe auslöst, um die Gedankenkette zu schließen.

Bei den Wurzeln sind die Verhältnisse natürlich entsprechend zu denken, nur daß die Reizstoffe die reziproke Wirkung haben.

Es soll hier nur ganz kurz angedeutet werden, daß es die vorgetragene Deutung gar nicht berührt, wenn sich herausstellen sollte, daß bei den statolithenführenden Zellen auch den Radialwänden eine gewisse Sensibilität zukommt, eine Möglichkeit, die dadurch eine gewisse Stütze erhält, daß in manchen Fällen doch auch die Oberhälften die Fähigkeit zu haben scheinen, von sich aus geotropisch zu reagieren. Nach dieser Richtung wenigstens weisen ganz neue Versuche von JOST. Die Reizstoffbildung würde dann in raschem Gefälle von der unteren Flanke nach der oberen verlaufen. Es ist nicht von der Hand zu weisen, daß sich die verschiedenen Objekte in dieser Hinsicht anders verhalten. Indessen dürfte es sich empfehlen, die JOST'schen Versuche noch einmal zu revidieren und nachzuforschen, ob nicht durch das Längsspalten eine von der Gewebespannung ausgehende Auswärtskrümmung beider Spaltheilften induziert wird, die speziell bei der Oberhälfte eine negativ-geotropische Reaktion vortäuschen könnte. Die GRADMANN'Schen Beobachtungen an Hypokotylen lassen derartige Verhältnisse nicht ausgeschlossen erscheinen.

<sup>1)</sup> Oder schärfer gefaßt: deren plasmatischer Wandbelag.



#### 4. Ergebnisse.

Fassen wir die vorstehenden Beobachtungen zusammen, dann ergeben sich folgende Resultate:

1. Trennt man den organischen Zusammenhang zwischen Spitze und Stumpf, fügt die beiden Teile in normaler Orientierung wieder aufeinander und legt den mit der Spitze versehenen Stumpf horizontal, dann führt dieser eine geotropische Reaktion aus, die entweder bei alleiniger Exposition des Stumpfes unterblieben oder ganz schwach ausgefallen wäre. Dieses Ergebnis ist sowohl bei Koleoptilen (BOYSEN JENSEN) als auch bei Wurzeln (SNOW) gewonnen worden. Auch bei Spitzen, die einem fremden Individuum entstammen, ist ein solcher Erfolg geglückt (Koleoptilen, STARK); selbst gattungsfremde Kombinationen führen zum Ziel (Wurzelspitzen von *Zea* auf Wurzelstümpfen von *Lupinus*, CHOLODNY). Am auffälligsten ist die Tatsache, daß positiv-geotropische Wurzelstümpfe von *Zea* mit negativ-geotropischen Koleoptilspitzen von *Zea* eine bessere positiv-geotropische Krümmung zutage fördern, als wenn die zugehörige positiv-geotropische Wurzelspitze aufgesetzt wird (CHOLODNY).

2. Die angegebenen Tatsachen können in zweierlei Weise erklärt werden: Entweder wandern von der Spitze geotropische Reizstoffe über, oder aber die Spitze dient als Korrelationsherd, der — ebenfalls durch Weitergabe bestimmter, normalerweise in der Spitze vorhandener Reizstoffe auf dem Wege der Diffusion — die allgemeine Reaktionsfähigkeit der Stümpfe, die durch die Dekapitation alteriert ist, wieder herstellt. Offenbar kommen beide Momente nebeneinander in Frage. Für das Walten spezifisch-geotropischer Reizstoffe sprechen die Versuche, bei denen geotropisch nicht gereizte, aufrecht stehende Stümpfe durch das Aufsetzen von geotropisch vorgereizten Spitzen zu einer geotropischen Reaktion veranlaßt werden können (*Avena*-Koleoptile, STARK). Auf die Beteiligung von normalerweise in der Spitze vorhandener Korrelationsträger weist die Beobachtung, daß geotropisch vorgereizte Stümpfe durch das nachträgliche Aufsetzen ungereizter Spitzen eine Förderung der geotropischen Reaktion erfahren (*Avena*, BRAUNER).

3. Die Leitung des geotropischen Reizes findet ausschließlich oder fast ausschließlich auf der Unterflanke statt. Dies gilt sowohl von Koleoptilen (PURDY), als auch von Wurzeln (SNOW). Da die Unterflanke bei den negativ-geotropischen Koleoptilen rascher wächst als die Oberflanke, während bei den Wurzeln entgegengesetzte Verhältnisse vorliegen, so ist anzunehmen, daß im ersten Fall auf der Unterflanke wachstumsfördernde, im zweiten wachstumshemmende Stoffe gebildet werden. Aus der Beobachtung, daß die negativ-geotropische *Zea*-Koleoptile auf der positiv-geotropischen *Zea*-Wurzel eine positive Reaktion hervorruft, darf man aber vielleicht schließen, daß die Stoffe

identisch sind, und nur auf den konträr gestimmten Organen eine entgegengesetzte Wirkung hervorrufen. Der faktische Nachweis von wachstumsfördernden Stoffen ist von GRADMANN in doppelter Weise erbracht; einmal können geotropisch gereizte Unterhälften von Labiaten- und Scrophulariaceeninternodien durch seitliches Anlegen an intakte Internodien diese zu einer Krümmung veranlassen, wobei — offenbar infolge des Stoffübertritts — die Kontaktflanke sich stärker streckt. Ferner können Oberhälften von Lupinenhypokotylen, die von sich aus keine geotropische Reaktion zeigen, zu einer solchen veranlaßt werden, wenn sie mit den zugehörigen Unterhälften so zusammengeschnürt werden, daß eine Diffusion über die Spaltfläche möglich ist.

4. Diese Beobachtungen lassen sich ungezwungen in den Rahmen der HABERLANDTSchen Statolithentheorie einfügen, wonach die Perzeption des Schwerereizes auf den äußeren Tangentialwänden der Statolithenstärke führenden Zellen stattfindet. Dadurch findet die bevorzugte Stellung der Unterflanke eine zureichende Erklärung, wofern man nur annimmt, daß sich an den Perzeptionsakt die Produktion der Reizstoffe anschließt.

## IV. Traumatotropismus.

### 1. Koleoptilen.

Für die Übertragung des traumatotropischen Reizes liegen ausgedehnte Versuche von STARK vor (3, 4). Die Experimente erstreckten sich auf die Koleoptilen von Gräsern, und zwar wurden Arten aus den Gattungen *Avena*, *Bromus*, *Hordeum*, *Lolium*, *Oryza*, *Secale*, *Triticum* und *Zea* herangezogen. All diesen Gräserkeimlingen kommt die Eigentümlichkeit zu, auf einen einseitigen traumatischen Eingriff — Einschneiden, Ansengen, Anätzen mit Höllenstein — durch eine positiv-traumatotropische Reaktion zu antworten (STARK [2]); da diese Krümmungsreaktionen weitgehend über die direkt gereizte Zone hinausgreifen, so lag es nahe, gerade hier die Leitungsvorgänge einer näheren Analyse zu unterziehen.

Die Koleoptilen wurden in einer uns nunmehr genugsam bekannten Weise ihrer Spitze beraubt, der obere Teil des aus der Koleoptilhülse herausschauenden Primärblattes entfernt und die Spitze wieder auf den Primärblattstumpf gestülpt, bis die Koleoptilspitze dem Koleoptilstumpf eng ansaß (Abb. 29). Dann wurde die Spitze mit den oben angegebenen verschiedenen Methoden verletzt und beobachtet, ob die Krümmungsreaktion sich auf den Stumpf fortpflanzt. Da hier eine strenge Lokalisation des Reizes leicht möglich ist,

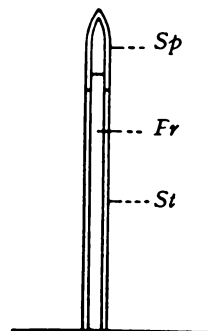


Abb. 29. *Avena* dekapitiert mit wieder aufgesetzter Spitze.

so waren die Vorsichtsmaßregeln, die beim Phototropismus und besonders beim Geotropismus nötig sind, um ein Übergreifen des Reizanschlusses auf den Stumpf zu verhindern, hier überflüssig. Es zeigte sich, daß in allen Serien bei einem bestimmten Prozentsatz der Versuchspflanzen tatsächlich eine positive Reaktion des Stumpfes zur Aus-

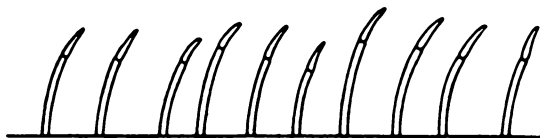


Abb. 30. *Triticum monococcum*.

führung gelangte, die auf ein Herabwandern von Wundreizstoffen zurückzuführen ist<sup>1)</sup>. Abb. 30 liefert ein beliebig herausgegriffenes Beispiel; die rechte Flanke der Koleoptilspitze wurde mit Höllenstein betupft.

Es könnte hier auffallen, daß der Stumpf sich in dieser Weise verhält, und zwar deshalb, weil doch auch die Dekapitation selbst schon einen traumatischen Eingriff darstellt, der zur Produktion derselben Stoffe führen muß, die bei einseitiger Verletzung entstehen, aber man muß dabei bedenken, daß diese Stoffe sich an der Dekapitationsfläche allseits in gleicher Menge bilden, infolgedessen kann sich naturgemäß keine einseitige Krümmungstendenz herausbilden, deshalb bleiben auch Stümpfe, die bloß dekapitiert sind, gerade, obwohl sie möglicherweise durch den Wundreiz in einen anderen Wachstumszustand versetzt werden. Wird nun die Koleoptilspitze einseitig verletzt, dann strömen von der Wunde aus *einseitig* Wundstoffe herab, die zu den Wundflanken an der Dekapitationsfläche herabsteigend und mit diesen weiterströmend der zugehörigen Flanke des Stumpfes ein Übergewicht verleihen. Von dieser Seite aus gesehen besteht keine Schwierigkeit.

Im Anschluß an diese Beobachtungen wurde dann die Versuchsanordnung in folgender Weise variiert: Es war anzunehmen, daß die maßgebenden Wundreizstoffe immer dann entstehen, wenn in irgendwelcher Weise durch Verletzung ein traumatischer Erregungszustand ausgelöst wird. Wenn man also an die Stümpfe einseitig Gewebefragmente ansetzt, bei denen danach schon allein durch die Zerstückelung die Produktion von Wundstoffen induziert ist, dann muß auch dadurch eine Krümmung ausgelöst werden, die zu einer Krümmung nach der Flanke führt, von der aus diese Stoffe zuströmen. Um diese Frage einer Prüfung zu unterziehen, wurden leere Koleoptilhülsen in kleine Zylinderchen zerschnitten und diese Zylinderchen einseitig an Koleoptilstümpfen angelegt, denen das Primärblatt intakt belassen worden war; auf diese Weise wurde erreicht, daß die Zylinderchen an dem Primärblatt seit-

<sup>1)</sup> Dieser Gedanke wurde schon von GOEBEL vertreten.

lich den nötigen Halt fanden. Die ganze Anordnung ist aus Abb. 31 ohne weiteres ersichtlich. Auch diese Versuche waren fast ausnahmslos von Erfolg begleitet, und zwar trat die erwartete positive Reaktion ein, wie das herausgegriffene Haferbeispiel in schöner Weise zu erkennen gibt.

Auch dann, wenn man die Koleoptilzylinderchen durch kochendes Wasser abtötet und erst dann ansetzt, treten — wenn auch mit deut-

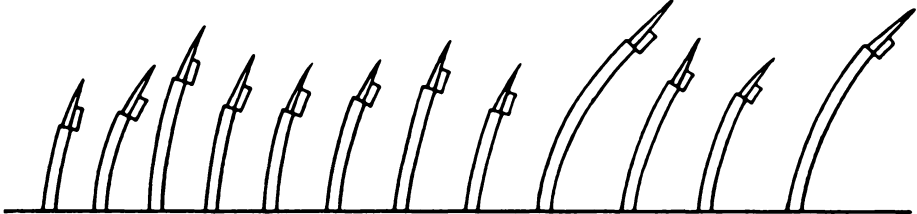


Abb. 31. *Avena sativa*. Koleoptilzylinderchen seitlich angesetzt.

licher Hemmung — die geschilderten Reaktionen ein, die Wundstoffe müssen also hitzebeständig sein. Sogar, wenn man die ganze Koleoptile in derselben Weise abtötet und dann erst die Zylinderchen schneidet, ist noch ein schwacher Erfolg zu verzeichnen. Daraus muß man schließen, daß entweder die Reizstoffe fast momentan gebildet werden, oder daß es sich, wie FITTING (5) annimmt, gar nicht um eigentliche Reizstoffe, die erst im Zusammenhang mit einem Erregungszustande entstehen, handelt, sondern daß es die Zerfallsstoffe sind, auf die die Krümmungen zurückzuführen sind, die dann immerhin noch der Kategorie der Wachstumsregulatoren im Sinne von E. SEUBERT angehören würden. Indessen könnte es auch sein, daß die geringere Wirkung nach dem Abtöten auf der Zerstörung der eigentlichen Reizstoffe beruht, und daß in den Zylinderchen noch andersartige Stoffe vorhanden sind, die das Wachstum beeinflussen, eine Auffassung, zu der E. SEUBERT auf der Suche nach den maßgebenden Komponenten im Gewebeextrakt tatsächlich gelangt ist. Diese Verhältnisse liegen also noch nicht ganz klar.

An die Versuche mit Koleoptilzylindern wurden dann solche an gereiht, bei denen aus zerkleinerten Koleoptilfragmenten ein Gewebe-

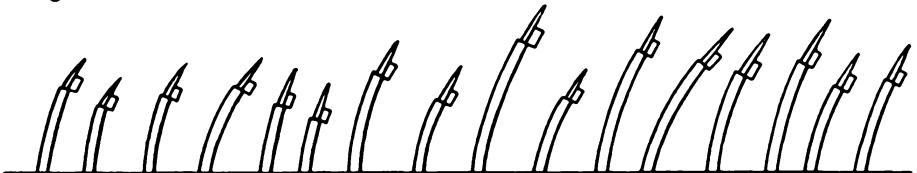


Abb. 32. *Avena*. Agarwürfelchen mit Extrakt seitlich angesetzt.

brei hergestellt und der filtrierte Extrakt zu 5 proz. Agar zugesetzt wurde. Der erstarrte Agar wurde in Würfelchen geschnitten, und diese

Würfelchen wurden dann den Koleoptilstümpfen in derselben Weise wie die Zylinderchen seitlich angesetzt. Es traten nun dieselben schönen Reaktionen auf, die mit den Zylinderchen erhalten worden waren, *es genügt also, mit dem Extrakt zu arbeiten, der die Wundstoffe enthält.* Einen guten Überblick über den Erfolg einer solchen Serie gibt Abb. 32.

Aus beiden Versuchsreihen, den Zylinder- und den Extraktversuchen, kann man schließen, daß es sich bei den Wundstoffen um wachstumshemmende Substanzen handelt.

Die hier vorgetragenen Resultate haben weiterhin von verschiedenen Seiten eine Ergänzung erfahren. Zunächst mußte einmal ein scheinbarer Widerspruch aufgeklärt werden, der zwischen den Versuchen mit den seitlich angesetzten Gewebezylindern und den früher (Kap. I) erwähnten Experimenten mit seitlich angesetzten Koleoptilspitzen besteht; denn die Koleoptilspitzen hatten ja eine negative Krümmung ergeben; nach unseren Befunden hätte man, da natürlich auch diese Spitzen infolge des Dekapitierens Wundstoffe enthalten müssen, eine positive Reaktion erwarten sollen. Die von STARK geäußerte Vermutung, daß hierfür die Tatsache verantwortlich zu machen ist, daß die Gewebefragmente eben von anderen Stellen der Koleoptile entnommen sind, hat durch Versuche von NIELSEN eine sehr schöne Bestätigung gefunden. NIELSEN konnte feststellen, daß bei *Avena* die gegensinnige Wirkung von Spitzenstücken und Zylindern aus tieferer Region tatsächlich zu Recht besteht. Er hat folgende Versuchsserien in Gang gesetzt: Es wurden in derselben Weise, wie dies in den STARKSchen Versuchen gehandhabt wurde, seitlich an den oberen Rand der Koleoptilstümpfe angesetzt: 1. eine Koleoptilspitze, 2. ein Koleoptilring (= Zylinderchen), der unmittelbar unterhalb der Spitze entnommen war, 3. ein Ring von der Mitte der Koleoptile und 4. ein Ring von der Basis. Jeder Versuch wurde mit einer größeren Zahl von Individuen ausgeführt und die aufgetretene Krümmung durch die Längendifferenz zwischen der konvexen und der konkaven Flanke berechnet (nach dem Vorgange von PURDY, siehe S. 22). NIELSEN erhielt für die Differenz folgende Werte:

1. Koleoptilspitzenstücke aufgesetzt	$d = - 0,031 \pm 0,003 \text{ cm,}$
2. Ringe unterhalb der Spitze entnommen	$d = - 0,012 \pm 0,004 \text{ cm,}$
3. Ringe aus der Koleoptilmitte	$d = + 0,018 \pm 0,004 \text{ cm,}$
4. Ringe aus der Koleoptilbasis	$d = + 0,015 \pm 0,005 \text{ cm.}$

Hier trat also bei 1 und 2 eine negative, bei 3 und 4 eine positive Reaktion ein, die negative Wirkung geht demnach nicht nur von der äußersten Koleoptilspitze, sondern auch von der unmittelbar darunter liegenden Region aus.

Wie sind nun diese Verhältnisse zu erklären? NIELSEN nimmt an, daß die Koleoptile zwei Sorten von Wuchsstoffen enthält, wachstums-

fördernde, die in der oberen Region sitzen und nichts anderes sind, als die uns von dem ersten Kapitel bekannten, schon im normalen Zustand vorhandenen Reizstoffe, und wachstumshemmende in den basaleren Koleoptilteilen. Indessen weist NIELSEN darauf hin, daß nicht mit Sicherheit gesagt ist, daß diese letzteren schon ursprünglich vorhanden sind, daß es sich vielmehr vielleicht gerade um die Wundreizstoffe handelt. Diese Auffassung hat insofern sehr viel für sich, als sich, wie wir später sehen werden, auch von ganz anderer Seite Anhaltspunkte dafür ergeben, daß die Wundstoffe Hemmstoffe sind. Daß die Hemmstoffe in den Spitzenstücken ihre Wirkung nicht entfalten können, steht damit in Zusammenhang, daß hier ihr Einfluß durch jenen der Wachsenzyme der Spitze überboten wird.

NIELSEN hat auch die Versuche mit Preßsaft wiederholt und ist zu demselben Ergebnis gelangt, wie STARK, d. h. er fand positive Reaktionen bei einseitigem Auftragen; er stellte diese Versuche sowohl mit Agarwürfelchen, wie auch mit Capillaren an, die mit dem Preßsaft gefüllt waren. Der Ausgang der Versuche war gleich, wenn der Preßsaft von der Spitze oder von der Basis der Koleoptile genommen war. Das ist aus folgender Übersicht zu ersehen:

	Agarwürfelchen	Capillaren
1. Preßsaft der Spitze	$d = + 0,007 \pm 0,002 \text{ cm}$ ,	$d = + 0,010 \pm 0,002 \text{ cm}$ ,
2. „ „ Basis	$d = + 0,010 \pm 0,003 \text{ „}$	$d = + 0,011 \pm 0,002 \text{ „}$

Die Krümmung, die wieder in derselben Weise berechnet ist, wie bei den Versuchen mit seitlich angesetzten Spitzen, war also in allen Fällen positiv, obwohl man bei dem Spitzenextrakt negatives Verhalten hätte erwarten können. Vermutungsweise könnte man das damit in Zusammenhang bringen, daß entweder durch die Herstellung des Preßsaftes die Förderstoffe eliminiert werden, oder aber, daß durch die hier einschneidendere Gewebeerstörung die hemmenden Wundstoffe in Überschuß geraten. Aber die Verhältnisse liegen noch keineswegs klar. So ist zu erwähnen, daß E. SEUBERT, die etwas später wie NIELSEN, aber unabhängig von ihm zu denselben Ergebnissen mit verdünntem Preßsaft gelangt ist, bei Konzentration des Preßsaftes einen Reaktionsumschlag feststellt; die Krümmungen wurden jetzt negativ. Nun ist ja ein Reaktionsumschlag durch Konzentrationsänderung beim Chemotropismus genugsam bekannt, aber wie man in diesem Fall die Erscheinung erklären soll, ist nicht leicht zu sagen, da man sowohl daran denken könnte, daß die Wundstoffe bei starker Dosierung die positive Reaktion in eine negative umkehren, oder aber, daß die Förderstoffe der Spitze, was der Deutung von E. SEUBERT entspricht, bei Verdünnung hemmend wirken. So würde nicht nur verständlich, daß verdünnter Preßsaft der Spitze das Wachstum retardiert, sondern auch der Preßsaft der Basis denselben Effekt erzeugt, denn nach unten nimmt naturgemäß die Konzentration der Förderstoffe ab. Diese Verhältnisse wurden

deshalb mit solcher Ausführlichkeit besprochen, weil daraus zu ersehen ist, wie unklar die Dinge hier noch liegen. Die reine Wirkung der Spitzentstoffe im Preßsaft kann deshalb nie unverfälscht zum Ausdruck gelangen, weil sich die gleichzeitige Entstehung der Wundstoffe nicht ausschalten läßt. Es kommt noch hinzu, daß nach der Ermittlung von E. SEUBERT im Gewebebrei noch andersartige Stoffe vorhanden sind, die eine chemotropische Wirkung bei einseitiger Einwirkung ausüben. Hier liegen noch ungelöste Fragen von weittragender Bedeutung vor. Indessen ist hervorzuheben, daß noch keine Beobachtungstatsache vorhanden ist, die gegen die Wirkung der Wundstoffe entsprechend der vorgetragenen Deutung spricht<sup>1)</sup>.

Somit ist es zu begrüßen, daß von einer ganz anderen Seite aus ein Streiflicht auf die Wirkung der Wundstoffe fällt, das mit der STARKschen Hypothese im Einklang steht. Es sind dies die Versuche von NIELSEN über die Leitungsbahnen bei der traumatotropischen Reizung.

In derselben Weise, wie dies PURDY beim Photo- und Geotropismus getan hat, so hat NIELSEN die Leitungsbahn durch einen einseitigen Einschnitt unterbrochen. Er versah die zum Versuche herangezogenen Haferkeimlinge 3—4 mm unterhalb der Spitze mit einer bis zur Mitte des Querschnittes reichenden Kerbe, die mit Platinfolie ausgelegt wurde. Danach wurden die Keimlinge oberhalb dieses Einschnittes durch Betupfen mit Höllenstein einseitig verletzt, und zwar einmal so, daß die betupfte Flanke auf der Seite der Kerbe, das andere Mal, daß sie auf der entgegengesetzten Seite lag. Ist es gleichgültig, auf welcher Seite der Wundreiz wandert, dann muß in beiden Fällen der Höllensteinreiz nach der Basis wandern, ist die Reizleitung, wie beim Geotropismus oder Phototropismus, auf eine bestimmte Flanke lokalisiert, dann muß dies in den beiden Vergleichsserien zum Ausdruck gelangen.

Den Versuchen haftet natürlich eine Fehlerquelle an: Der Einschnitt, der zur Unterbrechung des Leitungsweges angebracht wird, ruft ja selbst eine traumatotropische Reaktion ins Leben. Aber dieser Störungsfaktor kann, wie dies schon in den Versuchen von A. PURDY geschehen ist, dadurch eliminiert werden, daß man Kontrollserien in Gang setzt, bei denen bloß die Kerbe angebracht wird, und dadurch den Ablenkungswert bestimmt, der diesem Eingriff entspricht. Dieser Wert ist zu subtrahieren, wenn Höllensteinwunde und Kerbe auf derselben Seite liegen, dagegen zu addieren, wenn Höllensteinwunde und Kerbe die opponierten Flanken einnehmen. Es seien hier gleich die korrigierten Werte wiedergegeben; NIELSEN fand in den beiden Vergleichsreihen folgende Daten:

<sup>1)</sup> Vor allem fällt hier in die Wagschale, daß bei den Versuchen mit normal aufgesetzter, einseitig verletzter Spitze nur die reine Wirkung der Wundstoffe in Frage kommt, da hier sowohl die normalen Wuchsstoffe, wie auch anderweitige schon ursprünglich vorhandene und eventuell chemotropisch wirkende Substanzen ringsum gleichmäßig abwärts wandern.

1. Höllensteinwunde und Kerbe auf derselben Seite  
 $d = + 0,005 \pm 0,006 \text{ cm,}$
2. Höllensteinwunde und Kerbe auf entgegengesetzter Seite  
 $d = + 0,036 \pm 0,005 \text{ cm.}$

Daraus folgt, daß der Wundreiz auf der Wundflanke selbst sechsmal besser geleitet wird.

Diese Versuche wurden ergänzt durch solche, bei denen der Einschnitt einen Tag zuvor appliziert war. Die Höllensteinreizung erfolgte erst 24 Stunden später; in der Zwischenzeit hatte sich die durch den Einschnitt bedingte Krümmung ausgeglichen, so daß die basale Krümmung lediglich den Leitungseffekt der Höllensteinwunde zum Ausdruck brachte. Das Ergebnis war hier noch auffälliger:

1. Höllensteinwunde und Kerbe auf derselben Seite  
 $d = + 0,003 \pm 0,002 \text{ cm,}$
2. Höllensteinwunde und Kerbe auf entgegengesetzter Seite  
 $d = + 0,030 \pm 0,003 \text{ cm.}$

*Hier ist also die Leitung auf der Wundflanke zehnmal besser.* Der geringe Erfolg auf der Gegenflanke könnte vielleicht damit in Zusammenhang gebracht werden, daß hier in Wirklichkeit doch etwas von den Reizstoffen seinen Weg über die Kerbe gefunden hat, wie dies auch PURDY bei den entsprechenden phototropischen und geotropischen Versuchen annahm<sup>1)</sup>.

NIELSEN schließt aus seinen Experimenten, daß die Weitergabe des Wundreizes an die Wundflanke selbst gekettet ist. Das drängt aber zu der Annahme, daß die Wundreizstoffe *hemmenden* Charakter besitzen; es ist dies dieselbe Folgerung, zu der STARK gelangt ist.

Auch bei den traumatotropischen Reaktionen erhebt sich, wie bei den phototropischen, die Frage, ob die Wundstoffe bei den Gramineenkoleoptilen spezifischen Charakter besitzen, d. h. ob ihre Wirkung sich nur auf die zugehörigen Stümpfe erstreckt, oder ob auch art- und gattungsfremde Übertragungen glücken. Über diese Frage liegen sehr ausführliche Untersuchungen von STARK (3, 4) vor, der zahlreiche Gramineengattungen in den Kreis der Betrachtung gezogen hat. Dabei wurden die Koleoptilspitzen nicht auf die zugehörigen Stümpfe aufgetragen, sondern auch auf fremde Individuen, fremde Arten und fremde Gattungen, und nach der Spitzenverpflanzung wurde das Spitzenstück durch einseitige Einschnitte, einseitige Brandwunden oder einseitiges

<sup>1)</sup> Die dazu im Widerspruch stehenden älteren Angaben von STARK (2), daß der Wundreiz — wenngleich in schwächerem Maße — auch auf der Gegenflanke und sogar über zwei sich überschneidende Einkerbungen geleitet werden kann, lassen sich den neueren Erfahrungen gegenüber, wie auch JOST (1) betont, nicht mehr aufrecht erhalten. Anscheinend war die Methodik doch noch nicht genau genug, um Diffusion über die Kerben ganz auszuschließen.



Anätzen mit Höllenstein traumatotropisch gereizt. Es wurden über 500 Versuchsserien in Gang gesetzt, die in folgende Kategorien zerfielen:

1. Spitzen auf den zugehörigen Stumpf,
2. Spitzen auf anderes Individuum derselben Art,
3. Spitzen auf andere Art derselben Gattung,
4. Spitzen auf andere Gattung derselben Unterfamilie, also z. B. Kombinationen unter den Gattungen *Hordeum*, *Triticum* und *Secale*, die alle drei zu der subfam. *Hordeae* gehören.
5. Spitzen auf Gattung einer andern Unterfamilie, also z. B. *Bromus* (*Festuceae*) oder *Oryza* (*Oryzeae*) auf *Triticum* (*Hordeae*), oder *Secale* (*Hordeae*) auf *Avena* (*Aveneae*) usw.

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihen sind in Tabelle VIII zusammengestellt; dabei ist nicht der Prozentsatz der Einzelkrümmungen wiedergegeben, sondern in summarischer Weise der Prozentsatz der Einzelserien, die von einem Erfolg begleitet waren.

Tabelle VIII.

Spitze aufgesetzt	Zahl der Versuchsserien	Positive Serien	Erfolgslose Serien	Prozentsatz der positiven Serien
Auf den zugehörigen Stumpf . . .	52	40	12	77 vH
„ anderes Individuum ders. Art	49	31	18	63 „
„ andere Art derselben Gattung .	152	79	73	52 „
„ andere Gattung derselben Subfamilie . . . . .	88	28	60	32 „
„ Gattung von anderer Subfamilie	187	32	155	17 „

Das gewonnene Bild ist ungemein bezeichnend. Es treten zwar in allen Versuchsreihen, d. h. bei jeder Kombinationsweise, erfolgreiche Serien auf, aber dieser Erfolg nimmt mit der systematischen Distanz der miteinander vereinigten Spitzen und Stümpfe gesetzmäßig ab; das ist freilich nicht so zu verstehen, daß diese Beziehung für jede Einzelserie gilt; es wurde verschiedentlich beobachtet, daß einmal die Kombination zwischen ganz nahestehenden Formen versagt und bei weiter Distanz eine sehr gute Reizübertragung gelingt; dabei spielen viele Momente mit herein, ob die Dekapitationsflächen sich gut aneinanderfügen, was eine gewisse Gleichheit der Durchmesserwerte voraussetzt, usw. Derartige Störungen gleichen sich aber aus, wenn man die Einzelserien statistisch zusammenfaßt, wie es in Tabelle VIII geschehen ist. Wie die letzte Spalte zeigt, gelangen in der Klasse 1 (zugehörige Spitze) 77 vH der angestellten Serien und dieser Wert sinkt nun ganz gleichmäßig über 63 vH, 52 vH, 32 vH bis auf 17 vH herunter, also anfangs bei über  $\frac{3}{4}$ , am Schluß bei nicht ganz  $\frac{1}{5}$  ein Erfolg. Einige Krümmungsbilder sind in Abb. 33—36 festgehalten.

Eine ganz entsprechende Staffelung ergibt sich nun, wenn man

nicht, wie hier, Spitzen aufsetzt und einseitig verletzt, sondern wenn man in der oben charakterisierten Weise den Stümpfen oben an der einen Flanke ein Koleoptilzylinderchen anfügt. Auch hier besteht dieselbe Kombinationsmöglichkeit, denn man kann ja die Zylinderchen auf ganz beliebige Stümpfe aufsetzen. Die gewonnenen Daten sind in Tabelle IX vereinigt, die zum Vergleich in der letzten Spalte noch ein-

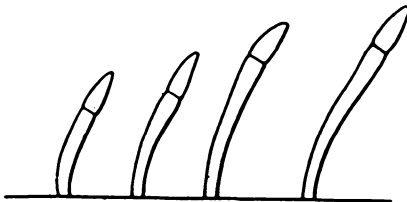


Abb. 33. *Zea* auf *Zea* (anderes Individuum). Brandwunde.

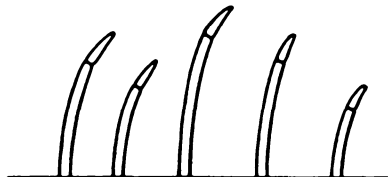


Abb. 36. *Avena sativa* auf *Secale*. Höllenstein.

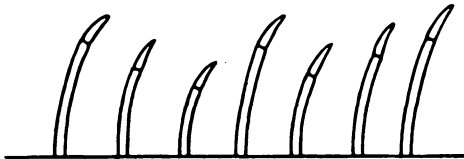


Abb. 34. *Hordeum distichum* auf *H. hexastichum*. Brandwunde.



Abb. 35. *Secale* auf *Triticum vulgare*. Brandwunde.

mal die Prozentwerte der Tabelle VIII bringt. Da bei den angesetzten Zylinderchen bei artgleicher Kombination nicht darauf geachtet wurde, ob auf das zugehörige oder ein fremdes Individuum gesetzt wurde, so fallen die Kategorie 1 und 2 der Tabelle VIII hier in eine zusammen und infolgedessen sind auch die der Tabelle VII entsprechenden Prozentsätze 77 vH und 63 vH in 70 vH zusammengezogen (letzte Spalte).

Tabelle IX.

Gewebezylinderchen aufgesetzt	Zahl der Versuchs-serien	Positive Serien	Erfol-glose Serien	Prozent-satz der positiven Serien	Ver-gleichs-werte aus Tab. VIII
Auf dieselbe Art . . . . .	14	12	2	86 vH	70 vH
„ andere Art derselben Gattung . . . . .	45	31	14	69 „	52 „
„ andere Gattung derselben Subfamilie . . . . .	39	19	20	48 „	32 „
„ Gattung von anderer Subfamilie . . . . .	76	22	54	32 „	17 „
„ andere Familie . . . . .	120	8	112	7 „	—

Wie in Tabelle VIII, so zeigt sich auch hier, daß in jeder Klasse erfolgreiche Serien auftreten, aber auch hier sinkt der Prozentsatz in der-

selben Weise. Zwei solche Serien sind in Abb. 37 und 38 festgehalten. Vergleicht man nun die absoluten Werte der Prozentsätze der entsprechenden Serien mit aufgesetzten Spitzen und mit aufgesetzten Zylindern miteinander, so zeigt sich, daß im letzten Fall stets ein Überschuß vorhanden ist, der in den Versuchsreihen 1—4 auffällig konstant ist; die in Frage kommenden Differenzen betragen nämlich von 1—4 16 vH, 17 vH, 16 vH und 15 vH. Dafür bietet sich folgende einfache

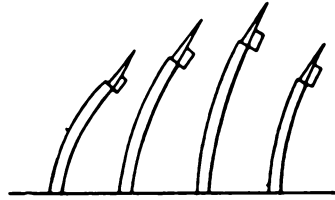


Abb. 37. *Avena nuda* auf *A. sativa*.

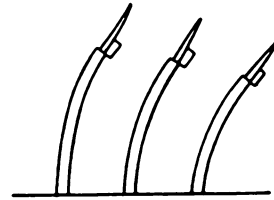


Abb. 38. *Avena sativa* auf *Triticum spelta*.

Erklärung: Die sich über die Wundfläche hinweg übertragende Wachstumspolarität kann hier nach den Versuchsbedingungen lediglich auf das Konto der Wundstoffe gesetzt werden. Durch das seitliche Ansetzen von Zylinderchen dagegen werden besondere Verhältnisse geschaffen, denn nun strömen auch die andern im pflanzlichen Gewebe enthaltenen Stoffe exzentrisch zu, und nach den Versuchen von E. SEUBERT ist anzunehmen, daß bei verschiedenen dieser Stoffe bei einseitiger Darbietung eine chemotropische Reaktion zustande kommt, die mit den Wundstoffen gar nichts zu tun hat. Diese Stoffe sind es offenbar, die den konstanten Überschuß bei den Serien mit Zylinderchen bewirken, und aus der Konstanz des Überschusses darf man wohl den Schluß ableiten, daß es sich dabei um generell verbreitete Substanzen handelt; sie tragen ja keinerlei spezifischen Charakter<sup>1)</sup>.

Die letzte Zeile der Tabelle IX bedarf noch einer besonderen Erklärung. Hier wurden an Koleoptilstümpfen nicht Koleoptilzylinderchen angesetzt, wie in allen vorhergehenden Versuchen, vielmehr wurden an deren Stelle Zylinderchen verwendet, die von Blattstielen, Laubsprossen und Infloreszenzachsen ganz anderer Pflanzenfamilien stammten, die absichtlich den verschiedensten systematischen Gruppen (Pteridophyten, Gymnospermen, Monokotyledonen und Dikotyledonen) entnommen wurden. Der Erfolg ist hier sehr gering, und wenn auch bei 7 vH eine Krümmung zutage trat, so braucht diese in keiner Weise mit den Wundstoffen in Beziehung gesetzt zu werden, vielmehr können

<sup>1)</sup> Die schöne Übereinstimmung zwischen der Staffelung bei den wieder aufgesetzten Spitzen und bei den seitlich angefügten Gewebezylinderchen deutet mit Entschiedenheit darauf hin, daß die Zylinderversuche ihren Erfolg tatsächlich den Wundstoffen verdanken. Das ist allen anderen Interpretierungen gegenüber zu bedenken.

hierfür ungezwungen irgendwelche andere Stoffe in Anspruch genommen werden, die eine chemotropische Reaktion ins Leben rufen<sup>1)</sup>.

Die Versuche, die der Tabelle VIII zugrunde liegen (Kombination verschiedener Spitzen und Stümpfe) fordern zu einem Vergleich heraus mit den ganz entsprechenden Experimenten beim Phototropismus. Beim Traumatotropismus gelangt die Staffelung viel schöner zum Ausdruck, und dies steht damit im Zusammenhang, daß die Sonderstellung, die der Hafer beim Phototropismus einnimmt, hier wegfällt. Diese Tatsache beruht darauf, daß die Gattung *Avena*, wie die früheren Untersuchungen von STARK (2) zeigten, nicht durch einen höheren Grad traumatropischer Sensibilität ausgezeichnet ist im Vergleich zu den Gattungen *Triticum*, *Secale* und *Hordeum*; infolgedessen besteht hier eine ganz gleichmäßige Abnahme des Erfolges mit der systematischen Distanz. Eine Überschreitung der Familiengrenze, die beim Phototropismus nicht nachkontrolliert wurde, führt zu einem völligen Erlöschen des Erfolges.

An die Staffelungsversuche knüpft STARK zusammenfassend folgende Bemerkungen an: „Wir können also feststellen, daß die Wundstoffe, die für die Übertragung des traumatropischen Reizes verantwortlich gemacht werden müssen, wenn auch nicht unbedingt, so doch in hohem Maße spezifisch sein müssen; dasselbe muß natürlich auch von der Sensibilität des Koleoptilstumpfes diesen Stoffen gegenüber vorausgesetzt werden. Die gesetzmäßige Abnahme der Wirkungskraft der Wundstoffe mit dem systematischen Abstand ist am besten derart auszulegen, daß die fraglichen Stoffe einer bestimmten chemischen Gruppe angehören, und daß die Änderungen im Molekül um so geringer sind, je größer der Verwandtschaftsgrad der kombinierten Formen ist.“ Das erinnert an die Verhältnisse, wie sie bei der Eiweißverwandtschaft vorliegen, indessen deuten die Versuche mit durch Kochen abgetöteten Zylindern darauf hin, daß diese Stoffe hier wohl nicht in Frage kommen, da durch diesen Eingriff das Eiweiß ausgefällt und sein Wegdiffundieren verhindert wird. Auch Fermente wären nach diesen Versuchen auszuschließen. Doch ist das der Punkt, hinsichtlich dessen ja noch einige Unklarheit herrscht (siehe oben).

Es muß hier noch der Kritik gedacht werden, die NIELSEN den Staffellungsversuchen zuteil werden ließ. Er sagt: „These experiments show that the reactions become weaker, as the genus becomes more remote,

<sup>1)</sup> Man könnte hier einwenden, daß das negative Ergebnis dieser Serien darauf zurückzuführen ist, daß hier ganz andersartige Organe zur Reizung verwendet worden sind. Deshalb sei hier angefügt, daß Gramineenkoleoptilstümpfe auch dann die charakteristische Krümmungsreaktion zeigen, wenn man ihnen Zylinderchen von älteren Grashalmen der zugehörigen Art seitlich anfügt (Versuche mit *Avena sativa*, *Avena orientalis* und *Triticum spelta*). Diesem Befund ist zu entnehmen, daß die maßgebenden Substanzen in der ganzen Pflanze verbreitet sind.

and STARK is of opinion that this connection between the genera and the curvature produced can only be explained by the fact that it is really the substance formed by the traumatotropic stimulus which is acting, and not the substances normally to be found in the coleoptile.“ NIELSEN denkt dabei an seine Versuche mit einseitig angesetzten *Avena*-Zylindern, die eine positive Krümmung hervorriefen. Er führte das, wie oben erwähnt, darauf zurück, daß normalerweise in der Koleoptile in der unteren Region wachstumshemmende Stoffe vorhanden sind, die natürlich bei einseitig angesetzten Zylindern eine positive Reaktion auslösen müßten. Aber dieser Einwand könnte höchstens die Versuche treffen, die eben mit solchen Zylindern ausgeführt sind, also die Versuche der Tabelle IX. Ganz unberührt davon bleiben aber die Experimente mit wieder aufgesetzten Spitzen, bei denen dieselbe Staffelung zu verzeichnen war, obwohl hier die normale Verteilung eventuell vorhandener Hemmstoffe in keiner Weise alteriert wird.

Auf eine andere Deutung weist E. SEUBERT hin: „Je ähnlicher der physikalische und chemische Zustand der aufgesetzten Spitze der eigenen ist, um so stärker wird die positive Krümmung sein.“ Es fehlt noch an Versuchen, die in dieser Frage eine sichere Entscheidung möglich machen würden, und so hat es keinen Sinn, vorläufig über diese Alternative zu streiten. Es sollte nur auf diesen Einspruch hingewiesen werden, um den Weg zu weiterer Zergliederung zu weisen.

## 2. Keimwurzeln.

Die Erfahrungen über die Reizleitung bei den Wurzeln beruhen augenblicklich noch auf einer sehr dürftigen Grundlage. Nur einer Arbeit von SNOW (2) ist hier zu gedenken, der in größerem Zusammenhang auch den Traumatotropismus bei den Keimwurzeln von *Vicia Faba* untersucht hat. Zunächst wurde einmal der Grundversuch mit Dekapitation und Wiederaufkleben der Wurzelspitze in Gang gesetzt. Diese Operation wurde bei 25 Wurzeln vollzogen. Nachher wurde die Spitze auf der einen Flanke durch die Berührung mit einem heißen Glasstab traumatisch gereizt. Von den 25 Wurzeln zeigten 16 eine tropistische Reaktion, die im Durchschnitt  $15^\circ$  betrug, also nicht sehr bedeutend war. Entsprechend der Tatsache, daß die Wurzeln ja negativ-traumatotropisch sind, war die Krümmung von der Wundflanke weggewendet.

Es läge nun die Vermutung nahe, daß die Verhältnisse bei den Wurzeln hinsichtlich des Traumatotropismus ähnlich liegen, wie beim Geotropismus, d. h. daß der Leitungsweg auf derselben Seite liegt, wie beim Sproß, daß aber die auf dieser Leitungsbahn wandernden Stoffe die entgegengesetzte Reaktion auslösen. Beim Geotropismus ist die Leitungsbahn die Unterflanke, und die Stoffe, die ihr entlang strömen, fördern das Wachstum der Sprosse und Koleoptilen und hemmen das

*Wachstum der Wurzel*; infolgedessen führen die beiden zuerst genannten Organe eine negative, die Wurzeln eine positive Reaktion aus. Wir haben nun bei den Koleoptilen festgestellt, daß die Leitung sich an die Wundflanke hält, und daß die Wundstoffe hemmenden Charakter besitzen. Wäre die Analogie zum Geotropismus zutreffend, dann müßte auch hier die Wundflanke die leitende Flanke sein, und die Stoffe, die ihr folgen müßten, auf die Wurzeln einen wachstumsfördernden Einfluß ausüben.

Diese Annahme hat sich aber in den Versuchen von SNOW nicht bestätigt. SNOW versah die Keimwurzeln von *Vicia Faba* mit einem einseitigen Einschnitt, in den ein Glimmerplättchen eingefügt war, und verwundete dann die Wurzelspitze wieder mit einem heißen Glasstab. Diese Verletzung wurde das eine Mal so gelegt, daß sie auf derselben Seite lag, wie der Einschnitt, das andere Mal wurden die beiden Eingriffe auf opponierten Flanken angebracht. Wie bei den Koleoptilen mußte auch hier der Krümmung Rechnung getragen werden, die durch den Einschnitt allein hervorgerufen wird und eine entsprechende Korrektur der beiden Vergleichswerte vorgenommen werden.

SNOW führte zwei Serien mit zwei verschiedenen Saubohnensorten aus. Die erste Serie ergab folgende korrigierten Werte:

1. Einschnitt auf derselben Seite Krümmung =  $-37,8^\circ$ ,
2. Einschnitt auf Gegenseite Krümmung =  $-13,7^\circ$ .

Die Differenz der Krümmungswerte beträgt also  $24,1^\circ \pm 5,8^\circ$ .

In der zweiten Serie fand SNOW:

1. Einschnitt auf derselben Seite Krümmung =  $-24,9^\circ$ ,
2. Einschnitt auf Gegenseite Krümmung =  $-15,0^\circ$ .

Hier beträgt die Differenz nur  $11,9^\circ \pm 5,5^\circ$  und übertrifft den wahrscheinlichen Fehler nur um das Doppelte.

Beide Versuchsreihen stimmen darin überein, daß die Reizleitung besser auf der Gegenseite geleitet wird als auf der Wundseite, während beim Traumatotropismus der Koleoptilen gerade die Wundflanke bevorzugt war. Übereinstimmung würde aber insofern bestehen, als auch beim Wurzeltraumatotropismus die Wundstoffe hemmenden Charakter besitzen, denn hier ist es ja gerade die Gegenflanke, die im Wachstum zurückbleibt, während die Wundflanke sich streckt.

Würde sich die Annahme, daß der Wundreiz in den Wurzeln auf der Gegenflanke geleitet wird, allgemein bestätigen, dann wäre das ein gewichtiges Argument dafür, daß die wirksamen Substanzen nicht die direkten Zufallsprodukte, sondern besondere Reizstoffe sind, denn die Zerfallsstoffe entstehen doch an der verletzten Seite.

Die alten Angaben POLLOCKS, wonach der Wundreiz bei den Wurzeln zwischen zwei opponierten Einschnitten hindurch „um die Ecke“ weiter geleitet werden kann, lassen sich mit den neueren Auf-

fassungen nicht vereinigen; es gilt hier dasselbe, was bei den entsprechenden Feststellungen über den positiven Traumatotropismus gesagt worden ist; die POLLOCKSchen Versuche fallen in eine Zeit, wo man auf die Größe der Fehlerquellen durch Diffusion noch nicht aufmerksam war.

### 3. Erwachsene Pflanzen.

Entsprechende Versuche über erwachsene Pflanzen fehlen noch; diese Lücke ist aber um so bedauerlicher, als nach früheren Beobachtungen von STARK (2) hier recht günstige Verhältnisse vorliegen insofern, als in vielen Fällen sehr erhebliche Leitungswege ermittelt werden konnten. Strecken von 1 dm wurden öfters beobachtet, im Extrem sogar 3 dm; das sind Leistungen, wie sie sonst nur bei den traumatologischen Reaktionen von *Mimosa pudica* bekannt sind. Es gibt nun Beobachtungstatsachen, die sich gerade vom Standpunkt der Verbreitung der Wundstoffe im Gewebeinnern leicht erklären ließen. Hierher gehören die sogenannten synchronen Reaktionen. Diese synchronen Reaktionen wurden vielfach beobachtet bei Pflanzen mit dekussierten Blättern, besonders bei den stark traumatotropisch empfindlichen *Clematis*-Arten. Verletzt man ein Blatt eines opponierten Paares etwa dadurch, daß man ihm alle Seitenfiedern raubt, dann krümmt es sich sehr stark nach der Wundflanke; sehr häufig kann man nun beobachten, daß auch das opponierte Blatt, das überhaupt nicht verletzt ist, eine spiegelbildliche Reaktion ausführt, auch der Sproß, und zwar der über der Insertionsstelle der Blätter gelegene Teil, kann in die Bewegung mit eintreten. Aber auch das Umgekehrte wurde beobachtet, daß nämlich dann, wenn man den Sproß einseitig verletzt, und zwar auf einer Flanke, die median zwischen den beiden unteren Blättern hindurchläuft, nicht nur der Sproß selbst reagiert, sondern daß auch die Blattstiele des unteren Blattpaares eine Krümmung ausführen, die der verletzten Flanke zugewendet ist. Da liegt die Vermutung nahe, daß hier die Wundstoffe in den Gefäßbahnen weitergegeben werden, wie bei den Sprossen von *Mimosa*, und es wäre eine dankbare Aufgabe, zu untersuchen, ob man durch künstliche Versuche mit Farbstofflösungen für den Saftstrom Leitungswege ermitteln kann, die mit dem Ausbreitungsbild der synchronen Reaktionen übereinstimmen. Auf diese Möglichkeit sollte hier nur hingewiesen werden.

### 4. Ergebnisse.

1. Bei den Koleoptilstümpfen mit wieder aufgesetzter Spitze kann durch einseitige Verletzung des Spitzenstückes eine traumatotropische Krümmung ausgelöst werden, die sich von der gereizten Stelle über die Dekapitationsfläche hinweg auf den Stumpf überträgt. Dieser Erfolg wurde bei einer großen Anzahl von Gattungen erzielt (STARK).

2. Schneidet man aus Koleoptilen kleine Zylinderchen heraus und

trägt diese seitlich auf die Dekapitationsfläche der Stümpfe, so daß nur eine exzentrische Diffusionsbahn vorhanden ist, dann erscheint eine Krümmung, die dem Zylinderchen zugewandt ist. Diese Krümmung kann darauf zurückgeführt werden, daß wachstumshemmende Wundstoffe nur einseitig in die Diffusionsbahn geraten (STARK).

3. Ein Gewebeextrakt von Gramineenkoleoptilen, der ja reichlich Wundstoffe enthalten muß, wirkt in derselben Weise, wie die Zylinderchen. Der Erfolg ist aber stark beeinträchtigt, wenn die Koleoptilen durch Einwerfen in kochendes Wasser vor der Herstellung des Extraktes rasch abgetötet werden. Die Natur des verantwortlichen Bestandteiles im Extrakt ist nicht näher analysiert, indessen können Eiweißstoffe ausgeschlossen werden (STARK).

4. Die Leitung des traumatotropischen Reizes findet bei den Koleoptilen auf der Wundflanke statt (NIELSEN).

5. Auch bei der Kombination von art- und gattungsfremden Kombinationen von Spitzen und Stümpfen findet eine Weitergabe des traumatotropischen Reizes über die Schnittfläche hinweg statt, indessen nimmt der Prozentsatz der Reaktionen um so mehr ab, je ferner sich die kombinierten Formen im System stehen. Dieselbe Staffelung ergibt sich bei den Versuchen mit seitlich angesetzten Koleoptilzylindern. Mit der Überschreitung der Familiengrenze erlischt aber die Wirkung (STARK).

6. Auch bei dekapitierten Wurzeln mit wieder aufgesetzter Spitze greift der Reiz von der Spitze nach dem Stumpf über. Die Reizleitung wandert hier anscheinend auf der Gegenflanke. Das würde besagen, daß auch hier wachstumshemmende Stoffe weitergeleitet werden, denn die Wurzeln krümmen sich negativ traumatotropisch (SNOW).

## V. Haptotropismus.

Nur einer ganz kurzen Besprechung bedürfen die Versuche über die haptotropische Reizleitung. Die Tatsache, daß bei den Gramineenkoleoptilen viel ausgeprägtere haptotropische Leitungsvorgänge auftreten als bei den entsprechenden Reaktionen der Ranken (STARK [1]), hätte zu der Annahme verführen können, daß hier ähnlich schöne Ergebnisse zu erzielen sind, wie beim Traumatotropismus. Diese Hoffnung hat sich indessen nicht bestätigt, und zwar deshalb, weil die Berührungsreize durch die Dekapitation eine sehr starke Dämpfung erleiden. Deshalb haben von den sehr zahlreichen nach dieser Richtung angestellten Versuchen (STARK [3]) nur ganz wenige einen Erfolg gezeigt.

Dekapitierten Keimlingen wurden in der üblichen Weise die eigenen oder fremde Spitzen aufgesetzt und dann die Spitze mit einem Korkstäbchen einseitig gerieben. Folgende Serien zeigten unterhalb der



Dekapitationsfläche bei einem zumeist sehr geringen Prozentsatz der Individuen haptotropische Reaktionen:

1. Zugehörige Spitze aufgesetzt: *Avena orientalis*, *A. sativa* (Abb. 39), *Triticum monococcum*, *T. vulgare* und *Secale cereale*.
2. Spitze auf ein fremdes Individuum derselben Art aufgesetzt: *Avena sativa* (Abb. 40) und *Triticum spelta* (Abb. 41).
3. Spitze auf fremde Art derselben Gattung aufgesetzt: *Avena sativa* auf *A. orientalis*.

Gattungsfremde Übertragungen waren stets erfolglos.

Diese Versuche zeigen, daß auch beim Kontaktreiz der Reiz über die Dekapitationsfläche hinweg in den Stumpf hinabwandern kann,

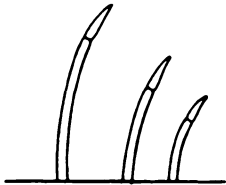


Abb. 39. *Avena sativa*, zugehöriger Stumpf.



Abb. 40. *Avena sativa*, fremder Stumpf.

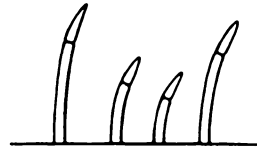


Abb. 41. *Triticum spelta*, fremder Stumpf.

daß also auch hier kein lebendiger Zusammenhang erforderlich ist und daß eine solche Übertragung nicht auf die Kombination von zugehörigen Spitzen und Stümpfe beschränkt ist. Soweit es sich nach dem karglichen Material beurteilen läßt, ist auch hier eine gewisse Spezifität der Stoffe vorhanden. Daß es sich beim Kontaktreiz um richtige Reizstoffe handeln muß, das geht daraus hervor, daß man hier nicht auf die einfachere Deutung verfallen kann, die beim Traumatotropismus immerhin möglich ist: daß nicht besondere, im Zusammenhang mit der Reizung neugebildete Stoffe, sondern nur die Zerfallsprodukte geleitet werden. Hier beim Haptotropismus kommt man über die Auffassung nicht hinweg, daß erst kompliziertere Glieder in die Reizkette eingeschaltet werden müssen. Sollte es sich bei weiterer Analyse erweisen, daß hier eine ganz entsprechende Spezifität vorliegt, wie beim Traumatotropismus, dann würde damit die Annahme an Wahrscheinlichkeit gewinnen, daß auch beim Traumatotropismus die Spezifität nicht unmittelbar den Zerfallsprodukten eignet, sondern sekundär gebildeten, erst dem Eingriff ihre Entstehung verdankenden Reizstoffen eigentümlich ist.

### Ergebnisse.

Der Kontaktreiz kann bei Gramineenkoleoptilen von der abgeschnittenen und dann wieder aufgesetzten Spitze in den Stumpf hinabgeleitet werden. Eine solche Übertragung ist auch bei art- nicht aber bei gattungsfremden Stümpfen möglich (STARK).

## VI. Traumatonastie.

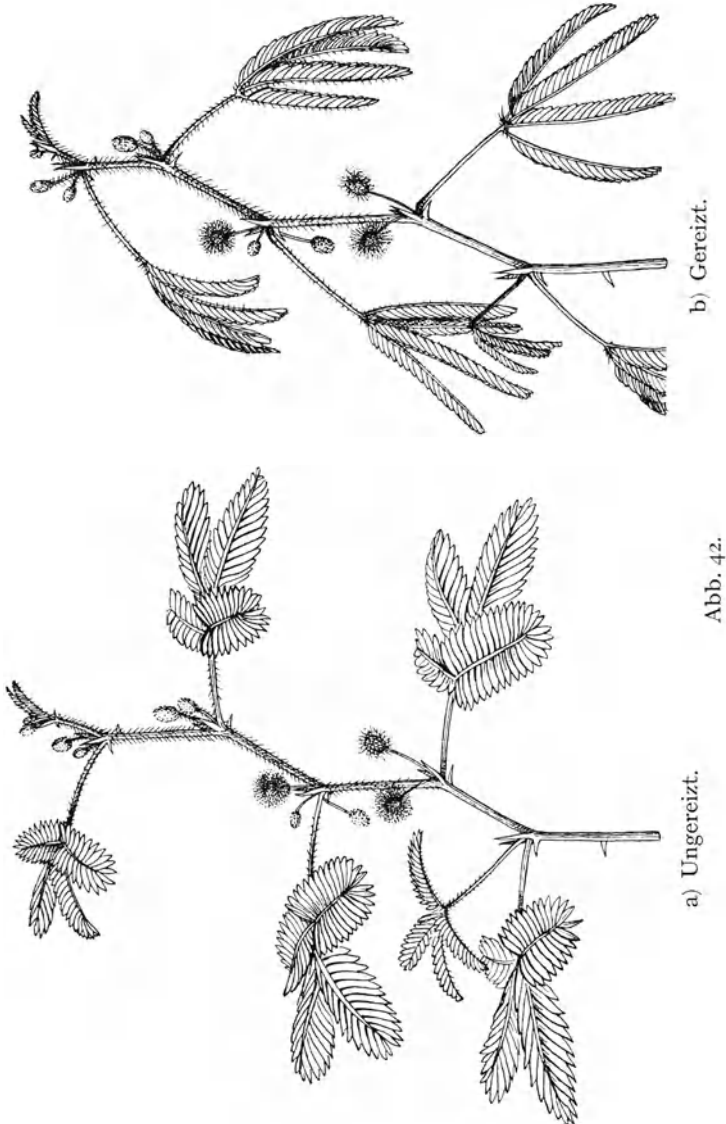
### 1. Mimosa.

Die traumatonastischen Reaktionen der Sinnpflanze (*Mimosa*) stellen die Reizbewegungen dar, die schon seit über 100 Jahren die Aufmerksamkeit der Pflanzenphysiologen auf sich gezogen haben; das ist nicht allein die Folge des sehr auffälligen Bewegungsbildes der Blätter, vielmehr wirkt gleichzeitig mit, daß bei diesem Objekt eine so weitgehende Reizleitung Platz greift und die Reaktion, die durch einen ganz lokalen Eingriff hervorgerufen wird, sich von Blatt zu Blatt in auffallend rascher Weise fortpflanzen kann. Deshalb ist bei keinem anderen Objekt so viel Arbeit auf die Analyse des Reizleitungsvorganges verwandt worden, als gerade bei *Mimosa*. Wir können hier nicht die ganze historische Entwicklung des Problems aufrollen, sondern beschränken uns unter Hinweis auf die vortreffliche Darstellung bei JOSÉ und die erschöpfendere, aber ältere Behandlung des Gegenstandes bei PFEFFER darauf, den Stand der Forschung wiederzugeben, der dem Zeitpunkt entspricht, da RICCA mit seinen in höchstem Maße interessanten Untersuchungen dem Problem eine neue Wendung gegeben hat.

Zunächst müssen wir uns mit dem Bewegungsvorgang der Blätter selbst beschäftigen. Dazu ist eine Kenntnis des Blattbaues erforderlich, der hier ganz knapp charakterisiert sei. Die Blätter von *Mimosa* sind doppelt gefiedert. Es ist, wie aus Abb. 42 ersichtlich ist, ein Hauptblattstiel vorhanden, der auf jeder Seite zwei sekundäre Stiele trägt, die ihrerseits in großer Anzahl genau opponierte Paare von Fiederblättchen tragen. Sowohl an der Basis der Haupt- und Sekundärstiele, wie auch an der stielartig ausgezogenen Basis der Fiederblättchen sind Gelenke vorhanden, in denen sich die Bewegungsvorgänge abspielen. Wird ein Blatt durch Erschütterung (Schütteln, Schlagen usw.) oder durch Verwundung (Einschneiden, Ansengen) gereizt, dann erscheint folgende Reaktion: Der Hauptblattstiel senkt sich herab, die Sekundärstiele, die in normalem Zustand stark nach der Seite divergieren, rücken nach vorn, also in der Richtung der Fortsetzung des Hauptstieles zusammen und die Fiederblättchen werden nach oben geschlagen, so daß sie sich mit ihren Oberseiten aneinander legen. Die Reaktion ist durch den inneren Bau der gereizten Organe diktiert, nicht durch die Reizrichtung, deshalb bezeichnet man sie als nastisch und redet von Seismonastie bzw. Traumatonastie, je nachdem ob es sich um Erschütterungs- oder Wundreize handelt. Im Mittelpunkt der Betrachtung stehen hier aber nur die traumatonastischen Erscheinungen.

Das gezeichnete Reaktionsbild kommt nun dadurch zustande, daß in den Gelenken Volumenänderungen auftreten. Beim Hauptgelenk kontrahiert sich die Unterseite, und zwar dadurch, daß aus bestimmten Zellen Wasser in die Intercellularen abgegeben wird; infolgedessen

krümmen sich die Gelenke und mit ihnen die Stiele zwangsläufig nach unten. Bei den Sekundärgelenken erstreckt sich die Kontraktion auf die Innen-, bei den Gelenken der Blättchen auf die Oberseite.



Schon innerhalb des Blattes selbst findet eine ergiebige Reizleitung statt; es genügt, ein Fiederblättchen zu verletzen, um den Krümmungsvorgang des gesamten Blattes auszulösen; desgleichen kann man die Fiederblättchen veranlassen, sich zusammenzulegen, wenn man bloß das Hauptgelenk reizt. Aber diese Leitungsvorgänge greifen noch viel

weiter aus. Bei starker Reizung kann man beobachten, daß auch die benachbarten Blätter des Sprosses von dem Vorgang mitergriffen werden. Dabei pflanzt sich die Reizleitung mit recht großer Geschwindigkeit fort; so gibt LINSBAUER bis zu 100 mm pro Sekunde an. Bemerkenswert ist ferner, daß es gar nicht nötig ist, die Blätter selbst zu reizen, auch Verletzungen des Sprosses sind von demselben Erfolg begleitet, und es ist sogar geglückt, durch Wurzelverletzungen den gleichen Effekt auszulösen; dabei treten Leitungswege von mehreren Dezimetern auf.

Die Analyse des Reizleitungsvorganges hat nun ergeben, daß der Reiz im Blattstiel auch über narkotisierte oder auf 0° abgekühlte Strecken geleitet werden kann (FITTING [2]). Ja noch mehr: selbst über abgetötete Stellen des Sprosses hinweg kann sich der maßgebende Einfluß geltend machen (HABERLANDT [1]).

Um die Leitungswege des näheren zu ermitteln, sind Einschnitte von verschiedener Tiefe gemacht worden und außerdem wurde der Leitungsweg durch Ringelung eingeengt. Beiderlei Versuche führten dazu, den Elementen der Gefäßbündel eine entscheidende Rolle zuzuweisen. Es hat sich gezeigt, daß Einschnitte in den Sproß nur dann wirksam sind, wenn sie die Gefäßbündel erreichen. Weiterhin hat sich herausgestellt, daß auch die völlige Ablösung der Rinde einschließlich der Siebteile die Leitung nicht unterbindet. Danach würde für die Weitergabe des Reizes das Holz maßgebend sein. Indessen glaubt HABERLANDT, daß es sich hierbei nur um einen durch die Versuchsbedingungen hervorgerufenen Ausnahmezustand handelt, und daß es der Siebteil ist, der für die Leitung speziell in Anspruch genommen werden muß. Dies steht im Zusammenhang mit der HABERLANDTSchen Theorie des Leitungsprozesses, die vielfache Anerkennung gefunden hat, wengleich verschiedene Forscher, wie FITTING (2) und JOST auf erhebliche Bedenken hingewiesen haben.

Die HABERLANDTSchen Gedankengänge sind folgende: Durch den Erschütterungsreiz werden auf der Unterseite des Hauptstieles gewisse Zellen veranlaßt, Wasser abzugeben, das, wie oben erwähnt, in die Intercellularen übertritt. Es entsteht dadurch ein Wasserüberschuß, der auf *hydrostatischem* Wege weitergeleitet wird, also rein physikalisch unter Ausschluß eines Erregungszustandes. Erst dann, wenn die Druckwelle nach ihrer Reise durch den Sproß wieder zu einem Gelenk gelangt, wird dort eine neue Erregung ausgelöst; auf diese Weise wird leicht verständlich, warum der Reiz auch über tote Strecken wandern kann: Nur der Reizanlaß schreitet im Gewebe fort. Wir hätten es also mit einer typischen Reizleitung im Sinne von MANGOLD zu tun, nicht mit einer Erregungsleitung. Die Fortpflanzung der Druckwelle erfolgt nun nach HABERLANDT eben im Siebteil, und zwar des näheren in den sogenannten *Schlauchzellen*. Es sind dies langgestreckte Zellelemente, deren schmale Trennungswände große Poren aufweisen, die einen

Wasserdurchtritt erleichtern. Zu der Auffassung, daß hier die Leitung lokalisiert ist, gelangte HABERLANDT durch die schon vordem bekannte Tatsache, daß dann, wenn man abgeschnittene Teile von *Mimosa* reizt, aus der Schnittfläche ein Tropfen austritt, dessen Herkunft HABERLANDT aus bestimmten Gründen eben den Schlauchzellen zuweist. Für die traumatonastische Reizleitung wird angenommen, daß hier an Stelle der Druckwelle eine Zugwelle tritt, die damit in Zusammenhang steht, daß nunmehr durch die Verletzung ein Saftverlust stattfindet, weil an der Wunde Flüssigkeit austritt. Die Wirkung der Zugwelle ist in derselben Weise zu denken.

Die HABERLANDTSche Auffassung hat den Widerspruch FITTINGS erfahren, und tatsächlich besteht auch die Schwierigkeit, daß die Wurzeln von *Mimosa*, die sehr wohl imstande sind, den Reiz weiterzugeben, keine Schlauchzellen besitzen; desgleichen fehlen diese zahlreichen Ranken, die traumatonastische Reaktionen ausführen, welche jenen von *Mimosa* hinsichtlich der Reizbedingungen weitgehend ähnlich sind. FITTING ist es auch nicht geglückt, eine Blattreaktion zu erzwingen, wenn er die Schlauchzellen einem starken Saftdruck von bis zu 2 Atm. aussetzte, was doch nach der vorgetragenen Deutung allein schon zu der Auslösung einer Bewegung genügen müßte<sup>1)</sup>. Mit Rücksicht darauf weist FITTING auf die Möglichkeit hin, daß die Siebzellen selbst es sind, die im Dienste der Leitung stehen. Aber auch hier besteht die Schwierigkeit, daß, wie schon oben angedeutet, unter Umständen der von der Rinde befreite Holzzyylinder ausreicht, den Reiz weiterzugeben.

Damit ist der Zustand der Forschung, wie er vor dem Bekanntwerden der RICCASchen Untersuchungen vorlag, charakterisiert. Das Bild ist keineswegs einheitlich und abgeschlossen, aber hinsichtlich eines Punktes herrschte ziemliche Übereinstimmung, daß nämlich hier ein Fall vorliegt, wo im wesentlichen eine physikalische Weitergabe des Reizes angenommen werden muß.

Wir wenden uns nunmehr den Studien von RICCA zu, die sich hauptsächlich auf *Mimosa Spegazzini* erstreckten. RICCA wendet sich mit Entschiedenheit gegen die Auffassung von der hydrostatischen Weitergabe des Reizes. Es wird von HABERLANDT darauf hingewiesen, daß insbesondere die beim Ansengen hervorgerufene Gasbildung im Innern dazu angetan ist, Wassersäulen durch die Reizleitungsbahnen zu treiben. RICCA zeigt aber, daß man dabei gar nicht bis zur Siedehitze zu gehen braucht, sondern daß eine Erwärmung auf 70° genügt, denselben Effekt zu erreichen. Wichtiger ist die Beobachtung, daß ein abgeschnittenes Blatt, wenn es sich von dem Eingriff, der natürlich zu einer Reaktion führt, erholt hat, erneut gereizt werden kann, wenn man unmittelbar über der Schnittfläche nochmals abschneidet. Da durch das erstmalige

<sup>1)</sup> Hiergegen wendet freilich HABERLANDT ein, daß die Schlauchzellen durch Harz verschlossen gewesen sein könnten (2a).

Abschneiden das hypothetische, hydrostatische Leitungssystem nach unten geöffnet wird, so kann durch das erneute Abschneiden nicht eine erneute hydrostatische Welle erzeugt werden, die sich nach oben fortpflanzt.

Des weiteren wendet RICCA ein, daß die Leitung gar nicht an das Phloëm geknüpft ist. Er wiederholt die alten Versuche mit der Entfernung des Rindenzylinders und findet, daß ein Reiz auch über ein Sproßstück geleitet werden kann, das auf eine Strecke von 15 cm bis aufs Cambium des äußeren Gewebemantels entkleidet ist.

Anschließend daran hat dann aber RICCA seine Versuche nach einer weiteren Richtung hin ausgebaut. Er hat zunächst die früheren Angaben aus der Literatur bestätigt, wonach der Reiz auch über *völlig abgetötete* Sproßstücke wandert. Er hat 4,5 cm lange Partien aus dem Sproß auf 150° erhitzt und konnte beobachten, daß nunmehr der Reiz bei Verletzungen, die weiter unterhalb angebracht waren, auch die über der erhitzten Stelle inserierten Blätter zu einer Reaktion veranlassen.

Man könnte hier vielleicht einwenden, daß sich im Sproßinnern immer noch lebende Elemente befanden. Die Belanglosigkeit dieses Einwandes geht aber aus den weiteren Experimenten RICCAs hervor, bei denen er Sprosse abschnitt und Spitze und Stumpf durch eine gut sich einfügende Glasröhre verband, die mit Wasser gefüllt war. Diese Versuche wurden stets so angestellt, daß die derart behandelten Sprosse horizontal orientiert waren. Wurde nunmehr der Sproß unterhalb der Glasröhre mit der Flamme angesengt, dann reagierten nach einiger Zeit auch die Blätter, die an dem Sproßstück jenseits der Glasröhre inseriert waren: der Reiz hatte die Wasserschicht passiert. Daß hier nicht von einer hydrostatischen Weitergabe die Rede sein konnte, das wurde durch Versuche dargetan, bei denen die Glasröhre mit einem Manometer versehen war, an dem sich keine Zugwelle bemerkbar machte.

Weiterhin spricht gegen den hydrostatischen Druck die Tatsache, daß sich eine deutliche Abhängigkeit des Erfolges zu erkennen gab von der Länge der Glasröhre; je größer die eingeschaltete Wassersäule war, desto seltener wurde die Reizübertragung. Das wäre bei rein hydrostatischer Weitergabe nicht verständlich.

Wie sind nun die beobachteten Tatsachen zu interpretieren? RICCA stellt folgende Hypothese auf: *Durch die Verwundung werden besondere Stoffe erzeugt, die in die Wasserleitungsbahnen gelangen und von diesen weiter verfrachtet werden.* Überall, wo sie auf ihrem Wege vordringen, werden die Blätter neu induziert. Es liegen also ganz entsprechende Verhältnisse vor, wie beim Traumatotropismus.

Für diese Deutung spricht die Beobachtungstatsache, daß in dem Glasröhrenversuch kurze Zeit nach der Reizung aus dem Stumpf eine grüne Flüssigkeit austritt, die in dem Wasser weiter fortschreitet und die Schnittfläche des Spitzenstücks erreicht. Immer erst dann, wenn

dies eingetreten ist, erscheinen die Reaktionen an den Blättern, die an dem Spitzenstück stehen, erst bei den der Schnittfläche zunächst liegenden, dann bei den weiter apical inserierten. Die Fortleitung des Reizes geht dem Vordringen der Wundstoffe parallel. Es ist nun auch verständlich, warum das Verbindungsstück zwischen Spitze und Stumpf keine erhebliche Länge aufweisen darf: Die Reizstoffe werden dann so verdünnt, daß sie ihre Wirkungskraft verlieren.

Mit der Auffassung, daß der Saftstrom das Vehikel ist, das die Reizstoffe weiterträgt, steht die Beobachtung in schönem Einklang, daß die Versuche nur schlecht gelingen, wenn infolge der äußeren Faktoren der Wasserumsatz gering ist, und daß der Reiz sich viel leichter in acropetaler als in basipetaler Richtung fortpflanzt.

In diesem Zusammenhang erwähnt RICCA schließlich noch folgenden Versuch: Blätter werden abgeschnitten und die Schnittfläche wird zur Unterbindung des Saftstroms mit Vaseline verklebt. Dadurch wird im Blattstiel eine Unterbilanz hinsichtlich des Saftstroms erzeugt. Schneidet man nun derart vorbehandelten Blättern in der Luft ein basales Stück des Stieles ab, dann tritt keine Reaktion ein; an der Schnittfläche werden zwar Wundstoffe gebildet, aber es ist kein genügender Saftstrom vorhanden, um sie nach oben zu tragen. Eine Reaktion tritt aber sofort ein, wenn man nun die Blätter in Wasser eintaucht und so die Möglichkeit geboten ist, daß die Wundstoffe vom Saftstrom verfrachtet werden.

Am überzeugendsten für die Beteiligung der Wundstoffe an der Reizleitung ist zuletzt ein Versuch, bei dem ein *Extrakt* aus *Mimosa*-Gewebe hergestellt wurde und Sprosse, die sich von dem Eingriff des Abschneidens erholt hatten, in Wasser gestellt wurden, dem dieser Extrakt zugesetzt war. Nach kurzer Zeit schlugen nun die Blätter zusammen, ein Erfolg, der nur damit in Zusammenhang gebracht werden kann, daß die Wundstoffe mit dem Saftstrom nach oben gelangt sind.

Diese Beobachtungen führen RICCA zu dem Schluß, daß die Reizleitung bei *Mimosa* bedingt ist durch die Ausbreitung der durch die Verletzung erzeugten Wundstoffe, die er als typische *Reizstoffe* betrachtet und den *Hormonen* des Tierreiches gleichsetzt. Und verallgemeinernd gelangt er zu der Auffassung, daß es sich bei den pflanzlichen Reizleitungen ganz generell um solche hormonalen Wirkungen handelt.

Die Versuche von RICCA haben den Anlaß gegeben, daß die Reizleitungserscheinungen von *Mimosa* von verschiedenen Forschern erneut aufgegriffen worden sind. LIESKE ist bei einer ganz summarischen Nachprüfung zu einem negativen Ergebnis gelangt. Eingehender hat sich dann SEIDEL mit der Frage beschäftigt.

Hinsichtlich des Grundversuches — eingefügte Glasröhre — ist SEIDEL zu keinem entscheidenden Ergebnis gelangt. Er weist auf die Möglichkeit hin, daß durch das Erhitzen unterhalb des Glaseinsatz-

stückes eine Hitzwelle erzeugt wird, die durch das Wasser in den darüberliegenden Sproßteil gelangt und von sich aus eine Reizung bewirkt. Für diese Auffassung führt er die Beobachtung ins Feld, daß ein in die Flüssigkeit der Röhre eingelegtes *Elodea*-Blatt bei der Hitzereizung des Stumpfes abstarb. Indessen dürfte dieser Einwand die Frage kaum im negativen Sinn entscheiden, denn bei RICCA wurde der Reiz nicht nur bis zum nächsten Blatt geleitet, sondern auf viel längerer Strecke, und es ist doch kaum anzunehmen, daß sich dabei die Temperatur ständig auf einer Höhe gehalten hätte, die eine solche Schädigung durch Überhitzung zuließ. Es ist auch gar nicht sicher, ob es in den Versuchen von RICCA zu einer solchen Temperatursteigerung kam. Im übrigen hält es SEIDEL für durchaus möglich, daß der negative Erfolg darauf zurückzuführen ist, daß RICCA unter viel günstigeren klimatischen Bedingungen arbeitete. Das ist auch gegenüber den Versuchen von LIESKE und einer Reihe weiterer negativ verlaufener Kontrollexperimente von SEIDEL selbst zu bedenken, denn schon der viel weniger günstige Wuchs, den die Mimosen bei uns zeigen, weist darauf hin, daß sie sich hier außerhalb ihres Optimums befinden. Wir werden später sehen, daß SNOW, der in wärmeren Klimatalagen gearbeitet hat, zu einer viel weitergehenden Übereinstimmung gelangt ist.

Zu einer Bestätigung der Ergebnisse RICCAs führten die Experimente über die Wirksamkeit des Gewebeextraktes. Das Einstellen von abgeschnittenen Sprossen in Wasser, dem solcher Extrakt zugesetzt war, rief sehr schöne Reaktionen hervor. Das veranlaßte SEIDEL dazu, der chemischen Natur des wirksamen Stoffes nachzugehen. Aber wie bei den entsprechenden Versuchen E. SEUBERT beim Traumatotropismus konnte keine Sicherheit gewonnen und nur einige negative Tatsachen ermittelt werden, so, daß es sich um kein Eiweiß handelt und daß es gelingt, Reaktionen auszulösen, wenn man aus der Trockensubstanz die in Wasser löslichen Stoffe aufnimmt und mit dieser Lösung arbeitet. Nun wurden eine ganze Menge von chemischen Substanzen organischen und anorganischen Charakters wahllos durchprobiert. Mit Ausnahme von an sich schon schädlich wirkenden Stoffen wurde einzig mit Ammonverbindungen und Alkalien ein Erfolg erzielt. Die von SEIDEL daran geknüpfte Folgerung, daß es sich bei diesen Stoffen insgesamt um eine Wirkung der OH-Ionen handelt, wird von SÜSSENGUTH mit dem Hinweis darauf zurückgewiesen, daß Ammonsalzlösungen ja mehr H- als OH-Ionen enthalten; daß etwa in dem Gewebebrei die OH-Ionen das maßgebende Agens sein könnten, steht im Widerspruch zu dessen schwachsaurem Charakter. Infolgedessen dürfte es sich bei den genannten Salzen um andersartige chemonastische Reizeffekte handeln.

SEIDEL hat mit dem Eintauchen von Sprossen in Gewebebrei auch die Frage nach den speziellen Leitungsbahnen einzuengen versucht,



indem er entrindete Sprosse, bei denen aber die Gefäße künstlich verstopft waren, der Einwirkung des Gewebesaftes aussetzte; die Angaben über die Versuche und die Zahl der Experimente sind aber so dürftig, daß sich aus ihnen nichts Sicheres entnehmen läßt. SEIDEL glaubt, folgern zu können, daß der Reiz sowohl den Holz- wie auch den Siebteil passieren kann. Da die reinen Holzzylinder auch dann leiten, wenn die Gefäße mit Gelatine verstopft oder durch vorhergehendes Trockenstehen der Pflanzen Bedingungen geschaffen werden, die dahin wirken, daß in den Gefäßen „JAMINSche Ketten“ vorhanden sind, so schließt SEIDEL, daß auch bei Leitung im Holzteil nicht die Gefäße den Ausschlag geben, sondern der Reiz in dem Parenchym weiterläuft und später seitlich in das Leptom übertritt. Doch haftet allen diesen Folgerungen aus den angegebenen Gründen große Unsicherheit an.

Schließlich hat SEIDEL seine Versuche noch nach der Seite variiert, daß er dem Saft, in den die Sprosse verbracht waren, Lithiumsalze zusetzte und nachher spektroskopisch untersuchte, ob das Salz durch den Saftstrom so weit emporgetragen war, daß damit die Leitung im Sinne von RICCA erklärt werden könnte. Diese Versuche verliefen ebenfalls negativ.

Resümierend kommt SEIDEL zu dem Ergebnis, daß die Abgabe und Wirksamkeit der Wundstoffe zwar nicht zu bezweifeln ist, daß sich aber die RICCASchen Beobachtungen nur auf abnormale Begleiterscheinungen beziehen. Auszuschließen sei die Beteiligung des Saftstroms, weil einmal die Leitungsgeschwindigkeit des Reizes im Sproß viel größer ist als der Saftstrom, weil eine Reizleitung auch erfolgt, wenn die Gefäße inaktiviert sind und weil der Reiz auch entgegen dem Saftstrom fortschreiten kann. Schließlich wird noch darauf hingewiesen, wie schwer es sei, sich vorzustellen, daß ein genügend rascher Übertritt der Wundstoffe vom Leptom in die Gefäße erfolgt. Infolgedessen erblickt SEIDEL in der HABERLANDTSchen Hypothese den Erklärungsversuch, der noch am meisten Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Recht skeptisch verhält sich auch JOST in der neuesten Auflage seiner Physiologie. Er sagt über den Gegenstand: „Der Grundversuch RICCAS konnte von LIESKE nicht bestätigt werden, und es ist nicht abzusehen, wie solche Stoffe mit einer der Reizleitung entsprechenden Geschwindigkeit in den Gefäßbahnen sich bewegen sollten. In acropetaler Richtung könnte man allenfalls die Transpiration verantwortlich machen und in der Tat hat RICCA Beobachtungen mitgeteilt, nach denen bei weitgehender Einschränkung der Transpiration die Reizleitung sehr erschwert sein soll. Allein die basipetale Leitung kann nicht wohl durch die Transpiration erklärt werden. — So bleibt noch heute das Problem der Reizleitung bei der *Mimosa* zu erklären.

Diesem Zweifel gegenüber kann man nun mit Genugtuung kon-

statieren, daß einige der Anfechtungen inzwischen eine Aufklärung erfahren haben, und zwar durch verschiedene Mitteilungen von SNOW, die den Gegenstand betreffen (3, 4, 5).

In seiner ersten Arbeit behandelt SNOW die Verhältnisse bei *Mimosa pudica*, während RICCAS Versuche sich in erster Linie auf *M. Spegazzini* bezogen. Wohl im Zusammenhang mit den günstigen klimatischen Bedingungen — die Experimente gelangten in Trinidad zur Ausführung — erhielt SNOW sehr schöne Ergebnisse, die in vieler Hinsicht eine Bestätigung der RICCASchen Beobachtungen darstellen, weiterhin aber zu der Feststellung führen, daß sich die RICCASche Hypothese nur für die Leitung im Sproß, nicht aber für diejenige in den Blättern aufrecht erhalten läßt.

Die Resultate werden hier am besten dem Gang der Untersuchung entsprechend dargestellt. An erster Stelle stehen die Experimente über die Leitung *im Sproß*. SNOW begann mit dem Glasröhrenversuch, der zu vollem Erfolg führte. Um eine Vorstellung von dem Fortschreiten des Reizes zu geben, seien hier die Einzeldaten angeführt. Nachdem der Sproßstumpf unterhalb der Röhre durch eine Flamme gereizt worden war, reagierte das einzige noch darüberstehende Blatt des Stumpfes nach wenigen Sekunden, das unterste Blatt des Spitzenstückes nach 45'', das zweite nach 1' 30'', das dritte endlich nach 1' 55''.

Ein ähnlich rascher Reizanstieg war zu beobachten, wenn der abgeschnittene Sproß in extrakthaltiges Wasser gestellt war; hier waren die Reaktionszeitwerte für die von unten nach oben folgenden Blätter 15'', 1' 27'', 1' 20'' und 2' 40''.

SNOW suchte nun die wichtige Frage zu klären, ob sich diese Leitungsgeschwindigkeiten mit dem Saftanstieg in Einklang bringen lassen. Im allgemeinen bewegte sich die Fortpflanzung des Reizes durchschnittlich zwischen 10—15 cm pro Minute. Bei geringer Luftfeuchtigkeit (= rascher Transpirationsstrom) wurden noch kleinere Werte gefunden. außerdem beziehen sich diese Daten nur auf die acropetale Leitung, in basipetaler Richtung schreitet der Reiz langsamer fort. Um die nötigen Vergleichsdaten zum Saftanstieg zu gewinnen, stellt SNOW abgeschnittene Sprosse in Farblösungen (Methylenblau, Eosin) und registrierte, wie rasch der Farbstoff in den Gefäßen emporwanderte. Er fand dabei Werte von bis zu 18,5 cm pro Minute. Dieser hohe Betrag übertrifft alle bisher gemessenen Daten für das Saftsteigen. Er entspricht einer Stundengeschwindigkeit von mehr als 11 m, während für die Cucurbitaceen, die bislang an der Spitze standen, nur 6 m gemessen sind. Wie ohne weiteres ersichtlich ist, *genügt hier die Geschwindigkeit des Saftanstieges durchaus, um den Transport der Reizstoffe zu erklären.*

Nun besteht aber die Schwierigkeit, daß der Reiz auch in basipetaler Richtung, wenngleich mit viel geringerer Geschwindigkeit geleitet werden kann. Deswegen ist es von Bedeutung, daß SNOW dartun

konnte, daß unter besonderen Versuchsbedingungen Farblösungen den Sproß auch in inverser Richtung durchströmen können. Er ließ zu dem Zweck die ihrer Spitzen beraubten Sprosse von oben in Farblösungen eintauchen und fand nun in seinen Versuchen eine Herableitung von der Größenordnung 8,5 bzw. 7 und 6 cm pro Minute; *auch diese Werte entsprechen durchaus den Leistungen bei basipetaler Reizleitung*. Es besteht also nur noch die Schwierigkeit, ob unter normalen Bedingungen ein solcher abwärts gerichteter Saftstrom vorhanden ist. Es könnte ja sein, daß sich in den Gefäßen nebeneinander solche gegenläufige Prozesse abspielen, und besonders bei schlechter Wasserbilanz könnte unter Umständen eine Rücksaugung von oben eintreten. Das sind Fragen, über die das letzte Wort noch nicht gesprochen ist.

Von besonderer Bedeutung ist in diesem Zusammenhang noch ein Experiment, *aus dem zu ersehen ist, eine wie enge Korrelation zwischen dem Saftanstieg und der Reizleitungsgeschwindigkeit besteht*<sup>1)</sup>. Sprosse wurden abgeschnitten und die basale Schnittfläche des Spitzenstückes mit Vaseline verklebt, um den Saftanstieg zu unterbinden. Es zeigte sich, daß nun keine acropetale Leitung eintritt, wenn man in der Nähe der Schnittfläche einen Brandreiz ausübt. Schneidet man nun aber das basale Sproßstück unmittelbar über der Dekapitationsfläche unter Wasser ab, dann löst dieser Eingriff eine Reaktion in dem darüber stehenden Blatt aus, und zwar wird hier der Reiz mit der hohen Geschwindigkeit von 52 cm pro Minute geleitet. Offenbar hat der Eingriff zur Folge, daß nunmehr das Wasser mit einer entsprechenden Schnelligkeit in den Gefäßen emporschießt.

Bis dahin sind die Ergebnisse SNOWS vollständig einheitlich. Es sei aber erwähnt, daß SNOW hier und da Daten registrierte, die nach anderer Richtung weisen. Er fand im allgemeinen, daß eine Reaktion in den Blättern nur dann erfolgt, wenn der Sproß mit dem Rasiermesser bis in den Holzteil eintritt. Ganz vereinzelt beobachtete er aber, daß schon dann eine Reizung eintritt, wenn das Messer gerade eben das Cambium erreicht hat. Aber die so ausgelöste Reaktion unterscheidet sich in mehrfacher Hinsicht von der normalen. Es reagiert dabei nur das nächste darüberstehende Blatt, und zwar nicht in der üblichen Weise, sondern es senkt sich nur der Hauptstiel und die Blättchen schlagen sich nicht zusammen. Außerdem tritt die Reaktion fast momentan ein. Deshalb bezeichnet SNOW diese Erscheinung als „high speed reaction“. Ihre Natur ist noch nicht aufgeklärt. Nur so viel läßt sich nach den Versuchen sagen, daß auch sie nicht durch die Schlauchzellen HABERLANDTS erklärt werden kann, denn das Messer muß über diese Schlauchzellen in tiefergelegene Geweberegionen fortschreiten, um die Erscheinung auszulösen. Es wurde auch beobachtet, daß der Schnitt, wenn er nur

<sup>1)</sup> BOSE konnte diese Beobachtungen in seiner jüngsten, den Gegenstand betreffenden Mitteilung nicht bestätigen (3).

die Schlauchzellen erreicht hatte, zwar die Erscheinung des Tropfenaustritts veranlaßte, daß aber daran keine Reizung geknüpft war. SNOW hält die Deutung dieser Versuche gegenüber DIXON aufrecht, wie er überhaupt dessen Kritik seiner Versuche unter Hinweis auf seine späteren Experimente zurückweist (4).

Wir kommen nun zu dem zweiten Teil der Studien von SNOW, der das Verhalten der Blätter zum Gegenstand hat. Hier ist SNOW zu entgegengesetzten Auffassungen gelangt als der italienische Forscher. Seine Versuche gipfeln darin, daß für die Leitung im Blatt der Saftstrom nicht maßgebend sein kann, womit aber nicht gesagt sein soll, daß er diese nicht doch ausnahmsweise zu übernehmen imstande wäre.

Gegen die Beteiligung der Gefäße sprechen folgende Tatsachen, die zum Teil schon auf die Beobachtungen anderer Forscher zurückgehen:

1. Die Reizleitung im Blattstiel erfolgt ganz ausgezeichnet auch in dampfgesättigter Luft und unter Wasser, wo doch der Saftstrom gehemmt ist. Wie die Versuche von FITTING (2) und SNOW zeigen, findet die Reizleitung im Blattstiel auch dann statt, wenn die Gefäßbahnen mit Gelatine oder Vaseline verstopft sind; diese an *Mimosa pudica* gewonnenen Erfahrungen stehen also im Widerspruch zu jenen, von denen RICCA bei *M. Spegazzini* berichtet.

2. Die Reizleitung im Blattstiel erfolgt gleich rasch in acropetaler und basipetaler Richtung, während man, wenn der Saftstrom beteiligt ist, im letzteren Falle eine Hemmung erwarten sollte. Außerdem ist die Geschwindigkeit viel größer, als es sich mit dem Saftstrom vereinbaren läßt. So stellte SNOW für den Saftanstieg mit seinen Farblösungsversuchen ein Fortschreiten von 1,25 cm pro Minute fest, ein Wert, der hinter der Leitungsgeschwindigkeit weit zurückbleibt.

3. HERBERT (1) fand, daß bei der direkten Reizung der Blätter der Erfolg graduell in deutlicher Weise von der Intensität des Eingriffes abhängig ist, eine Beziehung, die bei der Sproßreizung nicht besteht.

4. HERBERT stellte weiterhin fest, daß eine Reizleitung nicht unterbunden wird, wenn man im Blatt die Gefäßbahnen vollständig durchtrennt, während ein solcher Eingriff beim Siebteil eine völlige Hemmung der Leitung nach sich zieht. Diese Beobachtungen wurden von SNOW bestätigt. Außerdem ergaben Versuche, daß es zu einer wirksamen Reizung nicht erforderlich ist, den Blattstiel bis zum Holzteil der Bündel durchzuführen, vielmehr erfolgt schon ein Zusammenschlagen der Blättchen, wenn das Messer nur bis zu dem Siebteil vordringt.

5. Schließlich verdienen in diesem Zusammenhang die Versuche Erwähnung, bei denen eine Strecke des Leitungsweges durch Hitze abgetötet ist. Unter solchen Bedingungen fand SNOW, daß eine basipetale Leitung völlig unterbleibt, während freilich eine solche in acropetaler Richtung möglich ist. SNOW schließt hieraus, daß im letzteren Fall die Leitung doch an die Gefäßbahnen geknüpft sein muß, weil

durch das Abtöten des Stieles eine Beteiligung der lebenden Elemente überhaupt ausgeschlossen sein soll; demgegenüber ist freilich zu bemerken, daß Diffusionsprozesse sich auch in abgetötetem Plasma abspielen können. Im übrigen stehen diese Experimente SNOWS im Widerspruch zu bestimmten Angaben von HABERLANDT (1) und FITTING, nach denen durch die Abtötung auch die basipetale Leitung nicht unterbunden wird. Das würde nach der SNOWschen Auffassung ebenfalls für eine Beteiligung der Gefäße sprechen, doch weist SNOW darauf hin, daß die betreffenden Versuche von HABERLANDT und FITTING unter ganz anderen Versuchsbedingungen stattfanden, denn die beiden Forscher arbeiteten im Gegensatz zu ihm mit nicht abgeschnittenen Blättern, wodurch die Möglichkeit gegeben ist, daß hier eine Rücksaugung vom Stengel mitwirkte.

Wie aber auch die Entscheidung in dieser Frage fallen möge, so viel scheint aus diesen Angaben mit Bestimmtheit hervorzugehen, *daß beim Blatt das Phloëm hinsichtlich der Weitergabe des Reizes den Hauptanteil hat*, und daß die Gefäßleitung nur nebenbei in Frage kommt.

SNOW hat dann weiterhin die Frage ins Auge gefaßt, wie man sich nun im einzelnen die Verknüpfung von Gefäßleitung im Sproß und Leptomleitung im Blatt zu denken hat. Wenn eine ungestörte Gesamtleitung zustande kommen soll, dann muß man ja annehmen, daß die beiden Prozesse irgendwie verknüpft sind. Das ist eine Frage, auf deren Schwierigkeit ja schon SEIDEL hingewiesen hat. Daß eine Umschaltung von der Gefäßleitung zur Leptomleitung tatsächlich stattfindet, das ist mit Sicherheit den Versuchen zu entnehmen, bei denen der Leitungsprozeß durch entrindete Stammteile fortschreitet und dann in den oben inserierten Blättern zu einem Zusammenschlagen der Blättchen führt. Da müssen die Wundstoffe natürlich in die Leptombahnen des Blattstiels verfrachtet worden sein. Das hat nun tatsächlich SNOW mit Farblösungsversuchen feststellen können. Abgeschnittene Sprosse wurden in solche Lösungen getaucht und dann durch einen Einschnitt gereizt. Nach einer halben Minute wurde das Blatt, das in Reizstellung eingetreten war, abgeschnitten und anatomisch auf den Gehalt an Farbstoff untersucht. Es ergab sich, daß der Farbstoff nicht nur in das Xylem vorgedrungen war, vielmehr zeigten auch einzelne Phloënzellen, insbesondere Schlauchzellen, lebhaftes Färbung. Wurde die Untersuchung erst 1 Minute nach der Reizung vorgenommen, dann war das Bild noch drastischer. SNOW knüpft daran folgende Bemerkungen an: „The experiments show that in or near the main pulvinus, dissolved substances must be able to pass out rapidly from the vessels of the xylem into the phloem. It is therefore possible that the connection between upward conduction in stem and leaf is brought about by the stimulant in the xylem of the stem, which after reaching the main pulvinus passes out in the phloem and stimulates the latter to conduct excitation on to

the leaflets. How the connection may be brought about, when conduction is downwards, from leaf to stem cannot be suggested, since the nature of conduction in the leaf is not known."

Daß die Blattstiele selbst imstande sind, den Reiz durch die Wundstoffe aufzunehmen, geht aus Versuchen hervor, bei denen die Blattspitze abgeschnitten und der Stumpf in eine Lösung getaucht war, die Extrakt enthielt; es trat eine unverkennbare Reaktion im Hauptgelenk ein.

SNOW versuchte noch über die Natur des Extraktes Aufschlüsse zu gewinnen. Im Gegensatz zu RICCA fand er, daß der Extrakt mit dem Kochen seine Wirkung einbüßt, in Übereinstimmung mit SEIDEL, daß auch wässriger Auszug aus der Trockensubstanz eine Reizwirkung auslöst, und daß es sich nicht um Eiweiß handeln kann.

In seiner letzten Mitteilung (5) sucht SNOW die Erfahrungen, die hinsichtlich der Fortleitung des Reizes im Blatt von *Mimosa pudica* gewonnen worden sind, auf *M. Spegazzini* auszudehnen, da hier RICCA zum Teil zu anderen Ergebnissen gelangt ist. Es hat sich dabei herausgestellt, daß sich *M. Spegazzini* in jeder Hinsicht eng an das Verhalten der anderen Art anschließt.

Vergleichende Messungen sollten zunächst darüber Aufschluß geben, ob hier dieselbe Diskrepanz zwischen Reizleitungsgeschwindigkeit und Saftanstieg besteht, wie bei *M. pudica*. Das ist nun tatsächlich der Fall, und zwar in gleichem Maße für die acropetale und die basipetale Leitung.

In einer ersten Versuchsreihe wurde bei abgeschnittenen Blättern 1. die Geschwindigkeit der Reizleitung und 2. diejenige des Saftanstieges bestimmt. Die in der folgenden Übersicht verzeichneten Werte geben für verschiedene Einzelblätter die gefundenen Geschwindigkeiten in Zentimetern pro Minute wieder:

1. Reizleitung: 8,4, 6,2, 6,75, 16,0, 8 cm pro Minute.
2. Saftanstieg: 2,3, 1,5, 1,00, 1,2, 2 „ „ „

Daraus folgt, daß der Reiz im Durchschnitt 3,5—13mal rascher geleitet wird, als der Saft.

In einer zweiten Serie ließ SNOW die Farblösung durch einen Schnitt von oben eindringen und beobachtete das Fortschreiten der Färbung nach unten; gleichzeitig wurde die basipetale Reizleitungsgeschwindigkeit ermittelt. Es ergab sich:

1. Reizleitung: 7,5, 6,0, 11,0, 10,7, 8,9, 8,0, 7,2 cm pro Minute.
2. Saftstrom: 1,0, 1,0, 1,1, 1,8, 1,4, 2,2, 2,9 „ „ „

Hier ist also die Reizleitung 2,4—10mal rascher als der Saftstrom.

Wurden nun dieselben Versuche unter Wasser angestellt, so war die Reizleitungsgeschwindigkeit wesentlich verstärkt, während sich der Saftstrom, wie leicht verständlich, verlangsamt erwies. Die beiden

Prozesse werden also im *umgekehrten* Sinne beeinflußt, und von einer korrelativen Verknüpfung kann danach nicht die Rede sein.

Die Unabhängigkeit der Reizleitung vom Saftstrom gibt sich schließlich noch in Versuchen zu erkennen, bei denen die Geschwindigkeiten von Exemplaren, die sich in dampfgesättigter Luft befanden, mit der Geschwindigkeit solcher verglichen wurde, die sich in trockener Luft aufhielten. Die folgende Übersicht gibt die Zahl der Sekunden an, die der Reiz brauchte, um von den obersten Fiederblättchen zu den untersten zu gelangen. Es werden je vier Einzelmessungen gegeben:

1. Dampfraum: 10'', 15'', 25'', 20''.
2. Trockene Luft: 40'', 30'', 55'', 35''.

Die Exemplare in der trockenen Luft zeigen, obwohl sie sich unter günstigeren Transpirationsbedingungen befinden, eine viel schlechtere Leitung, was den Versuchen unter Wasser entspricht.

Schließlich unterzieht SNOW noch die Frage einer eingehenden Kritik, ob die HABERLANDTSche Theorie wenigstens für die Blätter Gültigkeit haben könnte, da ja bei den Blättern die Leitung tatsächlich im Phloëm erfolgt. Er gelangt zu einer gänzlich ablehnenden Stellung und erwähnt unter anderem als negatives Moment die Tatsachen, daß nach seinen Experimenten, die durch Daten belegt werden, innerhalb des Blattes der Reiz nicht mit gleichbleibender, sondern mit *wachsender* Geschwindigkeit basal geleitet wird. Das läßt sich mit der Annahme hydrostatischer Weitergabe schwer vereinigen.

Nach all den geschilderten Beobachtungen handelt es sich bei der Reizleitung von *Mimosa* um kein einheitliches Phänomen, sondern um eine komplizierte Verzahnung mehrerer nebeneinander herlaufender Prozesse. Nur das eine oder andere Glied aus dieser Kette ist bislang dem Verständnis näher gerückt, insbesondere die Leitung im Sproß, bei den Blättern tasten wir aber noch gänzlich im unklaren, und SNOW selbst stellt sich offenbar auf den Standpunkt, daß es sich hier um viel kompliziertere Vorgänge handelt als beim Sproß: „For several ingenious experiments by BOSE show that conduction in the leaf is in all probability a true physiological process, and that in some ways it resembles conduction in animal nerves“).

Zu ähnlichen Anschauungen ist in der jüngsten, den Gegenstand betreffenden Arbeit auch UMRATH (1) gelangt. Das findet in der Tatsache seinen Ausdruck, daß UMRATH von „*Erregungsleitung*“ beim Blatt im Gegensatz zu der „*Reizleitung*“ beim Sproß spricht. Seine Experimente führen ihn zu der Auffassung, daß im Blatt von *Mimosa* nebeneinander

<sup>1)</sup> Neuerdings berichtet indessen RICCA (3) über Befunde, die für eine rein stoffliche Leitung *auch in den Blättern* sprechen. Man darf mit Spannung das Erscheinen der Hauptarbeit abwarten. Tatsächlich fand RICCA einen Farbstofftransport von überraschender Geschwindigkeit. (Anmerkung während der Drucklegung.)

mehrere selbständige Leitungssysteme bestehen. Von der Art des Reizes und von der Lage seines Angriffspunktes soll es abhängen, in welchem dieser Systeme er weitergegeben wird. Jedes dieser Systeme hat seine besondere Geschwindigkeitsstufe, der Reiz kann von dem einen System auf das andere übergreifen, und dabei findet eine entsprechende Umschaltung hinsichtlich der Fortpflanzungsgeschwindigkeit statt. Es werden detaillierte Angaben über den anatomischen Verlauf der einzelnen Systeme, die in ganz ungleicher Erstreckung das Blatt durchziehen, gegeben. Mit diesen Hinweisen müssen wir uns begnügen, denn diese Dinge liegen schon außerhalb des hier gesteckten Rahmens. Es kam uns nur darauf an, zu unterstreichen, daß wir uns tatsächlich hinsichtlich der Analyse der Reizleitung beim *Mimosa*-Blatt noch in den Anfangsgründen befinden<sup>1)</sup>.

Zum Schlusse soll hier nur ganz kurz noch die Frage gestreift werden, inwieweit die Wundreizstoffe spezifischen Charakter aufweisen. Hierüber liegen erst wenige Beobachtungstatsachen vor. LIESKE hat in sehr interessanter Weise Pfropfungsversuche zu Rate gezogen. Er stellte Pfropfungen zwischen *M. Spegazzini* und *M. elliptica*, einer Art, die viel schwächer reagiert, her. Der Reiz schreitet ungehemmt von dem Reis auf die Unterlage und umgekehrt fort, d. h. also, die Reizstoffe wirken wechselweise. Während nun für die Fortpflanzung im Blattstiel bei *Mimosa elliptica* eine Geschwindigkeit von 2—3 cm pro Sekunde gefunden wurde, erhöhte sich dieser Betrag beim Übergang auf *M. Spegazzini* auf das Dreifache, d. h. die spezifischen Eigentümlichkeiten, die in der Struktur der einzelnen Pflanzen bedingt sind, gelangen auch zum Ausdruck, wenn die Reizung von dem fremden Reizstoff ausgeht. Bei dem Übergang von *M. Spegazzini* auf *M. elliptica* war das reziproke Verhalten zu verzeichnen.

Natürlich kann man die Specificität der Reizstoffe auch mit Extraktversuchen nachprüfen. Hier verdienen Versuche von SEIDEL Erwähnung, der fand, daß die Extrakte von *M. Spegazzini* auch auf *M. pudica* wirken, nicht aber solche von der Bohne, die doch derselben Familie angehört. Das könnte im Sinne einer wenigstens relativen Specificität gedeutet werden, indessen liefert RICCA Angaben, wonach auch Gewebeextrakt von *Combretum* auf *Mimosa* wirkt. Hier handelt es sich aber um eine ganz fernstehende Form. Detaillierte Untersuchungen sind hier sehr erwünscht.

<sup>1)</sup> In einer zweiten Mitteilung hat UMRATH (2) diese zunächst an *Mimosa pudica* gewonnenen Erfahrungen auf *M. Spegazzini* ausgedehnt. In dieser jüngsten Mitteilung hat er auch den Sproß in den Kreis der Betrachtung gezogen und vertritt die Auffassung, daß auch hier „Erregungsleitungen“ eine maßgebende Rolle spielen. Er gelangt also zu einem Gegensatz zu Ricca, ohne indessen die rein stofflichen „Reizleitungen“ irgendwie in Abrede zu stellen. Beide Prozesse sollen nebeneinander hergehen und die „high-speed-Reaktion“ von SNOW würde schon dem Typus der Erregungsleitungen angehören. (Anmerkung während der Drucklegung.)



## 2. Ranken.

Nur anhangsweise soll hier der Ranken gedacht werden, und zwar deshalb, weil bei den Ranken Verhältnisse vorliegen, die, wie FITTING (2) betont, in ganz auffallender Weise mit jenen übereinstimmen, die bei *Mimosa* gefunden worden sind. Reizt man Ranken traumatisch, dann rollen sie sich in einer innerlich vorgeschriebenen Ebene auf, es handelt sich also um eine typische Traumatonastie. Wirksam sind, wie bei *Mimosa*, nur Einschnitte, die das Gefäßbündel erreichen. Es findet eine ausgiebige Reizleitung statt, die sich hinsichtlich der Geschwindigkeit an *Mimosa* anschließt. Und auch darin besteht Übereinstimmung, daß der traumatische Eingriff nicht direkt auf die Ranken ausgeübt zu werden braucht, sondern daß auch Verletzungen des Laubsprosses wirksam sind; dabei kann sich der Reiz über mehrere Internodien ausdehnen (Platterbse). Daß die Leitung sich auch über abgetötete Rankenstücke erstreckt, würde mehr für eine Parallelisierung zu der Sproßleitung bei *Mimosa* sprechen, indessen könnte hier dieselbe Arbeitsteilung hinsichtlich Ranke und Laubspöß bestehen, wie bei *Mimosa* hinsichtlich Sproß und Blatt. Das sind Dinge, die noch eine Nachprüfung verdienen.

## 3. Ergebnisse.

1. Im Sproß von *Mimosa* kann der Reiz auch über Strecken geleitet werden, die ihrer Rinde völlig entkleidet sind. Auch über völlig abgetötete Strecken findet eine solche Leitung statt, und ein solcher Erfolg ist sogar zu erzielen, wenn man die Sprosse durchschneidet und Spitze und Stumpf durch eine wasserführende Glasröhre miteinander verbindet (RICCA, SNOW).

2. Diese Verhältnisse sind so zu deuten, daß ein durch die Verwundung erzeugter Reizstoff in die Gefäßbahnen abgegeben wird, der mit dem Saftstrom weiter wandert. Tatsächlich gelingt es auch, eine Reizung zu erzielen, wenn man abgeschnittene Sprosse in Wasser stellt, dem ein Extrakt von *Mimosa*-Gewebe zugefügt ist. Es ist indessen nicht geglückt, den wirksamen Stoff aus dem Extrakt zu isolieren (RICCA, SNOW).

3. Für eine Beziehung zwischen Saftstrom und Reizleitung spricht die Abhängigkeit der Leitung von den Transpirationsverhältnissen und die Bevorzugung der Leitung in acropetaler Richtung (RICCA, SNOW). Daß die Leitungsgeschwindigkeit des Saftstroms jener des Reizes entspricht, ist experimentell bewiesen. Unter besonderen Bedingungen kann der Saftstrom auch in umgekehrter Richtung wandern mit einer geringeren, aber wieder mit der Reizleitung übereinstimmenden Geschwindigkeit.

4. Für die Leitung im Blatt ergeben sich besondere Verhältnisse. Hier ist keine Beziehung zwischen Reizleitung und Saftstrom nach-

weisbar. Alles deutet darauf hin, daß beim Blatt die Reizleitung an das Leptom gekettet ist, und daß die Verhältnisse viel komplizierter liegen, als beim Sproß. Der Reiz wandert hier, wenigstens in basipetaler Richtung, nur durch das lebende Gewebe (SNOW, HERBERT, UMRATH).

5. Sowohl die Versuche mit Sprossen, wie auch jene mit Blättern haben mannigfache Tatsachen ergeben, die gegen eine hydrostatische Weitergabe des Reizes im Sinne der HABERLANDTischen Auffassung sprechen (RICCA, SNOW).

6. Bei dem Übergang von dem Sproß nach dem Blatt findet eine Umschaltung der Reizstoffe von dem Xylem nach dem Leptom statt. Wie sich die Verhältnisse im reziproken Fall gestalten, ist noch nicht ermittelt (SNOW).

7. Die Reizstoffe können auch auf fremde Arten wirken (RICCA, SEIDEL, SNOW).

### Schluß.

Wir müssen uns am Schluß noch ganz kurz einigen allgemeinen Fragen zuwenden, die sich angesichts der geschilderten Beobachtungstatsachen ergeben. Fassen wir das Wesentlichste, was diesen Beobachtungen entsprungen ist, zusammen, so ist die Erfahrung, daß es zur Weitergabe des Reizes nicht des lebendigen Zusammenhanges der Zellen zwischen Perzeptionszone (Rezeptionszone der Zoologen) bedarf, sondern daß der Reiz auch auf dem Wege der Diffusion weitergegeben werden kann. Er tritt von der Organspitze nach dem Stumpf nicht nur dann über, wenn die Schnittflächen eng aneinandergesetzt werden, sondern auch bei der Einschaltung einer Gelatineschicht, die als Diffusionsbrücke dient. Das deutet darauf hin, daß es sich hier um die Weitergabe von Reizstoffen handelt, und tatsächlich kann man beim Wundreiz mit Extrakten arbeiten, die den Wundstoff enthalten, und mit diesem Extrakt die charakteristischen Krümmungserscheinungen auslösen. Des weiteren ist es möglich, durch Umschaltung des Reizstoffstroms eine entsprechende Umschaltung der Krümmungsvorgänge zu erzielen und den Reiz auf ungereizte Individuen zu übertragen. Solche Erfahrungen sind auf den verschiedensten Reizgebieten gewonnen worden und es hat sich dabei eine erfreuliche Übereinstimmung ergeben.

Diese Feststellungen führen nun zu der Annahme, daß in vielen Fällen wenigstens es sich um eine typische *Reizleitung* im Sinne von MANGOLD handelt, nicht um eine *Erregungsleitung*, bei der die lebendigen Zellen aktiv beteiligt sind. Diese Unterscheidung ist, wie MANGOLD in seiner sehr dankenswerten, klärenden Arbeit über Reiz und Erregung, Reizleitung und Erregungsleitung betont, in der Pflanzenphysiologie vielfach nicht genügend auseinandergehalten worden. Der Grund hierfür ist darin zu suchen, daß das Wesen der Weitergabe des

Reizes auch im Pflanzenreich, wo die Dinge vielfach einfacher liegen, doch noch nicht genügend erforscht war. Jetzt heben sich aber mit Deutlichkeit eine ganze Reihe von Erscheinungen heraus, die eine Einordnung in das von MANGOLD gegebene Schema ermöglichen. Wir dürfen annehmen, daß es sich beim Phototropismus, Geotropismus, Traumatotropismus und Haptotropismus, sowie bei der Traumatonastie wenigstens für die Weitergabe im Sproß um echte Reizleitungen handelt, und dieser Begriff wäre auch anzuwenden für die Übertragung des Wachstumsreizes, der von dem Vegetationspunkt aus bei normal wachsenden Pflanzen zur Wachstumszone übermittelt wird. Des näheren würde es sich in all diesen Fällen um eine *sekundäre* Reizleitung handeln, insofern als die Leitungsprozesse von dem Perzeptionsort nach dem Reaktionsort übermittelt werden, wobei als Perzeptionsort bei den Licht-, Schwerkraft-, Wund- und Berührungsreizen die jeweils von dem äußeren Reiz betroffene Zone, bei den Wuchsstoffen das als Produktionsstätte dieser Reizstoffe anzusehende Korrelationszentrum, d. h. der Vegetationspunkt, anzusprechen ist. Von hier aus gehen die hormonalen Wirkungen auf chemischem Wege weiter. Diese chemische Weitergabe erfolgt indessen nicht allenthalben mit denselben Mitteln. Vielfach mag es eine reine Diffusion sein. Bei *Mimosa* speziell kommt ein weiterer Faktor hinzu. Hier werden die Reizstoffe vom Saftstrom verfrachtet, es greift also ein physikalischer Faktor mit herein. Wäre die HABERLANDTSche Hypothese von der hydrostatischen Weitergabe des Reizes bei *Mimosa* richtig, dann würde hier eine rein physikalische Reizleitung vorliegen. Indessen haben wir gesehen, daß die HABERLANDTSche Auffassung neuerdings ins Schwanken geraten ist. So liegt gegenwärtig kein sicherer derartiger Fall vor.

Eine Ausnahmestellung nehmen unter den geschilderten Reizerscheinungen der Traumatotropismus und die Traumatonastie ein, insofern, als es noch nicht mit absoluter Sicherheit feststeht, daß die wirksamen Wundstoffe erst im Anschluß an den Erregungsvorgang gebildet werden, also echte Reizstoffe darstellen, oder ob dieser Einfluß nicht direkt von den Zerfallsprodukten ausgeht, so daß es sich lediglich um einen rein chemotropischen Effekt handelt, der dann nur mit Rücksicht darauf, daß es die bei der Zersetzung freiwerdenden Stoffe sind, von denen der Reiz ausgeht, unter die Bezeichnung Traumatotropismus und Traumatonastie subsumiert werden dürfte. Lügen die Dinge wirklich so, dann würde es sich bei den traumatotropischen Reizübertragungen und bei jenen traumatonastischen, bei denen der Wundstoff vom verletzten Sproß aus zugeführt wird, nicht, wie in den andern Fällen, um sekundäre Reizleitung zwischen Perzeptionsort und Reaktionsort, sondern um *primäre* Reizleitung zwischen Suszeptionsort, d. h. jener Stelle, an der der Reiz rein physikalisch-chemisch aufgenommen wird, und Reaktionsort, der dann gleichzeitig Perzeptionsort ist, handeln.

Während in den bisher besprochenen Fällen nur von Reizleitungs-vorgängen die Rede ist, würde es sich bei der Weitergabe des Reizes in den *Drosera*-Tentakeln und bei der Verbreitung der Plasmaströmung in den Blättern von *Elodea* nach MANGOLD um eine *Erregungsleitung* handeln. Indessen ist gerade der letzte Fall zweifelhaft. Denn die Ausbreitung der Strömung, die hier an die Tätigkeit der lebendigen Zellen gekettet ist, geht durchaus parallel mit der Ausbreitung der Wundstoffe, und überall, wo Wundextrakt hingelangt, kann Strömung sekundär erzielt werden (FITTING [5]). Zweifellos ist hier auch eine kontinuierliche Erregungswelle vorhanden, die aber einfach darauf zurückgeführt werden kann, daß der traumatische Stoff von Zelle zu Zelle weitergegeben wird. Und deshalb ist hier eine Trennung zwischen Reizleitung und Erregungsleitung nur schwer durchführbar. So liegen die Verhältnisse überall dort, wo keine strenge Trennung zwischen Reaktionszone und Perzeptionszone vorhanden ist. Es gibt im Pflanzenreich keine besonderen Gewebeketten, die *ausschließlich* im Dienste der Leitung stehen. Wenn der Lichtreiz in der Koleoptile von *Avena* in den verdunkelten Stumpf herabwandert, dann tritt sukzessiv jeder Abschnitt des Koleoptilzylinders mit in die Reaktion ein, es entsteht von der belichteten Spitze an bis zur Basis des Stumpfes ein einheitlicher Krümmungsbogen. Alle Zellen, die reagiert haben, stehen miteinander in Kontakt, und so läßt sich die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, daß in solchen Fällen gleichzeitig mit dem Reizstoffstrom und vielleicht unabhängig von ihm sich eine Erregungswelle ausbreitet, so wie dies MANGOLD für *Vallisneria* annimmt. Nur dort, wo die Reizstoffweitergabe in toten Bahnen erfolgt, wie das bei *Mimosa* im Sproß der Fall ist, läßt sich eine solche Deutung mit Sicherheit ausschließen.

Hier ist es nun von Bedeutung — und das ist der Fortschritt, den die neuere Forschung gebracht hat —, daß es in vielen Fällen einer solch komplizierten Annahme nicht bedarf, sondern daß der Reizzustand auf rein chemischem Wege weitergegeben werden kann, zum mindesten auf den Strecken, wo der lebendige Zusammenhang unterbrochen ist. Man darf mit der Möglichkeit rechnen, daß auch unter normalen Verhältnissen eine solche chemische Weitergabe ausreicht. Das ist z. B. überall dort vorauszusetzen, wo der Reiz über narkotisierte oder auf 0° abgekühlte Strecken geleitet wird, und eine aktive Beteiligung des Plasmas bei der Weitergabe nicht gut angenommen werden kann.

Wenngleich es sich nun bei der Diffusion um einen rein chemischen Vorgang handelt, so erfolgt dieser Prozeß doch nicht ohne Führung, die wohl in der lebenden Struktur der Pflanze bedingt ist. Hierher gehört die auffällige Tatsache, daß die Reizstoffe sich vorzugsweise in der Längsrichtung ausbreiten; wäre dies nicht der Fall, würde auch eine seitliche Diffusion von gar nicht zu bedeutender Größenordnung

eintreten, dann müßte das Konzentrationsgefälle zwischen den opponierten Flanken sehr rasch erlöschen und die Reaktion weiterhin zum Stillstand gelangen. Das tritt denn auch tatsächlich ein, wenn man den Diffusionsstrom zwingt, längere Gelatinezonen, die in den Leitungsweg eingeschaltet sind, zu durchmessen. Hier fällt die Führung weg, und wenn die Dicke der Gelatineeinlage ein gewisses Ausmaß überschreitet, dann führt der Stumpf keine entsprechende Reaktion mehr aus.

Ein weiterer dirigierender Einfluß seitens der Pflanze gibt sich darin zu erkennen, daß z. B. der phototropische Reiz in der *Avena*-Koleoptile nur in basipetaler, nicht in acropetaler Richtung weiterläuft, eine Tatsache, aus der allein schon zu ersehen ist, daß hier die Gefäßbahnen nicht für die Weitergabe in Frage kommen. Beim Traumatropismus ist eine solche Polarität nicht zu verzeichnen.

Am einfachsten wäre es nun, sich die Weiterleitung des Reizes durch Diffusion so vorzustellen, daß der am Reizort produzierte Stoff unmittelbar abwärts wandert und überall dort, wo er eintrifft, die entsprechende Wachstumsreaktion auslöst. Es soll aber nicht verschwiegen werden, daß PAÁL hinsichtlich des Phototropismus einer anderen Auffassung zuneigt. Er denkt sich die Sache folgendermaßen: „Es entsteht ein Stoff oder ein Stoffgemisch in der vom Lichte gereizten Zelle als Produkt des ersten oder eines weiteren Teilprozesses. Dieser Körper wanderte nun in die nächsten Zellen nach unten, die, wie wir der Einfachheit halber annehmen wollen, schon selbst nicht mehr vom Lichte getroffen sind. Diese Zellen würden nun von ihm zu neuer Bildung des gleichen Stoffes angeregt. Das so entstandene neue Quantum diffundierte dann eine oder einige Zellen weiter, wo sich nun das Spiel wiederholt, und so ginge es weiter. Trifft der wandernde „phototropische Stoff“ auf die Gelatine, so diffundierte er in sie hinein. Hindurch gelangt aber müßte er sich, nach dem Ausfall unserer Versuche zu urteilen, noch immer in einer genügend starken Konzentration befinden, um in den nächsten Zellen unterhalb der Trennungsschicht die frühere, sich von Zelle zu Zelle wiederholende Erscheinung in Bewegung zu setzen.“ Es fehlt augenblicklich die Erfahrungsgrundlage, um zu solchen Vorstellungen Stellung zu nehmen.

Schließlich muß noch auf eine Schwierigkeit aufmerksam gemacht werden, auf deren Bedeutung schon von verschiedener Seite hingewiesen worden ist, sie liegt darin, daß die Diffusionsprozesse sich sehr langsam ausbreiten. Je und je kann ja die Protoplasmaströmung zu Hilfe kommen, und tatsächlich konnte BRAUNER (1) lebhaftere Strömung in gewissen Zellschichten der *Avena*-Koleoptile nachweisen. Wo der Saftstrom unterstützend eingreift, da fallen natürlich die Bedenken weg. So ist ja aus den Versuchen von SNOW zu ersehen, daß im Sproß von *Mimosa* sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Saftstroms mit jener des Reizes deckt. Diese Deutung fällt aber bei den Blättern von *Mimosa*

weg, weil dort die Beteiligung des Saftstroms nur ganz sekundär mitzuspielen scheint. Und gerade hier sind Reizleitungsgeschwindigkeiten gemessen worden, die einer Deutung vorläufig noch vollkommen unzugänglich sind. Hier könnte man daran denken, daß elektrische Ströme bei der Erscheinung irgendwie beteiligt sind. Daß solche im Zusammenhang mit der Reizung wirklich auftreten, hat BOSE genugsam dargetan. Das wäre ein neuer Modus von physikalischer Weitergabe, indessen darf nicht außer acht gelassen werden, daß viele Erscheinungen bei der Leitung im *Mimosa*-Blatt für eine Beteiligung der lebenden Zellen sprechen, so daß es sich hier um eine richtige Erregungsleitung handeln würde.

Wir müssen uns zum Schluß noch einer letzten Frage zuwenden, der Frage nach der Specificität der Reizstoffe. Diese Frage schließt zwei Probleme in sich: 1. Sind die Reizstoffe für bestimmte systematische Einheiten spezifisch? und 2. Sind sie spezifisch für die jeweiligen Reize?

Die Lösung des ersten Problems ist für die verschiedensten Reizgebiete in Angriff genommen worden, und zwar mit wechselndem Ergebnis.

Hinsichtlich der normalen Wuchsstoffe liegt nur eine Mitteilung von CHOLODNY vor, wonach die Hypokotyle von *Lupinus* durch das Einfügen von *Zea*-Koleoptilspitzen im Wachstum gefördert wird. Hier machen also die Wuchshormone von Gramineen ihren Einfluß auf das Wachstum von Dikotylenkeimstengeln geltend. Für den Phototropismus konnte dargetan werden, daß die Wirkung der Reizstoffe innerhalb der Familie der Gramineen stufenweise abnimmt. Der interessante Ausnahmefall, daß diese Beziehung nicht gilt, wenn man die hochempfindlichen *Avena*-Spitzen auf weniger empfindliche Arten verpflanzt, daß hier vielmehr eine Förderung gegenüber den zugehörigen Spitzen erscheint, kann damit in Zusammenhang gebracht werden, daß die an sich durch die Artüberschreitung bedingte Herabsetzung der Wirkungskraft durch reichlichere Produktion von Reizstoffen wieder ausgeglichen wird. Wir hätten danach beim Phototropismus eine relative Specificität zu verzeichnen. Beim Geotropismus dagegen ist wieder eine breite Basis der Übertragungsmöglichkeit durch CHOLODNY nachgewiesen: Er konnte die geotropische Reaktion von *Lupinus*-Wurzelschüpfen durch das Aufsetzen von *Zea*-Spitzen fördern. Am ausführlichsten ist die Frage für den Traumatotropismus behandelt. Hier zeigte sich in schönster Weise eine Staffelung derart, daß die Reizübermittlung bei der Gramineenkoleoptile in dem Maße fällt, als bei der Kombination systematisch ferner stehende Formen vereinigt werden. Ähnlich liegen die Dinge anscheinend beim Haptotropismus. Für die Traumatonastie liegen nur wenige Beobachtungen vor. Eine Reizübermittlung zwischen verschiedenen *Mimosa*-Arten ist einwandfrei geglückt; sollten bei dem *Combretum*-Versuch von RICCA aber keine besonderen Verhältnisse vor-

liegen, dann wäre daraus wieder zu entnehmen, daß sehr weite systematische Grenzen überschritten werden können, ohne daß der Erfolg erlischt.

Fassen wir diese Beobachtungen zusammen, so ergibt sich, daß beim Phototropismus und beim Traumatotropismus zweifellos eine graduelle Staffelung der Reizstoffe vorliegt, die auf eine entsprechende Staffelung der chemischen Konstitution der Reizstoffe zurückzuführen ist, daß aber bei den normalen Wuchsstoffen und bei den geotropischen Reizstoffen Verhältnisse vorliegen, die darauf hinweisen, daß unter Umständen den Hormonen ein sehr weiter Wirkungsbereich zueignet. Vielleicht finden diese Feststellungen eine befriedigende Erklärung, wenn man etwas mehr über den chemischen Charakter der Reizstoffe weiß.

Wir kommen zu dem zweiten Problem, ob die bei den verschiedenen Reizprozessen in Aktion gesetzten Reizstoffe einander gleich oder für den jeweiligen Reiz spezifisch sind. Nur eine Variante der ersten Auffassung ist es, wenn man annimmt, daß alle äußeren Reize störend in die Produktion der normalen Wuchsstoffe eingreifen und auf diese Weise eine Wachstumspolarität im gereizten Organ schaffen.

Wir beginnen unsere Überlegung mit diesem letzten Fall, der durch PAÁL in die Literatur eingeführt worden ist. Nach PAÁL kommen die phototropischen Reaktionen dadurch zustande, daß auf der Lichtflanke im Zusammenhang mit der Einwirkung des Lichtreizes die normalerweise produzierten Wuchshormone zerstört werden. Das hat zur Folge, daß die Lichtseite im Wachstum zurückbleibt und eine Krümmung entsteht, die dem Lichte zugewendet ist. Für den Umschlag der phototropischen Reaktion bei der Einwirkung höherer Lichtmengen müßte man dann besondere Hilfsannahmen machen. Man könnte diese Deutung ohne weiteres auf den Traumatotropismus ausdehnen, dem Wundreiz also dieselbe Wirkung zuschreiben. Sehr große Schwierigkeiten stehen aber, wie E. SEUBERT (2) mit Recht betont, der Übertragung dieser Hypothese auf den Geotropismus im Wege. „Wenn man beim Phototropismus daran denken kann, daß die Perzeption des Reizes in der Beeinflussung dieser Stoffe durch das Licht besteht, so ist eine analoge Annahme für den Geotropismus unmöglich. Dort bringen es ja die Verhältnisse bei der Reizung ohne weiteres mit sich, daß die Beeinflussung dieser Regulatoren auf der belichteten Seite der Pflanze eine andere sein muß, als auf der Schattenseite. Hier beim Geotropismus dagegen muß die erste Wirkung der Schwerkraft offenbar in *allen* Zellen, die überhaupt von ihr beeinflußt werden, die *gleiche* sein. Daß trotzdem eine polar physiologische Differenzierung in einem geotropisch gereizten Organ auftritt, ist ein Umstand, der jeder Erklärung des Geotropismus Schwierigkeiten bereitet, und der es mit sich bringt, daß dieser sonst so genau erforschte Prozeß gerade in seinen Anfangs-

gründen am wenigsten durchsichtig ist.“ Zu dem zuletzt Geäußerten ist freilich zu bemerken, daß sich auch der Geotropismus in den Rahmen einer polaren Reizstoffleitung einfügen läßt, wenngleich nicht auf der PAALSchen Grundlage. Man braucht nur die GRADMANNsche Verknüpfung von Statolithentheorie und Reizstoffbildung als berechtigt anerkennen.

Daß schließlich auch eine Übertragung der PAALSchen Vorstellungen auf die Traumatonastie nicht angängig erscheint, sei nur knapp angedeutet. Der größte Hemmschuh für ihre Anerkennung liegt aber in den Untersuchungen von BOYSEN JENSEN und A. PURDY, wonach die phototropische Reizleitung überhaupt auf der lichtabgekehrten Flanke erfolgt. Das nötigt nämlich zu der Annahme, daß statt der Hemmstoffe auf der Lichtseite Förderstoffe auf der Gegenseite den Reiz weitergeben. Dieser erste Lösungsversuch läßt sich also nicht befriedigend durchführen.

Die zweite Möglichkeit wäre nun die, daß die durch die verschiedenen äußeren Reize (Lichtreiz, Schwerereiz, Wundreiz usw.) erzeugten Reizstoffe untereinander gleich sind. Das hätte zur Folge, daß die Erregung nur innerhalb der Perzeptionszone spezifischen Charakter aufweist, nach unten weitergegeben werden nur Wuchsstoffe von ganz allgemeinem Charakter, die mit den normalen Wuchsstoffen keineswegs identisch zu sein brauchen, und für die man die von CHOLODNY geschaffene Bezeichnung „Trophohormone“ anwenden könnte. In die ungereizte basale Region wird also nur eine Veränderung des Wachstumszustandes übertragen. Diese Vorstellung hätte den Vorzug einer gewissen Vereinfachung, die sich freilich nur auf den Vollzug der Krümmungsreaktionen erstreckt. Für die ersten Glieder der Reizkette, speziell für die Produktion der Reizstoffe, fällt sie weg, denn es setzt schon gewisse Komplikationen voraus, wenn man annimmt, daß so heterogene Reize, wie der Licht-, der Schwere- und der Wundreiz die Entstehung der gleichen Reizstoffe ins Leben rufen soll. Da müssen ganz bestimmte Regulationen mit herangezogen werden. Es scheidet damit auch die naheliegende und schon verschiedentlich geäußerte Möglichkeit aus, sich vorzustellen, daß die Lichtreizstoffe Substanzen darstellen, die auf photochemischem Wege entstehen<sup>1)</sup>. Diese Schwierigkeit erhebt sich übrigens in derselben Weise, wenn man die BOYSENSchen Befunde über die Leitung auf der Schattenseite berücksichtigt, denn der Bildungsherd für die photochemischen Produkte wäre auf der direkt gereizten Flanke zu suchen, der Ausgangspunkt für die Wuchsstoffe dagegen auf der Gegenflanke.

Es bieten sich nun verschiedene Möglichkeiten, die aufgeworfene

---

<sup>1)</sup> Der phototropische Stimmungsumschlag ließe sich dann, wie erstmals BLAUW betont hat, in schöner Weise mit der „Solarisation“ parallelisieren.



Frage einer Lösung näher zu bringen. Diese Möglichkeiten seien im folgenden kurz charakterisiert.

Eine erste Frage ist die, ob die Reizleitungsbahnen übereinstimmen und der Reizstoffeinfluß derselbe ist (Förderung bzw. Hemmung). Da hat sich nun gezeigt, daß sich in dieser Richtung der Phototropismus und der Traumatotropismus konträr verhalten. In der Koleoptile von *Avena* wird der Lichtreiz, wie eben erwähnt, auf der nicht belichteten Seite geleitet, und der Reizstoff hat fördernden Charakter. Beim Traumatotropismus wird der Reiz aber auf der Wundflanke selbst geleitet, und der weitergegebene Stoffe ist ein Hemmstoff. Diese Tatsache deutet entschieden darauf hin, daß es sich um verschiedene Stoffe handelt. Auch für die geotropischen Reizstoffe ist eine Sonderstellung anzunehmen. Die Versuche von A. PURDY und GRADMANN haben in überzeugender Weise dargetan, daß der Reiz hier bei negativ geotropischen Organen auf der Unterseite geleitet wird. Ist die Unterseite, wie sich nach der HABERLANDTSchen Theorie annehmen läßt, tatsächlich die Reizflanke, indem hier der Statolithenapparat zur Wirksamkeit gelangt, dann lägen die Dinge also so, daß hier, wie beim Traumatotropismus, die Reizstoffe auf der Reizflanke selbst weiter gegeben werden, aber es besteht der Unterschied, daß diese Reizstoffe fördernden Einfluß ausüben. Dadurch würden sich die Verhältnisse sowohl vom Phototropismus als auch vom Traumatotropismus abheben, d. h. auch die geotropischen Reizstoffe tragen ihrerseits spezifischen Charakter.

Nach diesen Feststellungen käme also doch auch den Wachstumsvorgängen in der ungereizten Zone in gewissem Sinne wenigstens ein spezifisches Gepräge zu, es wäre zu unterscheiden zwischen phototropischen, geotropischen und traumatotropischen Wachstumsvorgängen, die ihren besonderen Charakter durch die jeweils wirkenden Reizstoffe erhalten; ob man dann von einem phototropischen, geotropischen usw. Reizzustand in der ungereizten Zone reden will, das bleibt dem Belieben überlassen.

Obwohl nach den geschilderten Angaben die Frage nach der Reizspezifität der Wuchsstoffe schon im Sinne der Spezifität entschieden ist, so soll hier doch noch auf die weiteren Möglichkeiten hingewiesen werden, die Entscheidung zu vertiefen. Handelt es sich tatsächlich, worauf die bisherigen Ausführungen hindeuten, bei den Reizstoffen um spezifische Substanzen, dann ist wohl auch anzunehmen, daß sie sich hinsichtlich der Übertragungsmöglichkeit auf fremde Arten, Gattungen und Familien verschieden verhalten. Es wäre also in derselben detaillierten Weise, wie dies für den Traumatotropismus der Gramineenkeimlinge geschehen ist, zu untersuchen, in welcher Weise der Wirkungsgrad mit der Überschreitung der Artgrenze abnimmt. Sollte sich dabei herausstellen, daß sich bei den verschiedenen Reizvorgängen ganz andere Bilder ergeben, daß in einem Falle Fernkombinationen gelingen,

im andern nicht, dann wäre dies ein weiteres Argument für die Reizspezifität der Wuchsstoffe.

Das Experimentum crucis schließlich wäre natürlich chemische Isolierung, eine Aufgabe, für die überhaupt noch keinerlei Fundament vorhanden ist und deren Lösung zum Dringendsten gehört, dem die Forschung sich zuzuwenden hat.

Eine Teilfrage, die sich ohne weiteres an die soeben behandelte anschließt, ist zuletzt noch die, ob die Reizstoffe die von demselben pflanzlichen Organismus bei seinen gegensätzlichen tropistischen Reaktionen in Wurzel und Sproß gebildet werden, also beim positiven und negativen Phototropismus, Geotropismus und Traumatotropismus, — ob diese Reizstoffe identisch oder verschieden sind. Diese Frage wurde schon an verschiedenen Stellen gestreift, es soll hier also nur ganz rasch rekapituliert werden, daß für den Geotropismus feste Anhaltspunkte für eine bestimmte Entscheidung in dieser Alternative vorliegen, dahingehend, daß es sich hier nur um einen einzigen Reizstoff handelt, der beidemale auf der Unterflanke wandert, beim negativ geotropischen Sproß und der entsprechend gearteten Koleoptile aber beschleunigend, bei den Wurzeln dagegen hemmend wirkt. Das polar entgegengesetzte Verhalten ist also nicht auf die Qualität des Stoffes, sondern auf die innere Konstitution der in Frage kommenden Organe zurückzuführen. Entsprechend liegen die Dinge bei den normalen Wuchsstoffen, die das Wachstum von Sprossen und Koleoptilen beschleunigen, dagegen jenes der Wurzeln einschränken. Dafür sprechen mit Sicherheit die Versuche, bei denen Kombinationen zwischen Koleoptilen und Wurzeln angestellt worden sind.

Wir sind am Ende unserer Ausführungen angelangt. Ein Rückblick zeigt, daß in einer raschen Folge von Untersuchungen eine Fülle von Erfahrungen gesammelt worden ist, die sich mehr und mehr zu einem einheitlichen Bilde zusammenfügen. Es ist aber mit Absicht je und je wieder auf noch bestehende Lücken und vorläufige Widersprüche hingewiesen worden, um zu zeigen, wie sehr wir hier noch am Anfang stehen und wie für die Zukunft noch eine ganze Menge zu tun bleibt. Nicht nur ein Bericht über das bereits Gefundene, sondern auch eine Anregung für weitere Arbeit sollte hier geliefert werden.

#### Literatur.

- BENECKE und JOST: Pflanzenphysiologie; II. Form- und Ortswechsel. Jena 1923.  
BEYER, AD.: Untersuchungen über den Traumatotropismus der Pflanzen. Biol. Zentralbl. 45. 1925.  
BLAAUW (1): Licht und Wachstum. I. Zeitschr. f. Botanik 6. 1924.  
— (2): Dasselbe. II. Ebenda 7. 1925.  
— (3): Dasselbe. III. Meddeel. v. d. Landbouwhoogsch. 15. 1918.  
BOSE (1): Researches on irritability of plants. London 1913.

- BOSE (2): The dia-heliotropic attitude of leaves as determined by transmitted nervous excitation. Proc. of the roy. soc. of London (B.) 93. 1922.
- (3): Physiological and anatomical investigations on *Mimosa pudica*. Ebenda 98. 1925.
- BOYSEN-JENSEN (1): Über die Leitung des phototropischen Reizes in *Avena*-Keimpflanzen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 28. 1910.
- (2): La transmission de l'irritation phototropique dans l'*Avena*. Bull. de l'acad. roy. des sciences lettr. d. Danm. 1911.
- (3): Über die Leitung des phototropischen Reizes in der *Avena*-Koleoptile. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 31. 1913.
- und NIELSEN: Studien über die hormonalen Beziehungen zwischen Spitze und Basis der *Avena*-Koleoptile. Planta 1. 1926.
- BRAUNER (1): Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Zeitschr. f. Botanik 14. 1922.
- (2): Über den Einfluß der Koleoptilspitze auf die geotropische Reaktion der *Avena*-Keimlinge. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 41. 1923.
- CHOLONNY (1): Über die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 42. 1924.
- (2): Beitrag zur Analyse der geotropischen Reaktion. Jahrb. f. wiss. Botanik 65. 1926.
- DIXON: The transmission of stimuli in plants. Nature 114. 1924.
- FITTING (1): Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Botanik 38. 1903.
- (2): Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei *Mimosa*. Ebenda 39. 1904.
- (3): Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Ergebn. d. Physiol. 4/5. 1905/06.
- (4): Die Leitung tropischer Reize in parallelotropen Pflanzenorganen. Jahrb. f. wiss. Botanik 44. 1907.
- (5): Untersuchungen über die Auslösung von Protoplasmaströmung. Ebenda 64. 1925.
- GOEBEL, K. v.: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. 2. Aufl. Jena 1924.
- GRADMANN: Untersuchungen über geotropische Reizstoffe. Jahrb. f. wiss. Botanik 64. 1925.
- HABERLANDT (1): Das reizleitende System der Sinnpflanze. Leipzig 1890.
- (2): Zur Physiologie der Zellteilung. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 16. 1913.
- (2a): Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl. Leipzig 1918.
- (3): Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. allg. Botanik 2. 1921.
- HERBERT: Anaesthesia in plant. Philipp. nat. 11. 1922.
- JOST: Über den Geotropismus der Grasknoten. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 42. 1924.
- LAMPRECHT: Über Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen. Beitr. z. allg. Botanik 1. 1918.
- LIESKE: Pfropfversuche. IV. Untersuchungen über die Reizleitungen bei *Mimosa*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 39. 1921.
- MANGOLD: Reiz und Erregung, Reizleitung und Erregungsleitung. Ergebn. d. Physiol. 21. 1923.
- NIELSEN: Studies on the transmission of stimuli in the coleoptile of *Avena*. Dansk botan. arkiv 4. 1924.

- PAÁL: (1) Über phototropische Reizleitung. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 32. 1914.  
— (2): Dasselbe. Jahrb. f. wiss. Botanik 58. 1918.
- PFEFFER: Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 2. 1904.
- PISEK: Untersuchungen über den Autotropismus der Haferkoleoptile bei Lichtkrümmung, über Reizleitung und den Zusammenhang von Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. Jahrb. f. wiss. Botanik 65. 1926.
- POLLOCK: The mechanism of roots curvature. Botan. gaz. 29. 1900.
- PURDY: Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile of *Avena*. Danske vid. selsk. biol. medd. 3. 1921.
- REICHE: Über die Auslösung von Zellteilungen durch Injektion von Gewebesäften. Zeitschr. f. Botanik 16. 1924.
- RICCA (1): Soluzione d' un problema di fisiologia. N. giorn. botan. ital. 23. 1916.  
— (2): Solution d'un problème de physiologie. Arch. ital. de biol. 65. 1916.  
— (3): Transmission of stimuli in plants. Nature. 1926.
- ROTHERT: Über Heliotropismus. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 7. 1896.
- SEIDEL: Reizleitung bei *Mimosa*. Beitr. z. allg. Botanik 2. 1923.
- SEUBERT, E. (1): Über Chemotropismus. Biochem. Zeitschr. 150. 1924.  
— (2): Über Wachstumsregulatoren in der Koleoptile von *Avena*. Zeitschr. f. Botanik 17. 1925.
- SIERP und SEYBOLD: Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit der Spitze und des Stumpfs in der Koleoptile von *Avena sativa*. Jahrb. f. wiss. Botanik 65. 1926.
- SNOW (1): The conduction of geotropic excitation in roots. Ann. of botany 37. 1923.  
— (2): Further experiments on the conduction of tropic excitation. Ebenda 38. 1924.  
— (3): Conduction of excitation in stem and leaf of *Mimosa pudica*. Proc. of the roy. soc. of London (B.) 96. 1924.  
— (4): Conduction of excitation in the leaf of *Mimosa Spegazzini*. Ebenda 98. 1925.  
— (5): Transmission of stimuli in plants. Nature. 115. 1925.  
— (6): The correlative inhibition of the growth of axillary buds. Ann. of botany 39. 1925.
- SÖDING: Werden in der Spitze der Haferkoleoptile Wuchshormone gebildet? Ber. d. dtsh. botan. Ges. 41. 1923.  
— (2): Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. Jahrb. f. wiss. Botanik 64. 1925.  
— (3): Über den Einfluß der jungen Infloreszenz auf das Wachstum ihres Schaftes. Ebenda 65. 1926.
- STARK (1): Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit. Ebenda 57. 1917.  
— (2): Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. Ebenda.  
— (3): Über traumatotropische und haptotropische Reizleitungsvorgänge bei Gramineenkeimlingen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 37. 1919.  
— (4): Studien über traumatotropische und haptotropische Reizleitungsvorgänge. Jahrb. f. wiss. Botanik 60. 1921.  
— (5): Neuere Erfahrungen über das Wesen pflanzlicher Reizleitungsvorgänge. Nat. Monatsschr. f. d. biol. Unterr. 20. 1921.

- STARK (6): Geotropische Reizleitung bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 42. 1924.
- (7): Zur Methodik chemotropischer Reizung. Ebenda 43. 1925.
- und DRECHSEL: Phototropische Reizleitungsvorgänge bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. Jahrb. f. wiss. Botanik 61. 1922.
- SÜSSENGUTH: Referat über SEIDEL. Zeitschr. f. Botanik 17. 1925.
- UMRATH (1): Über die Erregungsleitung im Blatt von *Mimosa pudica*. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I, 134. 1925.
- (2): Über die Erregungsleitung bei Mimosen. Ebenda.
- VAN DER WOLK: Investigation of the transmission of light stimuli in the seedlings of *Avena*. Kon. akad. wet. Amsterdam 1911.

# Die BLAAUWsche Theorie des Phototropismus.

Von LEO BRAUNER, Jena.

Mit 11 Abbildungen.

## I.

Über ein Jahrzehnt ist nunmehr verflossen, seit BLAAUWS grundlegende Arbeiten über die Lichtwachstumsreaktion bekannt geworden sind. Die Theorie des Phototropismus, die sich darauf aufbaut, ist seit der Zeit eines der aktuellsten Probleme der Reizphysiologie geworden. Eine Fülle von Literatur erwägt bereits das *Für* und *Wider* (vor allem das letztere) und beweist damit jedenfalls, wie anregend die genialen Gedankengänge des Holländers auf die Forschung gewirkt haben. Eine Entscheidung ist aber bis heute weder zugunsten BLAAUWS, noch gegen ihn gefallen. So mag es vielleicht nützlich sein, den Stand der Dinge einmal im Zusammenhang zu überblicken.

In den folgenden Zeilen seien daher zunächst die Grundgedanken der BLAAUWSchen Theorie entwickelt. Dann soll eine kritische Besprechung der wichtigsten nachprüfenden Untersuchungen ein Urteil über deren Brauchbarkeit erleichtern.

## II.

Die ersten diskutablen Ansichten über die Ursachen des Phototropismus stammen von DE CANDOLLE (1832). Er hatte beobachtet, daß grüne Sprosse im Dunkeln ihr Längenwachstum steigern, ferner sah er, daß eine Pflanze bei partieller Verdunkelung nur an den dunkel gehaltenen Teilen die Phänomene des Etiolements zeigt. Er folgert daraus: Bei einseitiger Beleuchtung wird ein grüner, wachstumsfähiger Zweig auf der Lichtflanke mehr Kohlensäure assimilieren. Er wird hier daher „härter“ und kann diese Seite weniger verlängern. Die Schattenflanke, die nicht oder nur wenig assimiliert, bleibt dehnbar und wachstumsfähig. Da nun aber Licht- und Schattenflanke miteinander verwachsen sind, so muß dieses ungleiche Verhalten zu einer Krümmung des ganzen Zweiges zum Licht hin führen.

Die DE CANDOLLESche Ansicht mutet uns heute zwar in vielem primitiv an, sie geht z. B. von der falschen Voraussetzung aus, daß nur grüne, zur Photosynthese befähigte Pflanzenorgane phototropisch re-

agieren können. Sehen wir aber von derartigen Irrtümern ab, so bleibt als gesunder Grundgedanke: Das Licht verzögert bei allseitiger Einwirkung das Wachstum. Einseitige Belichtung ruft diesen Effekt nur auf der Lichtflanke hervor; daher muß sich das Organ krümmen. Voraussetzung für diese Anschauung ist die Annahme, daß die einzelnen Flanken eines Sprosses völlig unabhängig voneinander reagieren können.

### III.

Diese einfache Vorstellung wurde in der Folgezeit wieder aufgegeben. SACHS (1887, S. 735) machte darauf aufmerksam, daß DE CANDOLLES Theorie zwar zur Erklärung des positiven Phototropismus einigermaßen ausreiche; die negative Lichtkrümmung könne sie aber nicht verständlich machen. Denn hierbei müßte eine inverse Wirkung des Lichtes angenommen werden, eine Wachstumsförderung, während wir seit den Beobachtungen v. WOLKOWS (zitiert bei SACHS) wissen, daß das Licht bei negativ-phototropen Wurzeln ganz die gleiche Wachstumshemmung hervorruft wie bei den positiv-phototropen Sprossen. — Das erste Argument gegen DE CANDOLLE war also, daß das Licht das Wachstum positiv- und negativ-phototroper Organe in gleicher Weise beeinflusst.

Zweitens wurde von SACHS darauf hingewiesen, daß auch sehr durchsichtige Organe, wie die Balsaminstengel oder die Fruchttträger der Mucorineen, zu starker phototropischer Reaktion befähigt sind. In solchen Gebilden könne es aber nicht zu wesentlichen Helligkeitsunterschieden zwischen Licht- und Schattenflanke kommen<sup>1)</sup>. — Solche Erwägungen führten SACHS und seine Nachfolger zur Anschauung, daß nicht das Licht an sich (durch seine Intensitätsverteilung) als Reizursache gelten könne. Es käme allein auf die Richtung an, in der die Lichtstrahlen die reizempfindliche Zelle durchsetzten. Je senkrechter das Licht auf die Längsachse des Organs auftrifft, um so größer sei die Reizwirkung. SACHS dachte daran, daß in diesem Fall „die transversalen Schwingungen der Ätheratome in die Flächenrichtung“ der Zelllängswände fallen müßten; was die Reizursache darstellen könnte (SACHS, Lehrb. 1874, S. 806).

Unter SACHS' Führung gewann demnach die Anschauung Geltung, daß ein einseitig belichteter Sproß also gewissermaßen polarisiert werde. Jede einzelne Zelle des Gewebes müßte ja diese Einseitigkeit als Reiz empfinden! — Wir wollen also festhalten, daß nach dieser, zuletzt noch von FITTING vertretenen Auffassung das Primäre am Lichtreiz die Polarisierung ist, d. h. die Schaffung eines spezifisch phototropischen Reizzustandes, und nicht etwa eine allgemeine Beeinflussung des Wachs-

<sup>1)</sup> Dieses Argument muß gerade aus SACHS' Mund befremden, denn sein Schüler WOLKOW konnte ja zeigen, daß auch in glasklaren zylindrischen Zellen durch Linsenwirkung erhebliche Lichtkonzentrationen (auf der Schattenflanke!) verursacht werden können.

tums durch das Licht! — Daß solche Vorstellungen dem PFEFFERSchen Reizbegriff sehr entgegenkamen, mag mit ein Grund dafür sein, daß sie noch im ersten Jahrzehnt des Jahrhunderts die einzig maßgebenden waren. (Trotzdem sich gerade PFEFFER überaus vorsichtig zu dieser ganzen Streitfrage äußert!)

#### IV.

So standen die Dinge, als A. H. BLAAUW (*J*) im Jahre 1914 mit der ersten seiner Arbeiten über „Licht und Wachstum“ an die Öffentlichkeit trat. BLAAUW hielt es für notwendig, mit unseren Anschauungen vom Wesen des Phototropismus wieder zu größerer Einfachheit zurückzukehren, und so knüpft er eng an die Grundgedanken der mißachteten alten DE CANDOLLESchen Lehre an. Er sieht im Wachstumsphänomen einen physikalisch-chemischen Vorgang, der bei phototropisch empfindlichen Organen durch das Licht photochemisch einflußbar ist. Wächst eine Pflanze im Dunkeln, so herrscht bei Konstanz der übrigen Umweltfaktoren Gleichgewicht. Läßt man nun irgendeine Energieart, z. B. Licht, auf sie einwirken, so wird das Wachstumsgleichgewicht zerstört, die Wachstumsgeschwindigkeit (= Reaktionsgeschwindigkeit) verändert sich solange, bis ein neues, ein Lichtgleichgewicht, erreicht ist. Dabei erscheint es natürlich prinzipiell ganz nebensächlich, ob das Licht die Pflanze allseitig oder einseitig trifft. Im letzteren Falle wird das Wachstumsgleichgewicht eben asymmetrisch verändert, es kommt zu tropistischen Krümmungen.

Solche Vorstellungen ändern natürlich den PFEFFERSchen Reizbegriff erheblich ab. Sie eröffnen dafür aber den bisher fast ungangbaren Weg einer experimentellen Behandlung des ganzen Problems.

BLAAUW hielt es zunächst für das Wichtigste, die Beeinflussung des Wachstums durch symmetrische Belichtung an möglichst verschiedenen, positiv- und negativ-phototropisch empfindlichen Objekten zu studieren. Denn die Forschung hatte sich bisher fast ausschließlich den viel leichter meßbaren Wirkungen einseitiger Belichtung zugewandt, so daß man über den „einfachsten“ Fall nur recht wenig wußte. —

Als erstes Versuchsobjekt wählte BLAAUW ein einzelliges Organ: den Sporangienträger von *Phycomyces nitens*, der sich bekanntlich durch große phototropische Empfindlichkeit auszeichnet. — Als Energiequelle benutzte er elektrisches Glühlicht, das durch eine Anzahl geeignet angeordneter Spiegel allseitig auf die Flanken des Fruchträgers reflektiert wurde. Zur Messung des Längenwachstums diente ein Horizontalmikroskop, so daß auch kleinere Veränderungen auffallen mußten. Die Vorbeobachtung der Wachstumsgeschwindigkeit vor der eigentlichen Belichtung erfolgte — wie bei allen derartigen Versuchen — beim roten Licht einer Dunkelkammerlampe, das phototropisch so gut wie wirkungs-



los ist. Während des ganzen Versuches war für peinlichste Konstanthaltung der Temperatur Sorge getragen.

Die Versuchsergebnisse waren bemerkenswert genug: Bei Belichtung mit geringen Energiemengen (bis etwa 210 MKS in 15'') trat schon nach wenigen Minuten eine erhebliche Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit auf; und zwar nahm diese Förderung mit der Lichtmenge zu. Auf diesen primären Anstieg folgte dann regelmäßig wieder eine Abnahme des Wachstums, bis unter den Dunkelwert. Auch diese sekundäre Phase der Reaktion wurde mit zunehmender Lichtmenge

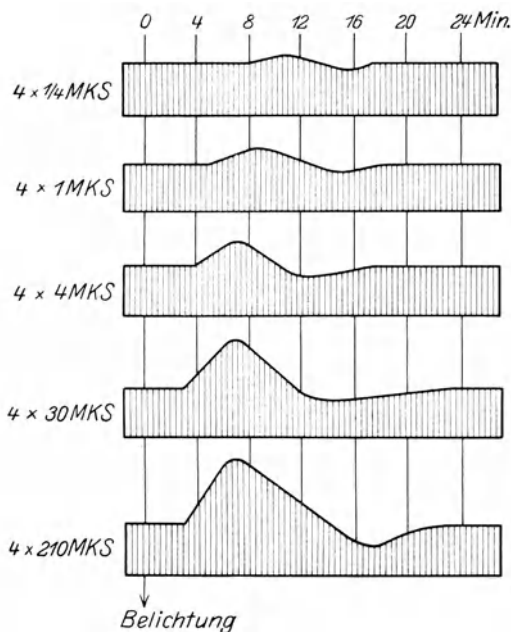


Abb. 1. Schema der Photowachstumsreaktionen bei verschiedener Lichtmenge.

Abszisse: Zeit in Minuten. Ordinate: Wachstumsgeschwindigkeit.

(Nach BLAAUW.)

ausgeprägter. — Schließlich wurde auch diese Depression überwunden und nach 25 Minuten war stets der ursprüngliche Wachstumswert wieder erreicht. Am klarsten gehen diese Verhältnisse aus unserer der BLAAUW-schen Arbeit entnommenen Abb. 1 hervor. — Steigert man die Lichtmenge weiter, so nimmt die anfängliche Wachstumsbeschleunigung wieder ab, dafür wird aber die nachfolgende Hemmung immer ausgeprägter und andauernder. Bei der größten Energiemenge, die zur Anwendung gelangte — 1 920 000 MKS in 60'' — wurde, erst nach einer Stunde der Höchstwert des Dunkelwachstums wieder erreicht.

Nunmehr war zu untersuchen, wie die gleichen Lichtmengen auf

den Sporangienträger wirken, wenn sie ihn einseitig treffen: Bei geringen Lichtquanten tritt auch hier wiederum zunächst eine Wachstumssteigerung auf, während die Zelle noch gerade bleibt. Dann erst, wenn die Zuwachsbeschleunigung etwa ihren Höhepunkt erreicht hat, beginnt sich der Fruchträger zur Lichtquelle hin zu krümmen; nach etwa 20 Min. kommt diese Bewegung zum Stillstand und geht dann allmählich in eine Rückkrümmung über. — Anders bei sehr hohen Lichtquanten (etwa 2 Millionen MKS): Hier macht sich eine Umstimmung der Zelle bemerkbar, sie krümmt sich negativ, von der Lichtquelle weg. Bei mittleren Energien (etwa 900 MKS) finden wir Indifferenz, hier treten weder positive noch negative Krümmungen auf.

Wie lassen sich nun die beiden Phänomene: „Lichtwachstumsreaktion“ und „phototropische Krümmung“ aufeinander beziehen? Da müssen wir zunächst auf die optischen Eigenschaften unserer Zelle Bedacht nehmen. Sie ist fast glasig durchsichtig und von zylindrischer

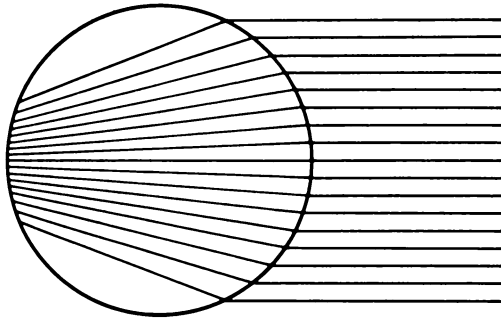


Abb. 2. Skizze der ungefähren Strahlenbrechung im Sporangienträger von *Phycomyces*. (Nach BLAAUW.)

Gestalt. Daher muß sie wie eine Zylinderlinse wirken: einseitig eintretendes paralleles Licht wird in ihr konvergent gemacht und muß auf der lichtabseitigen Flanke einen Brennstreifen erzeugen (Abb. 2). Es sind dies die gleichen Erwägungen, die v. WOLKOW schon in den 60er Jahren angestellt hatte! — So wird also bei derartig durchscheinenden Organen die „Schattenflanke“ stärker belichtet als die „Lichtflanke“! Nehmen wir ferner an, daß die einzelnen Längshälften der Zelle mehr oder weniger unabhängig voneinander reagieren können, so ergibt sich folgendes: In einem Energiebereich, in dem eine Steigerung der Lichtmengen noch eine Zunahme der Wachstumsförderung zur Folge hat, wird die stärker erhellte Schattenflanke schneller wachsen als die Lichtflanke. Es muß also zwangsläufig zu einer Krümmung des Organs zum Licht hin kommen. — Anders bei den ganz hohen Lichtmengen: Hier verursacht ja zunehmende Energiemenge eine immer deutlichere Hemmung der Wachstumsgeschwindigkeit. Es wird hier demnach die stärker er-

leuchtete Schattenflanke mehr im Wachstum zurückbleiben als die weniger angegriffene Lichtflanke. Der Erfolg: eine negative Krümmung. — Auf diese Weise lassen sich aus den Lichtwachstumsreaktionen auf den beiden Flanken der Zelle die zu erwartenden Krümmungen ohne Schwierigkeit berechnen. Voraussetzung ist dabei nur, daß man die Lichtverteilung im Organ genau übersehen kann. BLAAUW selbst faßt das Ergebnis dieser ersten Arbeit folgendermaßen zusammen (1914, S. 689): „Die Krümmungen treten nur auf infolge der verschiedenen Photowachstumsreaktion der Vorder- und Hinterseite der Zelle. Es entsteht niemals eine Krümmung ohne vorhergehende Wachstumsreaktion.“ Eine einfache graphische Darstellung mag diesen Satz für den Fall einer positiven Krümmung illustrieren (Abb. 3). Die Differenz der beiden Wachstumskurven ist stets maßgebend für Stärke und Richtung der zu erwartenden Krümmung.

Die Richtigkeit dieser Gedankengänge wurde einige Jahre später in eleganter Weise von BUDER (1918) wahrscheinlich gemacht: Bringt

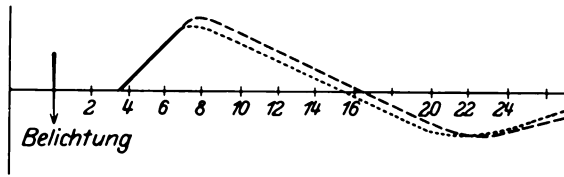


Abb. 3. Schematische Darstellung zur Erklärung der Krümmungsreaktion bei 120 MKS. (Nach BLAAUW.)

————— Wachstum der Rückseite.  
 ..... Wachstum der Vorderseite.

man eine *Phycomyces*-Kultur aus der Luft in ein Medium, das das Licht stärker bricht als die Sporangienträger, so muß sich der Strahlengang in der Zelle umkehren. In diesem Falle wird daher die Lichtflanke auch die stärker erhellte sein. Hat BLAAUW recht, so müßte sich unter solchen Voraussetzungen die Krümmungsrichtung umkehren. — Das war auch tatsächlich der Fall, wenn man die Zellen in Paraffinöl brachte. Hier verursachten Lichtmengen, die in der Luft positive Krümmungen hervorriefen, negativen Phototropismus.

Nun mußte das begonnene Werk weiter ausgebaut werden. Es war vor allem zu untersuchen, wie die Dinge bei vielzelligen Organen mit ihrer ganz anderen Lichtverteilung liegen. Der Beantwortung dieser Frage ist die zweite Arbeit BLAAUWS (2) gewidmet. Als Versuchsobjekt diente nunmehr das Hypokotyl einer dikotylen Pflanze, *Helianthus globosus*. Der Plan der Untersuchung war der gleiche geblieben. Es wurde also zunächst auch hier geprüft, wie das Wachstum auf verschiedenen starke symmetrische Belichtung reagiert. Das Ergebnis: Alle untersuchten Lichtmengen (von 4—1050 000 MKS) verringern die Zuwachs-

geschwindigkeit des Hypokotyls, und zwar um so stärker und andauernder, je größere Lichtquanten zur Einwirkung gelangen (Abb. 4). Und abermals können wir die Erscheinung beobachten, daß dieser primäre Effekt von einer Gegenreaktion abgelöst wird, die sich hier, entsprechend dem umgekehrten Sinn des ganzen Vorgangs, in einer (geringfügigen) Wachstumsförderung ausdrückt. Auch diese Gegenreaktion wächst mit zunehmender Lichtmenge, kann aber in keinem Falle den primären

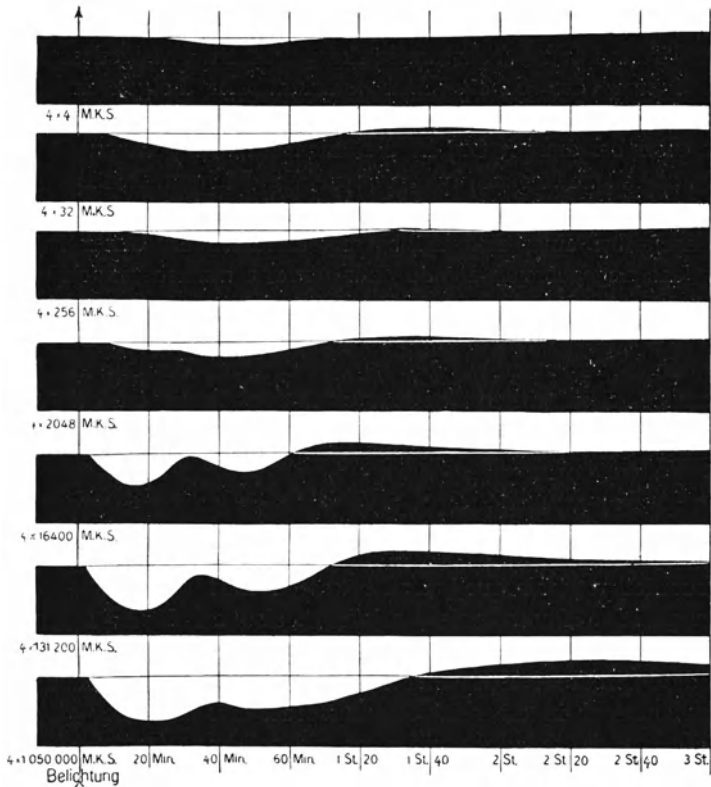


Abb. 4. Die Reaktion des Wachstums der Hypokotylen von *Helianthus globosus* auf Belichtung mit verschiedenen Lichtmengen.

Effekt überkompensieren. — Die Einwirkungsdauer des Lichtes überstieg in diesen Versuchen niemals 64 Sekunden. BLAAUW stellte nun auch verschiedene Messungen bei Dauerlicht an: Prinzipiell Neues ergab sich hierbei nicht; wiederum wurde die typische Wachstumsdepression gefunden, sie dauerte nur entsprechend länger an.

Um auch hier die Verhältnisse bei einseitiger Belichtung verstehen zu können, müssen wir uns abermals zuerst über den Strahlengang im Versuchsobjekt klar werden. Wenn man auch nach der äußeren Form

des Hypokotyls wie bei *Phycomyces* auf Zylinderlinsenwirkung schließen könnte, so dürfen wir doch die hier ganz anderen Absorptionsverhältnisse nicht außer acht lassen. Das Licht muß auf seinem Weg eine große Anzahl Zellwände durchqueren und wird dabei (durch Absorption und Reflexion) dermaßen geschwächt, daß schließlich ein erheblicher Intensitätsabfall die Folge ist. Exakte Messungen ergaben, daß die Zellen der Vorderseite  $3\frac{1}{2}$ mal mehr Licht empfangen als die der Schattenflanke. — Unter solchen Umständen ist uns die Bedeutung der Lichtwachstumsreaktion auch hier verständlich: Die stärker erhellte Flanke wird in ihrem Wachstum stärker gehemmt. Infolgedessen wächst bei *Helianthus* die *Schattenflanke* stärker. Die Folge: eine positive Krümmung.

Da man bei diesem Objekt den Lichtabfall experimentell erfassen kann, war es naheliegend, quantitative Vergleiche zwischen der Größe der Lichtwachstumsreaktion bei allseitiger und der phototropischen Krümmung bei einseitiger Belichtung anzustellen. Unter Zugrundelegung des angegebenen Lichtabfalls wurden zunächst nach einer bestimmten Versuchsdauer die *Differenzen* der Wachstumserniedrigung zweier Lichtwachstumsreaktionen festgestellt, bei denen sich die einwirkenden Lichtmengen wie  $3\frac{1}{2}$  zu 1 verhielten. Um diesen Differenzwert mußte bei einseitiger Belichtung mit der höheren der beiden Lichtquanten die Lichtflanke im Wachstum zurückbleiben. Unter Berücksichtigung der Dicke des Hypokotyls und der Länge der Wachstumszone läßt sich daraus die zu erwartende Krümmung errechnen. — Entsprechend angestellte Vergleichsversuche konnten diese Voraussetzungen so weitgehend bestätigen, als dies bei den unvermeidlichen experimentellen Fehlerquellen zu erwarten war!

Der positive Phototropismus kommt also bei *Helianthus* auf eine andere Weise zustande als bei *Phycomyces*: Beim vielzelligen Organ besteht die primäre Einwirkung in einer Wachstumshemmung, beim Sporangienträger in einer Wachstumsförderung. Da aber gleichzeitig auch die Lichtverteilung im Innern beider Organe invers verschieden ist, wird schließlich der gleiche Effekt erreicht. — Gemeinsam ist aber beiden Reaktionsformen, daß die Krümmung durch zwei Faktoren bestimmt wird: die Lichtwachstumsreaktion und die typische Lichtverteilung im Organ bei einseitiger Belichtung.

Sollte die vorgetragene Theorie allgemeine Gültigkeit beanspruchen dürfen, so mußte sich noch ein weiteres wichtiges Phänomen hier einordnen lassen: der negative Phototropismus gewisser Wurzeln. Der Beantwortung der Frage, ob dies möglich sei, widmete BLAAUW die dritte seiner Arbeiten.

Auf der Suche nach geeigneten Objekten mußte BLAAUW (3) zunächst die Erfahrung machen, daß die phototropische Empfindlichkeit der Wurzeln im allgemeinen überschätzt wird. Die meisten normalen Wurzeln

sind dem Licht gegenüber ziemlich indifferent. So war weder bei *Avena*, noch bei *Lepidium* und *Raphanus* irgendwelche Lichtkrümmung zu erzielen. All diese Wurzeln geben nun bei allseitiger Belichtung nach BLAAUWS Erfahrungen auch keine Lichtwachstumsreaktion! — Demgegenüber sind die Wurzeln von *Sinapis* deutlich negativ-phototropisch. Bei diesem Objekt ließ sich nun tatsächlich auch eine einwandfreie Lichtwachstumsreaktion bei allseitiger Belichtung feststellen, und zwar wie beim *Helianthus*-Hypokotyl eine Wachstumshemmung. Nun ist die Lichtverteilung in diesem zwar vielzelligen, aber äußerst durchscheinenden Organ ganz ähnlich wie bei *Phycomyces*; die Linsenwirkung tritt wieder in den Vordergrund und verursacht eine stärkere Erleuchtung der Schattenflanke. Wir haben also bei inverser Lichtwachstumsreaktion die gleiche Lichtverteilung wie bei *Phycomyces*. Dadurch erklärt sich

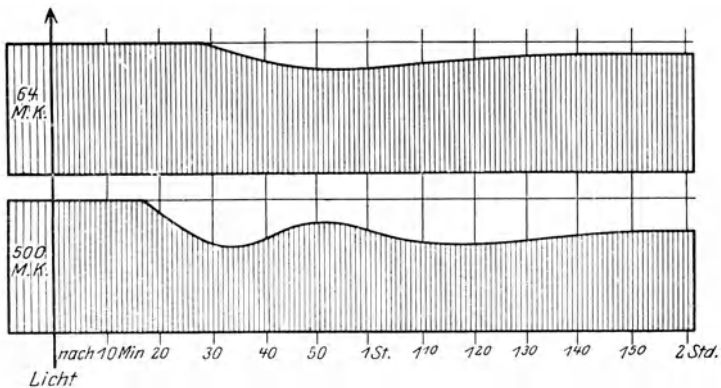


Abb. 5. Lichtwachstumsreaktion der *Sinapis*-Wurzeln bei Dauerbelichtung in 64 und 500 Mk.

ohne weiteres das Zustandekommen der beobachteten photonegativen Krümmung (Abb. 5).

Bei den Wurzeln scheinen die Dinge allerdings nicht immer so klar zu liegen wie in den von BLAAUW untersuchten Fällen. Es sei nur darauf hingewiesen, daß man bei *Zea*-Maiswurzeln vorläufig noch keinerlei Lichtwachstumsreaktion nachweisen konnte, obgleich dieses Objekt nach einer leicht zu bestätigenden Angabe von SACHS [(1), S. 807] deutlich positiv-phototropisch reagiert! Jedenfalls müssen hier ergänzende Versuche nachgeholt werden, bevor ein abschließendes Urteil möglich wird.

Am Schlusse dieser letzten Arbeit faßt BLAAUW noch einmal klar den Grundgedanken seiner Theorie zusammen (S. 187): „Die Lichtwachstumsreaktion ist die primäre, der Phototropismus die sekundäre Erscheinung, welche notwendig aus ihr erfolgt, wenn durch örtlich ungleiche Belichtung örtlich ungleiche Lichtwachstumsreaktionen entstehen.“

Wir haben nun einen Überblick über den Grundgehalt des BLAAUW-schen Werkes gewonnen und können es verstehen, daß der Forscher angesichts des fast lückenlos zusammenschließenden Beweismaterials zum Schlusse kam: „Das Problem des Phototropismus ist leer geworden.“ Andererseits ist es aber auch begreiflich, daß eine neue, in so unbedingter Form vorgebrachte Anschauung nicht widerspruchslos anerkannt werden konnte. Wir werden uns daher im folgenden mit einer ganzen Reihe von Arbeiten auseinanderzusetzen haben, die teils für, teils gegen BLAAUW Partei ergreifen.

## V.

Während BLAAUW selbst zu seinen Versuchen physiologisch mehr oder weniger (Wurzeln!) einfache Pflanzenteile gewählt hatte, wurde in der Folgezeit meist mit der Koleoptile des Hafers gearbeitet. Dieses Organ zeichnet sich zwar durch überaus große Lichtempfindlichkeit aus, ein Umstand, der seine Wahl für derartige Versuche sehr verständlich macht. Andererseits haben wir hier aber mit einer solchen Menge von physiologischen, ja schon rein optischen Komplikationen zu rechnen, daß man vielleicht besser täte, derartig unübersichtliche Objekte vorderhand noch aus dem Spiele zu lassen. Denn zweifellos sind eine ganze Reihe von Mißverständnissen und Einwänden gegen die Theorie allein auf verschiedene Tücken des gewählten Versuchsobjektes zurückzuführen, auf die wir im einzelnen noch zurückkommen werden.

Schon ganz kurz nach der ersten Arbeit BLAAUWS erschien eine Untersuchung von VOGT, in der noch ohne eingehende Bezugnahme auf die Gedankengänge des Holländers festgestellt wurde, daß auch die *Avena*-Koleoptile bei symmetrischer Beleuchtung eine Lichtwachstumsreaktion eingeht. Und zwar macht sich diese, wie bei den vielzelligen Organen BLAAUWS, in einer anfänglichen Wachstumserniedrigung bemerkbar, die von einer recht andauernden Förderung abgelöst wird. In quantitativer Hinsicht ist leider mit dieser an sich exakten und zuverlässigen Untersuchung nicht viel anzufangen, da VOGT seine Keimlinge von oben her belichtete. Nun bedingt die paraboloidartige Form der Spitze eine so komplizierte Lichtverteilung im Innern des Organs, daß ein Vergleich mit den Erscheinungen bei Beleuchtung von der Flanke her kaum durchzuführen ist. Trotzdem ist der Autor der Meinung, daß bei vielzelligen Organen die Lichtwachstumsreaktion keinerlei Erklärung für ihr phototropisches Verhalten geben könne. Irgendeine Begründung für diese Schlußfolgerung gibt VOGT nicht.

Wichtiger ist uns eine größere Arbeit von SIERP (2), der die Wachstumserscheinungen der Haferkoleoptile schon ganz unter Berücksichtigung der BLAAUWSchen Gedankengänge durchuntersucht. Er erkennt das Mißliche der VOGT-schen Beleuchtungsmethode und wählt

daher folgerichtig symmetrisches Seitenlicht. Auch SIERP konnte bei allen Lichtmengen von 40 MKS an eine deutliche Lichtwachstumsreaktion beobachten, die in einer mehr oder weniger wellenartigen Veränderung der im Dunkeln gleichförmigen Wachstumsgeschwindigkeit bestand. Die Form dieser Wellen war weitgehend von der zugeführten Lichtmenge abhängig. — Nun interpretiert SIERP seine Kurven in eigenartiger Weise: Er vermutet, daß die Belichtung eine

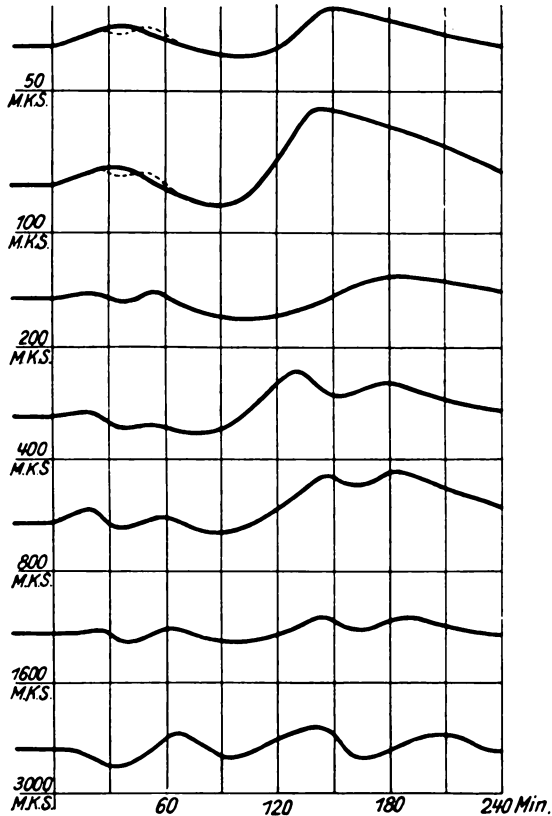


Abb. 6. Lichtwachstumsreaktionen der *Avena Koleoptile* bei verschiedenen Lichtmengen.

zweifache Wirkung auf das Wachstum seiner Pflanze ausübt: „Einmal verwandelt sie die geradlinige Wachstumskurve in eine wellenförmige.“ Ferner tritt aber auch — je nach der Lichtmenge — eine allgemeine Hemmung oder Förderung der Zuwachsgröße ein (1921, S. 137). Diese letztere Reaktion nennt SIERP die *sekundäre*. Beide Wirkungen kombinieren sich normalerweise und geben eine gemeinsame Interferenzwachstumskurve (Abb. 6). — Nun macht sich hier wieder eine seltsame Eigenschaft der Koleoptile bemerkbar: Die sekundäre



Reaktion wird nur dann ausgelöst, wenn auch die Spitze (die ja bekanntlich besonders lichtempfindlich ist) mit belichtet wird, während die primäre Erscheinung, das Welligwerden der Wachstumskurve, auch bei alleiniger Beleuchtung der Basis auftritt. Da nun die phototropische Empfindlichkeit des Organs im wesentlichen in der Spitze lokalisiert sei, käme allein die sekundäre Lichtwirkung für den Phototropismus in Betracht. SIERP nennt diese daher ausdrücklich die „*phototropische*“ Wachstumsreaktion (Abb. 7).

Um sich nun ein Bild davon machen zu können, ob diese sekundäre Wachstumsreaktion bei einseitiger Belichtung wirklich im Sinne BLAAUWS als Ursache der Lichtkrümmung gelten könne, stützt sich SIERP leider nicht auf eigene Beobachtungen des phototropischen Krümmungsverlaufs, sondern er vergleicht

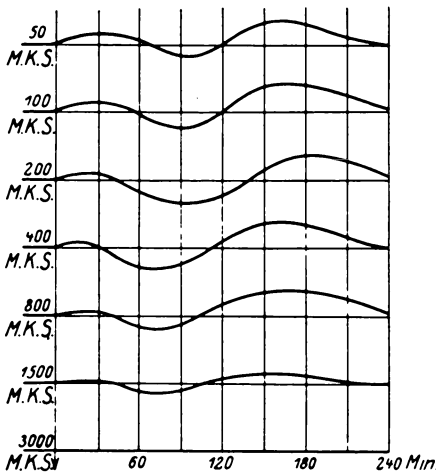


Abb. 7. Die phototropische Komponente der Lichtwachstumsreaktion bei *Avena*.

seine Zahlen mit den Ergebnissen einer Arbeit von ARISZ, in der großes Material über das phototropische Verhalten von *Avena* zusammengetragen ist. SIERP vergleicht nun die von ihm ermittelte „*phototropische*“ Wachstumsreaktion mit der Intensität und Richtung der Krümmungen, die ARISZ bei einseitiger Darbietung der gleichen Lichtmengen erhalten hatte. — Das Ergebnis dieses Vergleichs wird von SIERP durchaus zugunsten der BLAAUWSchen Theorie gedeutet: Lichtmengen, die bei allseitiger Einwirkung eine all-

gemeine Wachstumshemmung verursachen, rufen bei ARISZ positive Krümmungen hervor, während der Energiebereich, der bei einseitiger Darbietung negative Reaktionen hervorruft, symmetrisch gegeben, das Wachstum fördert.

Diese Art der Beweisführung ist nicht ganz zwingend, denn sie läßt außer acht, wie sich das Licht bei einseitigem Einfall im Innern der Koleoptile verteilt. Denn nach der BLAAUWSchen Theorie ist ja für den Ausfall der phototropischen Krümmung allein die *Differenz* der Wachstumsreaktionen auf der Licht- und der Schattenseite maßgebend! SIERP hätte mit seinem Vergleich nur dann recht, wenn in der Koleoptile das Licht so vollständig absorbiert würde, daß die Schattenflanke überhaupt kein Licht erhielte (und daher auch keine Lichtwachstumsreaktion durchmache!); ein Fall, der zweifellos nicht realisiert ist.

Nun bereitet gerade die Berücksichtigung der Absorptionsverhältnisse bei allen Arbeiten mit der Haferkoleoptile die größten Schwierigkeiten. Dieses Organ hat ja etwa die Gestalt eines Handschuhfingers, also eines oben mit paraboloidförmiger Spitze verschlossenen Hohlzylinders, und ist noch dazu vom Primärblatt erfüllt, und zwar je nach Wachstums- und Kulturbedingungen ganz verschieden weit. Wir haben also in der Basis und in der Spitze mit ganz verschiedenem Lichtabfall zu rechnen; andererseits ist allerdings nach einer erst kürzlich erschienenen Untersuchung SIERPS (3) das oberste halbe Millimeter der Spitze allein etwa 36000 mal so empfindlich wie die ganze übrige Länge der Koleoptile, so daß man vielleicht nur die Lichtverteilung in dieser Spitzzone in Betracht zu ziehen hätte. Berücksichtigt muß sie aber werden!

Die bisher besprochenen Arbeiten beschäftigen sich im wesentlichen mit der Untersuchung der Lichtwachstumsreaktion; wir vermissen überall eine verlässliche Beobachtung der Einzelheiten des „sekundären“ Phänomens, des Krümmungsverlaufs. Meist beruft man sich bei den Vergleichen auf die Ergebnisse anderer Forscher und stellt dabei höchstens fest, ob eine bestimmte Lichtwachstumsreaktion dem erwarteten Endstadium der phototropischen Krümmung entspricht oder nicht.

Diesem Mangel sucht BRAUNER (1) dadurch abzuhelpen, daß er — wieder bei *Avena* — unter möglichst gleichen Bedingungen Parallelmessungen von Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion anstellte. Er gewann so für eine Reihe von Lichtmengen und Belichtungsarten (partielle Verdunkelung usw.) stets zwei Reaktionskurven: Verlauf der Wachstums- und der Krümmungsgeschwindigkeit, die sich direkt miteinander vergleichen ließen. — Leider wurde auch bei diesen Versuchen der schon bei SIERP beanstandete Fehler nicht vermieden: BRAUNER nahm beim Vergleich seiner Kurvenpaare stillschweigend an, daß nur die belichtete Flanke eine Lichtwachstumsreaktion eingeht und die Schattenflanke dabei ihr Dunkelwachstum beibehält! Es wurde also auch hier nicht auf die komplizierte Lichtverteilung in der Haferkoleoptile Rücksicht genommen. Bei Beachtung dieses prinzipiellen Fehlers ergibt sich aus all diesen Versuchen eine typische Gesetzmäßigkeit: Es ließ sich nämlich stets dann verhältnismäßige Kongruenz zwischen Wachstums- und Krümmungskurve feststellen, wenn durch die Belichtungsbedingungen — unbewußt — dafür Sorge getragen war, daß die Schattenflanke möglichst vom Lichtgenuß ausgeschlossen blieb. Dies wurde erreicht 1. durch kurzdauernde, verhältnismäßig schwache Belichtung oder 2. durch Verdunkelung der Spitze. In diesem letzteren Falle kommt ja nur die Basis mit ihrem erheblich größeren Lichtabfall für die Perzeption in Frage! Als Beleg führe ich die beiden Versuchsserien 3 und 4 (1922, S. 518—523) an. Bei 3 wurde der Keimling mit 12,8 MK Dauerlicht voll beleuchtet. Krümmungs- und Wachstumskurve

entsprechen sich hier so gut wie gar nicht (Abb. 8). In 4 wurde unter sonst gleichen Versuchsbedingungen die Spitze der Koleoptile 10 mm weit verdunkelt. Nunmehr stimmten die beiden Kurven recht befriedigend miteinander zusammen:

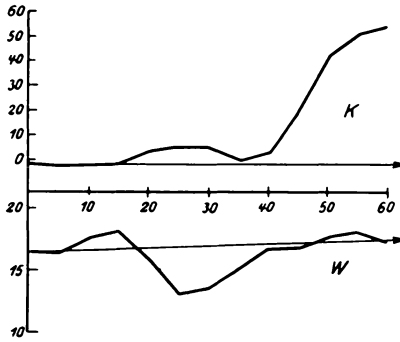


Abb. 8.

$K$  = Krümmungsgeschwindigkeit.  
 $W$  = Wachstumsgeschwindigkeit.

Merkwürdigerweise wurde von den Kritikern der BRAUNERSchen Arbeit diesem Umstand gar keine Beachtung geschenkt. Man begnügte sich mit der bloßen Feststellung, daß eine Spiegelbildlichkeit von Krümmungs- und Wachstumskurve nicht in allen Fällen nachzuweisen ist, und schließt daraus, daß Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus zwei wesensverschiedene Phänomene sind (GUTTENBERG, 1923, S. 554, PISEK, S. 488)! Man vergißt dabei, um es noch einmal zu betonen, die wichtige Tatsache, daß für den Phototropismus eines Organes die Lichtwachstumsreaktion seiner Lichtflanke

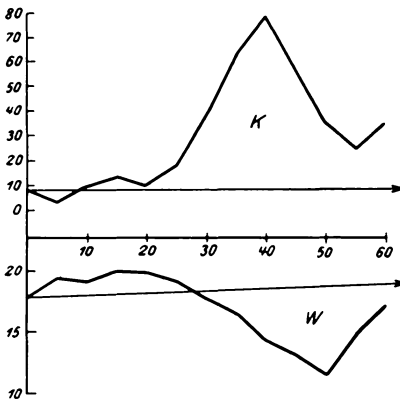


Abb. 9.

$K$  = Krümmungsgeschwindigkeit.  
 $W$  = Wachstumsgeschwindigkeit.

nur dann *allein* maßgebend ist, wenn die Schattenflanke von der Beleuchtung vollkommen ausgeschlossen bleibt. Da dieser Fall niemals vollkommen erfüllt sein wird, hat man praktisch stets mit der *Differenz* der Reaktionen beider Flanken zu rechnen.

Etwa gleichzeitig mit der BRAUNERSchen Arbeit erschien ein „Beitrag zur quantitativen Analyse des Phototropismus“ von LUNDEGÄRDH. Dieser Forscher geht ebenfalls von der Voraussetzung aus, daß zu einer Kritik der BLAAUWSchen Theorie genaueste Kenntnis des Krümmungsverlaufs notwendig sei. Leider verschafft er sie sich — trotz hochentwickelter Versuchstechnik (photographische Registrierung!) — nur in sehr unvollkommenem Maße, denn er begnügt sich damit, den Verlauf der Reaktion in Stundenintervallen aufzunehmen. Daß sich dabei alle Feinheiten des Vorganges der Beobachtung entziehen, leuchtet

aus. Man begnügt sich mit der bloßen Feststellung, daß eine Spiegelbildlichkeit von Krümmungs- und Wachstumskurve nicht in allen Fällen nachzuweisen ist, und schließt daraus, daß Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus zwei wesensverschiedene Phänomene sind (GUTTENBERG, 1923, S. 554, PISEK, S. 488)! Man vergißt dabei, um es noch einmal zu betonen, die wichtige Tatsache, daß für den Phototropismus eines Organes die Lichtwachstumsreaktion seiner Lichtflanke nur dann *allein* maßgebend ist, wenn die Schattenflanke von der Beleuchtung vollkommen ausgeschlossen bleibt. Da dieser Fall niemals vollkommen erfüllt sein wird, hat man praktisch stets mit der *Differenz* der Reaktionen beider Flanken zu rechnen.

ein, wenn man bedenkt, daß beim (auch hier wieder benutzten) Hafer die einzelnen Reaktionsphasen selten länger als eine halbe Stunde andauern. — Andererseits wird hier aber zum ersten Male die Lichtverteilung in der Koleoptile mitberücksichtigt. LUNDEGÄRDH nimmt eine Schwächung des Lichtes beim Durchgang durch die Keimlingsspitze um  $\frac{9}{10}$  an. Die wirksamen Lichtintensitäten auf der Licht- und Schattenseite würden sich demnach wie 10 : 1 verhalten. Weit stärker ist, wie schon auseinandergesetzt, die Absorption in der Basis. Hier müssen wir mit einem Intensitätsunterschied von 20 : 1 bis 50 : 1 rechnen. Da aber andererseits ja die Spitze hauptsächlich maßgebend für die Reaktion ist, wird man sich bei derartigen Vergleichen vor allem an das hier herrschende (allerdings nur ungenau bestimmbare) Lichtgefälle halten müssen.

Zum Vergleich mit seinen Krümmungsbildern benutzt LUNDEGÄRDH nun nicht etwa die entsprechenden Wachstumsreaktionen bei symmetrischer Beleuchtung, sondern die Zuwachsveränderungen, die die Koleoptile während der Krümmung selbst erfährt! Er glaubt, daß die so erhaltenen Werte den bei antagonistischer Belichtung zu erwartenden entsprechen müßten (1922, S. 34). Dem dürfte zu widersprechen sein; denn der Gesamtzuwachs eines sich krümmenden Organs ist begrifflicherweise die Resultante des Flankenwachstums, also ein Mittelwert aus der Lichtwachstumsreaktion bei der hohen Intensität

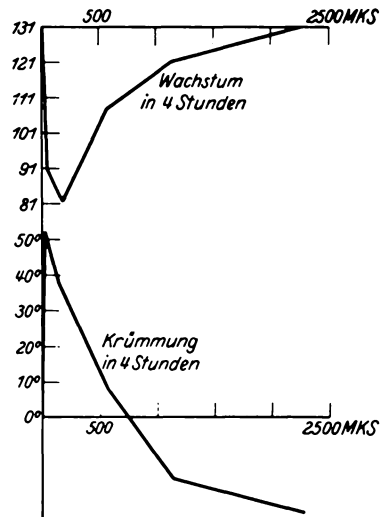


Abb. 10. Wachstumskurve und Krümmungskurve bei steigender einseitiger Beleuchtung.

der Licht- und der niederen der Schattenseite. Zu einem einwandfreien Vergleich müssen wir aber die reinen Wachstumswerte der beiden Flanken im einzelnen kennen. Und diese werden sich wohl nicht anders als durch allseitige Belichtung mit den beiden in Frage kommenden Lichtmengen ermitteln lassen! Und selbst dann bliebe noch der Fehler unberücksichtigt, der sich aus der Summierung des direkt auffallenden Lichtes mit dem von der Gegenseite her durchdringenden ergeben muß. —

Trotz dieses Mangels bekommt LUNDEGÄRDH überraschend symmetrische Kurven, wenn er nach vierstündiger Versuchsdauer bei verschiedenen Lichtmengen den erreichten Krümmungsgrad mit dem Gesamtzuwachs während der Krümmung vergleicht (Abb. 10). Was LUNDEGÄRDH daher bestimmte, seine Ergebnisse als Widerlegung der BLAAUWSchen Theorie zu deuten, ist mir nicht recht klar geworden.

Nicht viel Gutes weiß auch v. GUTTENBERG (1922/23) über BLAAUW zu sagen, obwohl er durch seine eigenen Untersuchungen schließlich lauter Stützen für die Theorie baut. Vor allem scheint ihm das Phänomen der Reizleitung, wie wir es z. B. bei allen Paniceen antreffen, unvereinbar mit den Voraussetzungen BLAAUWS. Nach der bisher geltenden Schulmeinung besteht nämlich bei diesen Gräsern eine strenge Trennung von Perzeptions- und Reaktionszone: Die Koleoptile soll allein befähigt sein, den Lichtreiz aufzunehmen, während die Krümmungsbewegung vom Epikotyl ausgeführt wird. — Belichtet man nur das letztere einseitig, so bleiben Krümmungen aus. Andererseits konnte aber FITTING schon vor Jahren zeigen, daß allseitige Belichtung des Epikotyls sein Wachstum hemmt. Wir hätten hier also den Fall, daß ein Organ eine Lichtwachstumsreaktion zeigen kann, ohne phototropisch empfindlich zu sein! BLAAUW suchte die Sache durch die Annahme zu erklären, daß in dem sehr durchscheinenden Gewebe kein genügender Lichtabfall zustande kommen könne, um eine Differenz zwischen den Lichtwachstumsreaktionen der beiden Flanken hervorzurufen. Bei Belichtung der erheblich kompakteren Koleoptile würde dagegen die nötige Lichtabsorption erzielt. Die hier erreichte Helligkeitsdifferenz soll sich nun entweder rein optisch nach unten hin fortpflanzen; oder es könnten in der Koleoptile infolge des Lichtabfalls irgendwelche chemische Differenzen entstehen, die dann ihrerseits die Reizleitung in Gang bringen (1918, S. 186). — GUTTENBERG ist nun der Ansicht, daß BLAAUW mit einer solchen Annahme den Boden seiner eigenen Theorie verläßt. Würde nämlich Reizleitung zugeben, „so müßte man eine ‚Licht‘wachstumsreaktion im ‚Dunkeln‘ zugestehen (1922, S. 188). — Soweit ich die BLAAUWSchen Arbeiten übersehe, wird darin nirgends behauptet, daß der Phototropismus stets ohne Mitwirkung von Reizleitung zustande kommen müsse. Es handelt sich doch immer nur um das eine: Ist die Wachstumsreaktion die primäre Erscheinung oder wird durch einseitige Belichtung ein besonderer tropistischer Zustand geschaffen? — Betrachten wir nun von diesem Standpunkt aus das Reizleitungsphänomen bei den Gräsern: Nach den zahlreichen Untersuchungen seit BOYSEN-JENSEN können wir wohl als sicher annehmen, daß es sich dabei im wesentlichen um eine gerichtete Diffusion irgendwelcher mehr oder weniger hypothetischer Stoffe von einem „Perzeptions“- nach einem „Reaktionsgebiet“ handelt. Der Reiz könnte nun auf mehrfache Weise in diesen Diffusionsvorgang eingreifen: Entweder beeinflußt er vielleicht die Reizstoffe selber, fördernd oder hemmend; oder er wirkt möglicherweise durch Permeabilitätsveränderungen auf die Wegsamkeit der Diffusionsbahn ein. Liegen die Dinge wirklich so, wie es uns nach den Untersuchungen von SEUBERT und SÖDING recht glaubhaft erscheint, daß die Koleoptilspitze auch im reizlosen Zustand dauernd wachstumsfördernde

Stoffe nach der Basis herabsendet, so könnte man ohne weiteres zur alten PÁALSchen Ansicht zurückkehren, daß das Licht diese Förderstoffe zerstört (1918, S. 448). Wirkt das Licht symmetrisch ein, so ist auch die Vernichtung der „Hormone“ eine symmetrische, die Folge muß eine Lichtwachstumsreaktion sein, eine allgemeine Depression der Wachstumsgeschwindigkeit. Belichtet man einseitig, so schädigt man die Hormone asymmetrisch, auf der Lichtflanke stärker als auf der Schattenseite. Infolgedessen muß die Lichtflanke im Wachstum zurückbleiben, während die Schattenseite von den hier weniger angegriffenen Reizstoffen nach wie vor gefördert wird. So käme die tropistische Krümmung zustande. — Um die Lokalisation der Lichtempfindlichkeit in der Koleoptilspitze zu verstehen, müßte man noch annehmen, daß die Hormone hier an ihrer Bildungsstätte in statu nascendi leichter angreifbar sind als auf der Diffusionsbahn. Und daß die einmal induzierten Differenzen während der Wanderung der Reizstoffe sich nicht durch diffuse Ausbreitung verlieren, mag daran liegen, daß der Filtrationswiderstand wegen der Längsstreckung der Zellen in der Längsrichtung des Organs erheblich geringer sein muß als senkrecht dazu.

Daß das Epikotyl auf allseitige Belichtung mit einer Lichtwachstumsreaktion antwortet, steht in keinem Widerspruch zur eben vorgebrachten Annahme: Wir müssen bedenken, daß dieses Organ zweifellos auch selbständig (ohne Mitwirkung der Hormone) Lichtreize perzipieren kann. Daß es dennoch auf einseitiges Licht nicht phototropisch reagiert, liegt, wie schon auseinandergesetzt, an seinem geringen Lichtabsorptionsvermögen. (Vgl. dazu auch WENT-BAKKER, 1924.)

GUTTENBERG schreibt ferner (1922, S. 190): „Bei den Laubblättern mit Gelenkpolstern wäre BLAAUW schließlich gezwungen, seine Theorie auch auf Variationsbewegungen auszudehnen.“ — Nun konnte BRAUNER (2) wahrscheinlich machen, daß der Phototropismus der Blattgelenke von *Phaseolus* tatsächlich durch die BLAAUWSche Theorie verstanden werden kann. Bei allseitiger Belichtung zeigen diese Gelenke

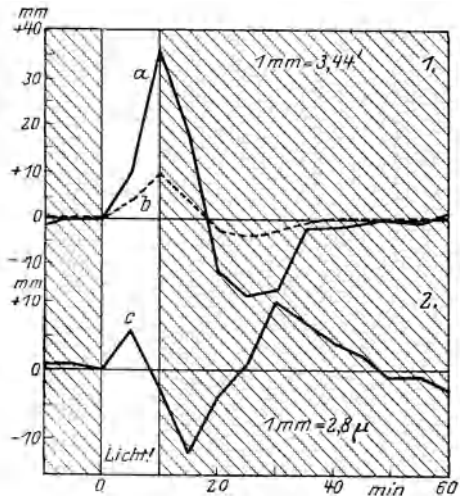


Abb. 11. 1 = Krümmungsreaktion.  
2 = Turgorreaktion.  
(a u. b = die beiden Komponenten:  
Krümmung u. Torsion.)

nämlich eine „Lichtturgorreaktion“, die der entsprechenden Krümmung bei einseitigem Lichteinfall mehr oder weniger kongruent ist; positiver Bewegung entsprach eine Verkürzung des Gelenks, negativer eine Verlängerung (Abb. II).

Ferner wäre zum GUTTENBERGSchen Einwand noch folgendes zu sagen: Auch alle übrigen Reaktionen, von denen bisher hier die Rede war, sind in ihrer ersten Phase Variationsbewegungen, denn bekanntlich werden ja Wachstums- und Krümmungsvorgänge durch Turgorverschiebungen eingeleitet, und erst nachträglich durch Veränderungen der Zellmembranen fixiert. Die Lichtwachstumsreaktion scheint demnach stets in erster Linie eine Lichtturgorreaktion zu sein. Ob diese dann durch Wachstumsvorgänge erhalten bleibt oder nicht, ist eine sekundäre Frage.

Einen recht gewichtigen Vorstoß gegen die BLAAUWSche Theorie unternahm erst kürzlich PISEK. Er beobachtete unter bestimmten Bedingungen (Belichtung des obersten Millimeters der Spitze mit  $20 \text{ MK} \times 12''$ ) nach dreistündiger Versuchsdauer eine Krümmung seiner Haferkeimlinge um  $90^\circ$ . Nun berechnet er unter Berücksichtigung der Koleoptildicke die Längendifferenz zwischen Licht- und Schattenflanke, die eine derartige Krümmung herbeiführen muß. Er findet so unter Annahme einer Krümmungszone von 16 mm Länge das notwendige Wachstumsdefizit mit 2 mm. Um diesen Betrag muß also die Lichtflanke im Wachstum zurückgeblieben sein. Nun untersucht er, ob symmetrische Belichtung unter sonst gleichen Versuchsbedingungen tatsächlich eine Gesamtwachstumshemmung von dieser Größenordnung hervorrufen kann. Denn das mußte man erwarten, wenn die BLAAUWSche Theorie hier gilt. — Die PISEKschen Messungen ergaben nun merkwürdigerweise, daß der Gesamtzuwachs der Keimlinge durch die Belichtung überhaupt nicht beeinflusst wurde: Die Lichtpflanzen wuchsen während der dreistündigen Versuchsdauer durchschnittlich um 2,1 mm, die Dunkelkontrollen etwa um 2,2 mm. PISEK mußte nun begreiflicherweise auf Grund solcher Befunde zu einer Ablehnung der Theorie kommen.

Ohne die Exaktheit der Versuche dieses Autors anzweifeln zu wollen, muß uns an seinen Zahlen doch eines auffallen: der abnorm niedrige Wachstumswert seiner Dunkelkeimlinge. Ich berechne aus den vorliegenden Angaben nämlich eine Wachstumsgeschwindigkeit von nur  $12,2 \mu$  pro Minute, während man in der Literatur für gleichlange Koleoptilen Werte um  $20 \mu$  herum angegeben findet (VOGT, S. 206/7, BRAUNER u. a.). Die PISEKschen Versuchspflanzen scheinen sich demnach in recht ungünstiger Verfassung befunden zu haben<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Daß PISEK nicht das Wachstum der ganzen Koleoptillänge mißt, sondern nur das der obersten 14 mm, ändert nichts an seinen Zahlen, denn sie umfassen ja den gesamten wachstumsfähigen Teil des Organs!

Dem mag es vielleicht zuzuschreiben sein, daß sich hier bei Belichtung keine meßbare Wachstumsreaktion nachweisen ließ. Denn aus ganz ähnlichen Messungen SIERPS und BRAUNERS können wir entnehmen, daß symmetrische Spitzenbeleuchtung mit fast der gleichen Energiemenge eine recht beträchtliche Depression des Gesamtwachstums verursacht. SIERP [(2), S. 157, Versuch 3] schildert z. B. einen sehr gut vergleichbaren Versuch, in dem er die Spitze von Haferkoleoptilen 1,2 mm weit einer antagonistischen Belichtung mit 200 MKS (25 MK in 8'') unterzog. Ich habe nun aus den Zahlenangaben dieser Messung durch Addition der einzelnen Wachstumsgeschwindigkeiten erstens den Gesamtzuwachs der belichteten Keimlinge während dreier Stunden berechnet, und zweitens aus der Anfangsgeschwindigkeit vor Beginn der Reaktion auch den Zuwachs, der nach der gleichen Zeit ohne die Belichtung zu erwarten gewesen wäre. (Hierbei wurde eine durch die große Periode bedingte stündliche Beschleunigung der Wachstumsgeschwindigkeit um 5 vH. mit in Rechnung gesetzt.) — Ich erhalte so für die Dunkelpflanzen den Wert 1458 (Mikrometereinheiten) und für die Lichtpflanzen die Größe 1106. Daraus ersehen wir aber eine nicht unerhebliche Depression des Dunkelzuwachses durch das Licht! Die Wachstumsdifferenz beträgt mit 352 Einheiten immerhin 24 vH.!

Ganz ähnliche Werte lassen sich auch aus einem Versuch BRAUNERS berechnen (1922, S. 533), der mit der Tabelle 6 bei PISEK vergleichbar ist (1926, S. 495). Während BRAUNER bei 2 mm-Spitzenbelichtung mit 50 000 MKS (in 18' 15') schon nach anderthalb Stunden eine Erniedrigung des Gesamtzuwachses um 15 vH. beobachten konnte, ohne daß die Wachstumskurve irgendwelche Anzeichen für einen nunmehr zu erwartenden Anstieg erkennen ließ, ergab sich im PISEKschen Versuch mit 36 000 MKS (in 30) wiederum nicht die geringste Differenz!

Diese Gegenüberstellung ruft immerhin Bedenken wach, ob sich bei PISEKS Messungen und Berechnungen nicht irgendein zunächst noch schwer zu übersehender Fehler mit eingeschlichen hat. Es erscheint ja schon merkwürdig, daß PISEK eine völlige Sistierung des Wachstums seiner Lichtkeimlinge voraussetzen muß, wenn sich die errechnete Wachstumsdifferenz von 2 mm ergeben soll! (Seine Dunkelkeimlinge wuchsen ja während der Versuchszeit überhaupt nur um 2,2 mm!) — Immerhin steht hier vorläufig Angabe gegen Angabe. Doch wird PISEK seine Messungen noch erweitern und die aufgezeigten Widersprüche aufklären müssen, bevor wir im Verhalten der Haferkoleoptile einen Beweis gegen die BLAAUWSche Theorie zu sehen haben.

JOST (Lehrb. 1923, S. 416) meint, daß „irgendeine Übertragung der BLAAUWSchen Theorie“ auf die lokomotorischen Bewegungen „ganz ausgeschlossen“ sei. — Da möchte ich auf eine Untersuchung METZNERS (1923) über die Bewegungsmechanik der *Farn*-Spermatozoiden hinweisen. METZNER konnte in dieser Arbeit zeigen, wie die Reizreaktionen der



polyciliaten *Adiantum*-Spermatozoiden zustande kommen: Reize, die anlockend wirken, beschleunigen die Cilienbewegung (Perzeptionsorgane sind die Geißeln selbst!). Die Reaktionszeit beträgt dabei etwa 0,1". Wirkt der Reiz von vorn oder allseitig auf das Spermatozoid ein, so wird dadurch nur die Fortbewegungsgeschwindigkeit erhöht. Dieser Fall wäre mit der „Wachstumsreaktion“ bei den Tropismen zu vergleichen. — Trifft der Reiz die Zelle von der Seite her, so werden nur die der Reizquelle zugewandten Geißeln beeinflußt. Nun müssen wir uns daran erinnern, daß die Farnspermatozoiden bei ihrer Vorwärtsbewegung um ihre Längsachse rotieren, und zwar etwa 4—5mal pro Sekunde. Dadurch wird während der Reaktionszeit (0,1") die gereizte Flanke um 180° gedreht, die Reaktion erfolgt daher erst im „Reizschatten“. Die Folge: eine Wendung zur Reizquelle hin. — Ganz entsprechend wirken abstoßende Reize hemmend auf die Geißelbewegung.

Dieser Mechanismus erinnert etwas an die Verhältnisse bei *Phycomyces*, wo wir die Reaktion ebenfalls auf die reizabgewandte Flanke hinverlegt sahen.

Sollten sich die METZNERschen Befunde bestätigen, so wäre uns damit eine recht gangbare Brücke zwischen Tropismen und Taxien geschaffen. Dann stünde auch einer Übertragung der BLAAUWSchen Theorie auf die lokomotorischen Bewegungen kein Hindernis mehr im Wege.

## VI.

Es war nicht meine Absicht, in diesen Zeilen eine vollständige Bibliographie der BLAAUWSchen Theorie zu geben. Ich hielt es für zweckmäßiger, an Hand einiger wichtiger Arbeiten die Grundprobleme zu erörtern, denen wir stets wieder begegnen werden, wenn wir das *Für* und *Wider* der Theorie durchdenken. — Ich habe auch von einer Behandlung der Frage Abstand genommen, ob sich die BLAAUWSchen Gedankengänge auch auf andere Tropismen übertragen lassen. Denn dazu sind, wie ich glaube, unsere Erfahrungen noch zu gering. Vor allem wird davor zu warnen sein, den Geotropismus mit in Diskussion zu ziehen, solange wir nicht mehr vom Wesen der Schwereperzeption wissen. Denn schon die rein physikalischen Unterschiede zwischen elektromagnetischer Strahlung und Massenwirkung sind zu groß, als daß wir hier irgendwelche physiologische Parallelerscheinungen erwarten dürften.

JOST schließt seine Betrachtungen über die BLAAUWSche Theorie mit den Worten: „Bewiesen ist sie nicht!“ — Wir haben uns von den großen Schwierigkeiten überzeugen müssen, die einer unangreifbaren Beweisführung entgegenstehen. Darum wollen wir aber auch die Tatsache nicht zu gering werten, daß die Theorie bis heute unwiderlegt geblieben ist.

## Literatur.

- ARISZ, W. H.: Recueils des travaux bot. Néerl. 12. 1915.  
BLAAUW, A. H. (1): Zeitschr. f. Botanik 6. 1914.  
— (2): Ebenda. 7. 1915.  
— (3): Meded. Landbouwhoogeschool 15. 1918.  
BOYSEN-JENSEN, P.: Ber. d. dtsh. bot. Ges. 31. 1913.  
BRAUNER, L. (1): Zeitschr. f. Botanik. 14. 1922.  
— (2): Ber. d. dtsh. bot. Ges. 42. 1924.  
BUDER, J.: Ebenda. 36. 1918.  
DE CANDOLLE, A. P.: *Physiol. végétale*. Paris. 1832.  
DILLEWIJN, C. van: Proc. v. de kon. acad. v. wetensch. (Amsterdam) 28. 1925.  
FITTING, H.: *Jahrb. f. wiss. Botanik* 45. 1907.  
GUTTENBERG, H. v. (1): *Beitr. z. allg. Botanik* 2. 1922.  
— (2): 2. 1923.  
JOST, L. in BENECKE-JOST: *Pflanzenphysiologie*. 2. 1923.  
KONINGSBERGER, V. J. (1): *Recueils des travaux bot. Néerl.* 19. 1922.  
— (2): 20. 1923.  
LUNDEGÅRDH, H.: *Arkiv f. botanik* 18. 1922.  
METZNER, P.: *Beitr. z. allg. Botanik* 2. 1923.  
PÁAL, A.: *Jahrb. f. wiss. Botanik* 58. 1918.  
PINKHOF, M.: Proc. v. de kon. acad. v. wetensch. (Amsterdam). 27. 1924.  
PISEK, A.: *Jahrb. f. wiss. Botanik* 65. 1926.  
RENNER, O.; *Zeitschr. f. Botanik* 14. 1922.  
SACHS, J. (1): *Lehrbuch*. 4. Aufl. 1874.  
— (2): *Vorlesungen*. 2. Aufl. 1887.  
SEUBERT, E.: *Zeitschr. f. Botanik* 17. 1925.  
SIERP, H. (1): *Ebenda* 10. 1918.  
— (2): *Ebenda* 13. 1921.  
— (3): *Jahrb. f. wiss. Botanik* 65. 1926.  
SÖDING, H.: *Ebenda* 64. 1925.  
ÚLEHLA und MORÁVEK: *Preslia*. 2. 1922.  
VOGT, E.: *Zeitschr. f. Botanik* 7. 1915.  
WENT, F. A. F. C.: (Communication on Miss A. BAKKER's Investigations.)  
*Proc. v. de kon. acad. v. wetensch. (Amsterdam)* 27. 1924.

# Die Georeaktionen der Pflanze.

Von WALTER ZIMMERMANN, Tübingen.

Mit 23 Abbildungen.

## I. Einleitung.

Georeaktionen, d. h. Reizwirkungen der Schwerkraft, sind in der erdgebundenen Pflanzenwelt außerordentlich weit verbreitet. Mindestens bei den „höheren“ Pflanzen, den Gefäßpflanzen, ist es eine Ausnahme, wenn ein Individuum oder ein Organ nicht zeitweise irgendwie auf die Schwerkraft reagiert. Höchst mannigfaltig sind dabei diese Georeaktionen! Nicht nur die parallele, lotrechte Stellung der Stämme unserer Wälder, nicht nur das Abwärtswachsen der Wurzeln geht auf die Angriffsrichtung der Schwerkraft zurück. Auch die Seitenäste, die Blätter und ähnliche Organe nehmen einen ganz bestimmten Winkel zur Lotrechten ein, den die Schwerkraft bestimmt; bei ungleichem Dickenwachstum von horizontalen Zweigen, bei Drehungen und zahlreichen anderen Bewegungen der Blüten und Blätter — fast überall wirkt hier und in vielen anderen Fällen die Schwerkraft mit.

Allen diesen Wirkungen der Schwerkraft ist eines gemeinsam: ein Einfluß auf die Gestaltung der Pflanzenform, und unter diesem Gesichtspunkt ist die Erforschung der Georeaktionen ein Teil der Entwicklungsphysiologie.

Eine kleine Anzahl von Georeaktionen werden auch üblicherweise als „Barymorphosen“ von dieser Disziplin behandelt. Andere Georeaktionen — vor allem die durch ihre Schnelligkeit ins Auge fallenden Krümmungsbewegungen — pflegt man als Geotropismus oder als Anhängsel an den Thigmotropismus unter „Reizphysiologie“ zu betrachten.

Zumal in letzter Zeit die Befruchtung reizphysiologischer Probleme durch entwicklungsphysiologische Ideen unverkennbar ist — ein Hinweis auf BLAAUWS Phototropismuslehre mag als Beleg genügen —, dürfte der Versuch, die Georeaktionen einheitlich unter dem entwicklungsphysiologischen Gesichtspunkt zu behandeln, lohnen.

Als entwicklungsphysiologische Aufgabe liegt uns das Problem vor, den Kausalnexus zwischen der Schwerkraftwirkung und der dazugehörigen Gestaltsänderung der Pflanze aufzudecken. Wir dürfen uns dabei nicht mit der laxen — aber leider vielfach üblichen — Formulierung dieses Kausalverhältnisses begnügen, wie: Die Schwerkraft „be-

wirkt“, „induziert“ irgendeine Georeaktion, sie „spielt mit“ und dergleichen. Wir müssen versuchen, ganz scharf die Frage anzupacken:

a) Schafft die Schwerkraft eine Asymmetrie, die ohne ihre Einwirkung nicht eingetreten wäre? Oder mit anderen Worten: Schafft und richtet die Schwerkraft eine sonst fehlende Polaritätsachse<sup>1)</sup>? Gehört die Schwerkraft zu den formativ wirkenden Faktoren?

b) Wirkt die Schwerkraft nur allgemein als „tonischer“ Reiz, der höchstens eine anderweitig gerichtete Polaritätsachse verdeutlicht bzw. abschwächt? Oder der als sonstiger nichtrichtender Faktor bei einer Reaktion mitspielt?

Immer aber wird namentlich bei entwicklungsphysiologischer Betrachtung deutlich werden, daß die Schwerkraft nur ein Faktor beim betrachteten Geschehen ist, neben dem außerordentlich zahlreiche andere Faktoren mitbestimmen. Die „tropistische“ Rolle, die die Schwerkraft in den unter a) aufgeführten Fällen spielt, ist aber deshalb so augenfällig, weil — praktisch genommen — nur sehr wenige Faktoren die Symmetrie einer Pflanze bestimmen. Außer der Schwerkraftrichtung kommen fast nur das Licht und autonome Symmetrieverhältnisse der Pflanze als symmetrieschaffende Faktoren in Frage.

Die weitere Aufgabe (nachdem wir die beteiligten Faktoren kennen gelernt haben) ist es, den Prozeß zu verfolgen, den diese Reizfaktoren im Inneren der gereizten Pflanze auslösen. Es ist uns ja dank den Untersuchungen namentlich von FRANK, SACHS und PFEFFER heute fast eine Selbstverständlichkeit geworden, daß sich der Kausalzusammenhang zwischen der Schwerkraft und der sichtbaren Georeaktion in Form eines Auslösungsprozesses, einer *Reizreaktionskette*, abspielt. Gerade die Georeaktionsforschung war ja bahnbrechend für die Erkenntnis der Reizprozesse als Auslösungsprozesse.

Die vorliegende Schrift will eine Gesamtdarstellung unserer wesentlichsten Kenntnisse von den Georeaktionen nach dem derzeitigen Wissensstand geben. Naturgemäß sind die neueren Untersuchungen etwas stärker berücksichtigt als ältere, bereits in den klassischen Lehr- und Handbüchern ausgiebig dargestellte<sup>2)</sup>. Ich hielt es nicht für unzweckmäßig, auch eine Reihe von eigenen unpublizierten Untersuchungsergebnissen in den Text hineinzuarbeiten, soweit sie eine Abrundung unserer Kenntnisse von den Georeaktionen bedeuten.

Nun noch ein paar Worte zur *Darstellungsweise!* Die Ergebnisse über Georeaktionen erscheinen zunächst vielfach aus einem rein äußerlichen Grunde so widerspruchsvoll, weil sie mit einer wechselnden und selten scharf definierten Nomenklatur gegeben sind. Ich habe mich auch hier bemüht, diesem Mißstand zu steuern:

1. Durch eine möglichst strenge *Sonderung* der experimentellen

<sup>1)</sup> Polarität wird hier und in der ganzen Schrift im Sinne einer Achse mit zwei ungleichen Polen gebraucht.

<sup>2)</sup> Es sei hinsichtlich der von 1900 zurückliegenden Daten auch auf die historische Darstellung von SCHÖBER verwiesen.

realen Daten einerseits, sowie der begrifflichen und nomenklatorischen Problematik andererseits.

2. Durch *Definitionen* der mißdeutbaren Begriffe und Ausdrücke. Alle Definitionen machen keineswegs den Anspruch, die einzig möglichen zu sein, sondern sie sollen nichts weiter bedeuten, als die Begriffsumgrenzung, innerhalb der ich das betreffende Wort benutze.

Um jedoch den Text nicht mit einer langatmigen nomenklatorischen Einleitung belasten zu müssen, gehe ich bei allen Georeaktionen zunächst von einem „*Typus*“ aus. Als Typus wähle ich im allgemeinen eine Georeaktion, bei der meines Erachtens die betreffenden Erscheinungen besonders eingehend untersucht oder besonders leicht darstellbar sind: z. B. beim Geotropismus die „positiv geotropischen“ Bewegungen der *Vicia Faba*-Wurzeln. Natürlich soll der Typus auch hier keine Schablone, sondern nur ein praktisches Hilfsmittel sein, um einmal festen Boden unter den Füßen zu haben. Eine — an sich berechnigte — Auffassungsdifferenz, ob man wohl diese oder jene Georeaktion als Typus wählen könne, scheint mir darum unwesentlich.

Ausgehend vom Typus werde ich dann die Fälle aufzählen, die mir dem Typus so ähnlich erscheinen, daß ich die gleiche Bezeichnung für sie wählen werde. Am Schlusse der Arbeit (S. 234) findet sich eine Zusammenstellung der Definitionen.

Nur eine begrifflich-nomenklatorische Schwierigkeit sei vorweggenommen, da wir ohne Typusbesprechung wiederholt und an entscheidenden Punkten zu ihr Stellung nehmen müssen. Es handelt sich um den *Autonomie*-begriff<sup>1)</sup>. Ich verwende diesen Begriff im Sinne von PFEFFER (z. B. 1904 S. 379) für Vorgänge, „die bei völliger Konstanz der Außenbedingungen durch die Eigentätigkeit des Organismus vollbracht werden“. In diesem Sinne wird der Begriff ja auch heute allgemein verwendet (z. B. von JOST [5]) neuerdings unter dem Synonym „*Endonomie*“).

Unterschiedlich wird aber der Begriff „*autonom*“ gehandhabt hinsichtlich des Zeitabschnittes, innerhalb dessen die Außenbedingungen konstant bleiben müssen, damit wir von einer Autonomie sprechen können. In der Theorie sind sich wohl die meisten Physiologen einig, daß wir eine Konstanz seit dem embryonalen Zustand der betreffenden Pflanze nachweisen müssen — also bei den hauptsächlich in Frage kommenden Blütenpflanzen etwa seit dem Entwicklungsbeginn der Eizelle. Ich werde im folgenden „*autonom*“ nur in diesem engeren Sinne verwenden: wenn sich also der betreffende Prozeß abspielt auch unter völliger Konstanz der Außenbedingungen seit dem Entwicklungsbeginn der Eizelle (bzw. einer analogen Keimzelle).

In der Praxis hat man jedoch meist den Autonomiebegriff viel weiter gefaßt und auf Fälle ausgedehnt, bei denen die Konstanz der Außenbedingungen nur innerhalb einer bestimmten Zeit (etwa der wenigen Stunden oder Tage des betreffenden Versuchs) gewahrt blieb. Für solche „*autonomen*“ (im weiteren Sinne) Vorgänge werde ich die Bezeichnung „*inhärent*“<sup>2)</sup> verwenden. Diese Unterscheidung ist notwendig, weil

<sup>1)</sup> Vgl. die näheren Ausführungen S. 234 u. 237.

<sup>2)</sup> Die Begriffsunterscheidung „*autonom*-*inhärent*“ ist nicht neu. Das vorliegende Problem berührt sich ja auch eng mit anderen entwicklungsphysiologischen Problemen, z. B. dem der Rhythmik usw. Die Begriffsgrenze „*autonom*-*inhärent*“ deckt sich darum auch größtenteils mit ähnlichen entwicklungsphysiologischen Begriffsgrenzen, z. B. derjenigen zwischen „*spezifischer Struktur und innerer Bedingung*“ nach KLEBS (2)

wir Georeaktionen kennen lernen werden, die vielfach als „autonom“ im weiteren Sinne bezeichnet worden sind, für die aber nur „Inhärenz“ nachzuweisen ist.

Die Gruppierung der Georeaktionen erfolgt durchweg nach der sichtbaren Endreaktion, dem gesichertsten Glied aus der Reizreaktionskette.

## II. Die „einfachen“ Georeaktionen.

Unter „einfachen“ Georeaktionen fasse ich diejenigen zusammen, die nicht regelmäßig mit andersartigen Krümmungsbewegungen gekoppelt erscheinen.

### A. Geotropismus.

*Typus:* Der „positive Geotropismus“ einer *Keimwurzel* von *Vicia Faba* (Pferdebohne, vgl. Abb. 1), da an diesem Objekt die grundlegenden Versuche von SACHS (3) angestellt sind<sup>1)</sup>.

#### 1. Der äußere Ablauf der Erscheinung.

SACHS (3) hat in seinem klassischen Werk den äußeren Ablauf einer solchen Krümmung so eingehend beschrieben, daß hier nur einige Haupttatsachen wiedergegeben seien (Abb. 1a).

Legen wir eine Keimwurzel von *Vicia Faba* horizontal, so wird die positiv geotropische Krümmung nach etwa  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  Stunden<sup>2)</sup> als Asymmetrie der zuvor radiär symmetrischen Wurzelspitze sichtbar. Dann (nach etwa  $\frac{3}{4}$  bis 1 Stunde) rückt die Krümmung basalwärts weiter, indem sich auch die Hauptwachstumszone der Wurzel (etwa 2—3 mm hinter der Spitze) infolge der stärkeren Längenausdehnung der physikalischen Oberseite abwärts biegt. In den folgenden Stunden verstärkt sich diese Krümmung, bis die Spitze wieder lotrecht steht. Dabei wandert die Krümmungszone noch etwas weiter basalwärts (Abb. 1a).

Die Schwerkraft schafft also einen polaren Gegensatz zwischen der physikalischen Ober- und Unterseite, einen Gegensatz, der vor dem Horizontallegen der radiär symmetrischen Wurzel noch nicht vorhanden war. Der Gegensatz wird sichtbar durch ein verschieden starkes Ausdehnungsbestreben (zuletzt Wachstum) der Ober- und Unterseite, wie das als erster SACHS einwandfrei sichergestellt hat.

Wenn ein Pflanzenorgan eine derartige Fähigkeit besitzt, auf die oder angenähert derjenigen zwischen Genotypus und Phänotypus. Ich möchte darum ausdrücklich betonen, daß ich der Begriffsunterscheidung „autonom-inhärent“ (mindestens in vorliegender Arbeit) nur eine praktische und keinerlei theoretische Bedeutung beilege. Wenn ich PFEFFER richtig verstanden habe, verwendet er den Ausdruck inhärent z. B. bei seinen Untersuchungen über die Rhythmik der Schlafbewegungen im oben erwähnten Sinne.

<sup>1)</sup> Auch die Versuche KNIGHTS mit einer Gartenbohne („garden bean“) dürften sich auf eine verwandte Form beziehen.

<sup>2)</sup> Die Zeiten beziehen sich hier und im folgenden (sofern nichts anderes angegeben ist) auf Zimmertemperatur.

einseitig einwirkende („angreifende“) Schwerkraft mit einer ungleichartigen Längenausdehnung zweier durch die Angriffsrichtung der Schwerkraft festgelegten Flanken zu antworten, so sprechen wir von „Geotropismus“. Man pflegt dabei die Bezeichnung „Geotropismus“ einzuschränken:

- a) Auf direkte Reizwirkungen<sup>1)</sup> und
- b) auf die Fälle, bei denen die Schwerkraft (prinzipiell wenigstens) wiederholt am selben Organ eine derartige Krümmung hervorrufen kann<sup>2)</sup>.

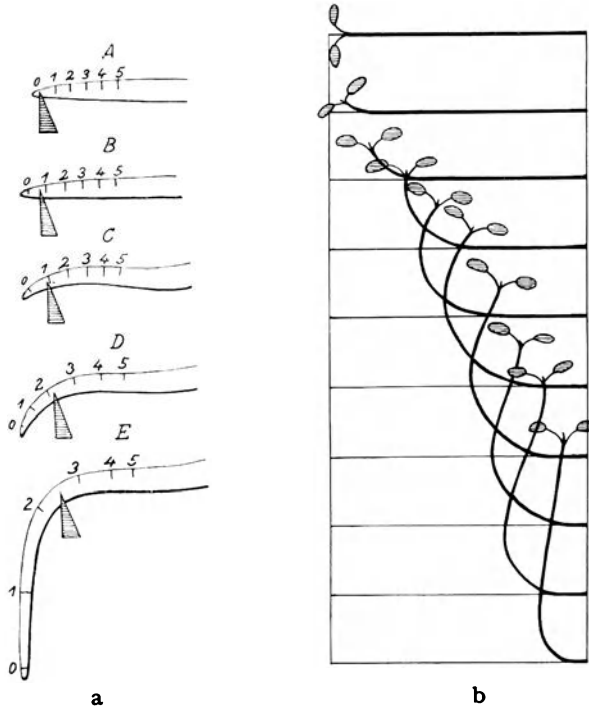


Abb. 1. a positiver Geotropismus einer Keimwurzel von *Vicia Faba* (aus SACHS [3]),  
b negativer Geotropismus eines Keimsprosses (aus JOST [4a], etwas modifiziert).

<sup>1)</sup> Ich verzichte hier unter Hinweis auf die JOSTSchen (3) Erörterungen über den Reizbegriff, sowie auf die dort zitierte Literatur auf eine nähere Reizdefinition. Praktisch genommen bedeutet die Einschränkung der Geotropismen auf direkte Reizwirkungen den Ausschluß aller Krümmungen, bei denen die Schwerkraft direkt mechanisch wirkt, wie etwa bei der passiven Durchbiegung eines schwanken horizontal gehaltenen Stengels. Man pflegt aber auch die an eine solche mechanische Durchbiegung sich anschließenden Reizvorgänge vom Geotropismus auszuschließen, wie die Wachstumsfixierung oder den autotropen Ausgleich mechanischer Krümmungen, kamptotrophische Veränderungen (BÜCHER) u. dgl.

<sup>2)</sup> Diese vielleicht entbehrliche Einschränkung wurde von mir (2) als Kompromißvorschlag vorgenommen, um einigen „Nastien“ die traditionelle

Überblicken wir die Fülle der hiernach Geotropismus zu nennenden Reizkrümmungen, so lassen sich nach der Reaktionsrichtung vier Gruppen sondern:

1. Der *positive Geotropismus*<sup>1)</sup>, bei dem — wie bei der *Vicia Faba*-Wurzel — das Organ sich abwärts biegt und vertikal abwärts seine Ruhelage findet.

Vorkommen: Die Mehrzahl der Hauptwurzeln („Pfahlwurzel“), einzelne Sproßorgane (z. B. Blüten), auf die wir teilweise bei den Wechselgeotropismen (S. 195 ff.) zu sprechen kommen, manche Laubmooskapseln (z. B. *Funaria hygrometrica*), sowie die Rhizoide der Moose und einiger höher organisierter Algen (*Siphonales*, *Charophyta*) und endlich die Lamellen der Hutpilze.

2. Der *negative Geotropismus*<sup>2)</sup>, der umgekehrt zu einer Ruhelage vertikal aufwärts führt (Abb. 1 b).

Vorkommen: Die Mehrzahl der Hauptsprosse<sup>3)</sup> (z. B. die Keimsprosse von *Vicia Faba*, die parallel und lotrecht stehenden Stämme des Waldes), auch eine Reihe von Sproßorganen (z. B. Blüten), auf die wir gleichfalls beim Wechselgeotropismus (S. 201) zu sprechen kommen; als Ausnahmefälle auch Wurzeln (z. B. Atemwurzeln bei Mangrovebäumen, vgl. KARSTEN und SELIBER), ferner die aufrechten Stämmchen, Seten usw. der Gametophyt- und Sporophytgeneration bei vielen Laubmoosen, die Sporangienträger und Fruchtkörper vieler Pilze und schließlich wieder bei höher organisierten Algen (*Fucales*, *Siphonales* und *Charophyta*) die aufrechten Triebe.

3. Der *Plagiogeotropismus* (häufig abgekürzt als *Plagiotropismus*), der zu einer Ruhelage führt, die mit der Lotrechten einen bestimmten von 0° abweichenden Winkel bildet.

Vorkommen: Fast alle Seitensprosse, Ausläufer, Rhizome, und die meisten Seitenorgane der Sprosse wie Blätter, Blütenstiele, ferner Seitenwurzeln; bei den Lebermoosen (und wohl auch bei manchen Laubmoosen), die annähernd horizontalen Thalli und Sprosse sowie die horizontal kriechenden „Rhizome“ siphonaler Grünalgen (z. B. von *Caulerpa*)<sup>3)</sup>.

4. Der *Zyklogeotropismus* der Winde-Pflanzen (und Ranken?) (siehe S. 211).

## 2. Die qualitative Analyse der geotropischen Reizreaktionskette<sup>4)</sup>.

Ohne uns auf theoretische Auseinandersetzungen über die einzelnen Glieder der Reizreaktionskette einzulassen, sei hier als Übersicht fol-

Bezeichnung zu erhalten. Auf solche keineswegs ausgedehnten, aber auch noch wenig geklärten Grenzerscheinungen wird unter *Plagiotropismus* (S. 178 ff.) noch kurz eingegangen.

<sup>1)</sup> Positiver und negativer Geotropismus werden auch als *Orthogeotropismus* dem *Plagiogeotropismus* gegenübergestellt.

<sup>2)</sup> Siehe Abb. 2.

<sup>3)</sup> Nach eigenen unveröffentlichten Versuchen.

<sup>4)</sup> Wir beschränken uns zunächst auf die Analyse der „rein“ auftretenden positiven und negativen Geotropismen. Die komplizierteren Fälle, zu denen der *Plagiotropismus*, die *Wechselgeotropismen* und der *Zyklogeotropismus* gehören, besprechen wir später (S. 178, 195 u. 211), nachdem wir andere



gendes Schema der geotropischen Reizreaktionskette nach dem derzeitigen Untersuchungsstand gegeben:

- |                   |  |   |
|-------------------|--|---|
| Sensorische Phase | }  | a) Die <i>Suszeption</i> , d. h. die unmittelbaren physikalischen und chemischen Schwerkraftwirkungen.  |
|                   |  | b) Die <i>Erregung</i> oder Induktion, d. h. die noch unbekannt erste „biotische“ Antwort auf die physikalischen und chemischen unmittelbaren Schwerkraftwirkungen. |
|                   |  | c) Die <i>Reizstoffbildung</i> ,  |
| Duktorische Phase | }  | d) Die <i>Reizstoffleitung</i> .  |
| Motorische Phase  |  | }   |
|                   | a) Änderung der osmotischen Zustandsgrößen und |   |
|                   |  | b) Wachstumsveränderungen.  |

Selbstverständlich kann diese Gliederung nur einen rein provisorischen Charakter besitzen, da uns der größere Teil der Reizreaktionskette noch unbekannt ist. Bisher liegen keine Beobachtungen vor, die uns zur Annahme nötigen, daß die Reizreaktionskette des positiven und des negativen Geotropismus grundsätzlich verschieden verlaufen<sup>1)</sup>. Wir werden daher beide Vorgänge im Zusammenhang betrachten.

#### a) Die *Suszeption*<sup>2)</sup>.

a) **Nachweis der Schwerkraft als richtender und auslösender Faktor.** Das entscheidende Experiment ist seit KNIGHT der Ersatz der Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft. Auf einer rasch rotierenden Scheibe krümmen sich z. B. Keimwurzeln in Richtung der Zentrifugalkraft (also von der rotierenden Achse weg) und die Keimspresse entgegengesetzt auf die Achse zu. Nach der quantitativen Seite hat besonders GILTAY diese Methode ausgebaut und die Gleichwertigkeit von Schleuderkraft und Schwerkraft gezeigt.

Eine starke Stütze bedeutet auch das Klinostatenexperiment von SACHS (1879)<sup>3)</sup>, daß nämlich keine geotropischen Krümmungen in einem geotropisch reizbaren Organ auftreten, wenn wir es parallel zu einer horizontalen Klinostatenachse rotieren lassen.

hier entscheidend mitwirkende Georeaktionen, z. B. den Geotonus, kennen gelernt haben.

<sup>1)</sup> Zur Frage der Beziehungen zwischen positivem und negativem Geotropismus vgl. S. 209, Anm. 1.

<sup>2)</sup> Über Begriff und Wort vgl. S. 239.

<sup>3)</sup> Klinostaten sind wohl das wichtigste Instrument zur Untersuchung von Georeaktionen. Die älteren Klinostaten (zuerst von SACHS konstruiert) bestehen im Prinzip aus einem Uhrwerk, das statt den Zeigern eine Achse in Bewegung setzt, an welcher dann die zu rotierenden Pflanzen befestigt werden. Bei den neueren Modellen dienen als Antrieb in der Regel Elektromotore. (Lit. s. LINSBAUER 1919; WENT 1922.)

**β) Beweise, daß der Geotropismus ein Reizvorgang ist,** sind erst durch FRANK (1), SACHS (2 u. 3) und PFEFFER entgegen der älteren Auffassung HOFMEISTERS geführt. Sie zeigen (auch für den positiven Geotropismus), daß die Krümmung mit größerem Energieverbrauch abläuft, als nach dem spezifischen Gewicht des betreffenden Organs allein zu erwarten wäre. Z. B. kann eine Wurzel infolge ihres positiven Geotropismus in Quecksilber eindringen oder gegen eine Wage einen 500 mal stärkeren Druck ausüben als ihrem Gewicht entspräche (vgl. vor allem auch die exakte Ausgestaltung des Versuches durch GILTAY).

**γ) Lokalisierung des suszipierenden Organteils.** Aufbauend auf die Versuche von CISELSKI und C. DARWIN („Gehirnfunktion“ der Wurzelspitze) ist an Wurzeln und Koleoptilen (= erstes Blatt der Gramineenkeimlinge) der Nachweis geglückt, daß hier durchweg die Organspitze besonders reizempfindlich ist.

Wir können absehen von den älteren Versuchen, die schwerwiegende Eingriffe in die Lebenstätigkeit der Pflanzen bedeuteten: wie die Dekapitation der Spitze (C. DARWIN), die zwangsläufige andere Orientierung der Spitze gegenüber den übrigen Organen (CZAPEK [1], NĚMEC [2], FR. DARWIN [3], MASSART [2]). Denn die PICCARDSche Methode lieferte einwandfreie und elegante Beweise ohne solch schwerwiegende Eingriffe. Sie wurde vor allem von HABERLANDT (6), FR. DARWIN (4), GUTTENBERG (3), JOST (3), DEWERS und HERZOG für diese Zwecke verwendet.

Diese PICCARDSche Methode besteht im wesentlichen darin, daß das zu untersuchende Organ (z. B. eine Keimwurzel) sehr schnell um eine Achse rotiert, wie es Abb. 2 zeigt<sup>1)</sup>.

Beim PICCARDSchen Zentrifugalversuch werden Spitze und Hauptteil der Wurzel entsprechend ihrer entgegengesetzten Anordnung zur Rotationsachse auch antagonistisch gereizt. Trotzdem kommt es — infolge der „Reizleitung“ bei Wurzeln und Koleoptilen zu einer einheitlichen Reaktion, die bei Wurzeln meist im Sinne der Spitze ausfällt, auch wenn nur ein kleiner Teil der Wurzelspitze (1,5—2,5 mm) übersteht. Der in diesem kurzen Wurzelstück eingeleitete geotropische Reizprozeß dominiert somit über den im längeren und vorzugsweise reagierenden Teil der Wurzel eingeleiteten<sup>2)</sup>. Wählt man allerdings das überstehende Wurzelstück noch kürzer (etwa 1 mm oder weniger), dann dominiert die im Hauptteil eingeleitete geotropische Reaktion.

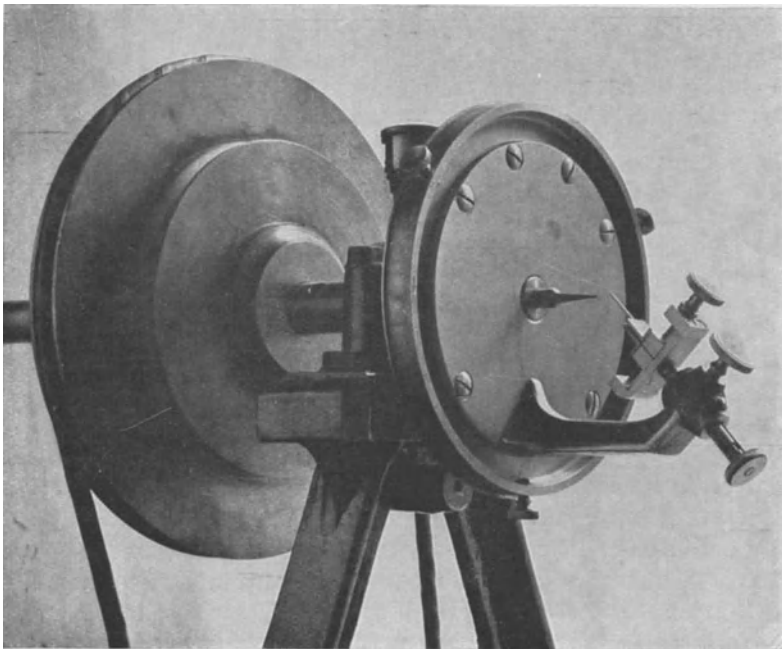
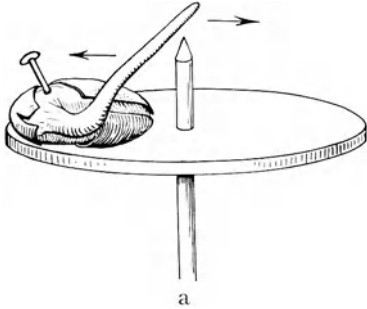
Die äußerste Spitze darf also bei der Wurzel als Hauptsitz der Geosuszeption angesehen werden, wenn sich auch bei diesen

<sup>1)</sup> Die Keimwurzel usw. wird dabei schräg (meist unter einem Winkel von 45° zur Rotationsachse) derart befestigt, daß lediglich die Spitze um einen gewissen Betrag über die Rotationsachse des Apparates übersteht.

<sup>2)</sup> Für die quantitative Auswertung des Versuches darf nicht übersehen werden, daß die Wirksamkeit der Zentrifugalkraft mit dem Abstand von der Rotationsachse, also mit der Organlänge zunimmt (HABERLANDT [6])

und ähnlichen Versuchen eine schwache Suszeptionsmöglichkeit innerhalb des übrigen, noch wachstumsfähigen, Wurzelkörpers ergeben hat.

Ähnliche Ergebnisse liegen von den Koleoptilen<sup>1)</sup> vor, wobei entweder die Koleoptilenspitze (z. B. *Avena*) oder die ganze Koleoptile (*Panicen*) gegenüber den basalen, noch wachstums- und krümmungsfähigen Teilen (Basis der Koleoptile bzw. Hypokotyl) durch erhöhte Suszeptionsfähigkeit ausgezeichnet sind (GUTTENBERG [3])<sup>2)</sup>. Schließlich sprechen Dekapitationsversuche von HERZOG für eine ähnliche Lo-



b

Abb. 2. a Schema der Versuchsanordnung im PICCARD'schen Zentrifugalversuch.  
b Zentrifugalapparat für die PICCARD'sche Methode (aus GUTTENBERG, Naturwissenschaften 1920).

kalisation der Geosuszeption in der gleichfalls als Bohrorgan ausgebildeten *Blattkuppe* der Berberidacee *Podophyllum peltatum*.

<sup>1)</sup> Vgl. S. 237.

<sup>2)</sup> Die Versuche über Reizstoffbildung liefern weitere Beweise.

Bei etwa 30 mm langen *Keimstengeln* von *Vicia Faba*, *Lepidium sativum*, *Linum usitatissimum* und *Brassica Napus* fand HERZOG mit der PICCARDSchen Methode eine 11—18 mm lange apikale Zone allein geotropisch empfindlich. Bei *Helianthus*-Keimlingen konnte DEWERS dagegen keine solche Lokalisation nachweisen, da sowohl der apikale wie der basale Teil mit einer getrennten Reaktion antwortete. Für andere Sproßorgane bzw. Sprosse ist innerhalb der wachsenden Teile keine Lokalisierung sicher geglückt.

d) Die Lokalisierung des Suszeptionsvorgangs innerhalb des suszipierenden Organs bzw. der Zelle.

1. Phase der Geosuszeption. Prinzipiell könnte sich dieser Teil des Suszeptionsaktes nach folgenden vier Möglichkeiten<sup>1)</sup> abspielen:

1. Als Durchbiegung des ganzen Organs. Derartige Vorstellungen liegen z. B. WIESNERS Annahme von „aktiven Lastkrümmungen“ zugrunde. Namentlich für die typischen geotropischen Krümmungen läßt sich jedoch leicht der Gegenbeweis führen, daß sie sich auch dann abspielen, wenn man durch allseitige Unterstützung, Gewichtsausgleich usw. derartige Durchbiegungen unmöglich macht.

2. Durch Umlagerung von (flüssigen) Stoffen durch das Gewebe des gereizten Organs hindurch. Es könnten z. B. in einer horizontal gelegten Wurzel die schwereren Stoffe von der Ober- nach der Unterseite herabsinken. Eine derartige Hypothese taucht seit KNIGHT, GIESIELSKI bis in unsere heutige Zeit (TONDERA, RICÔME) immer wieder auf. Es mag darum betont werden, daß als direkte Schwerkraftwirkungen derartige Verlagerungen durch die Organgewebe hindurch noch nicht beobachtet sind.

3. Der Druck der oberen Gewebe bzw. Zellen auf die unteren. CZAPEK baut auf solchem „Radialdruck“ seine Suszeptionshypothese auf. Irgendwelche beweiskräftigen Daten zugunsten dieser Hypothese fehlen. Sie ist auch nach NOLL deshalb höchst unwahrscheinlich, weil ein mechanischer Druck auf die Gewebe (im Ausmaß des Druckes, den die Gewebe selbst ausüben) die geotropische Reaktion nicht nennenswert beeinflußt.

4. Umschichtung bzw. Verlagerung der Zellinhaltsbestandteile innerhalb einer Zelle. Nach Widerlegung der übrigen Möglichkeiten bleibt nur diese noch übrig. Es haben sich ihr auch neuerdings fast alle botanischen Reizphysiologen, die sich mit unserem Problem beschäftigt haben, angeschlossen<sup>2)</sup>. Umstritten dagegen ist noch die Frage, *welchem Zellbestandteil* dabei die entscheidende Rolle zukommt.

<sup>1)</sup> Die älteren Vorstellungen, bei denen der Geotropismus nicht als Reizvorgang aufgefaßt war, scheidet hier aus.

<sup>2)</sup> In allgemeinsten hypothesenfreier Form hat sie JOSY (2) ausgearbeitet.

Am meisten Gründe sprechen meines Erachtens zugunsten der  
*Statolithenstärketheorie*.

Sie wurde von HABERLANDT (1) und NĚMEC (1) begründet und sieht vornehmlich in der Verlagerung bestimmter leicht beweglicher Stärkekörner, der „Statolithenstärke“, den primären Suszeptionsakt. Ihre Hauptbeweise sind:

1. Der weitgehende *Parallelismus* zwischen dem Vorhandensein von Zellen mit Statolithenstärke und der Fähigkeit der Geosuszeption.
2. Die besonders leichte *Umlagerungsfähigkeit* der „Statolithenstärke“ unter dem dirigierenden Einfluß der Schwerkraft. Es gibt wohl kaum einen anderen Zellbestandteil, der so rasch (oft in 8—20 Minuten)

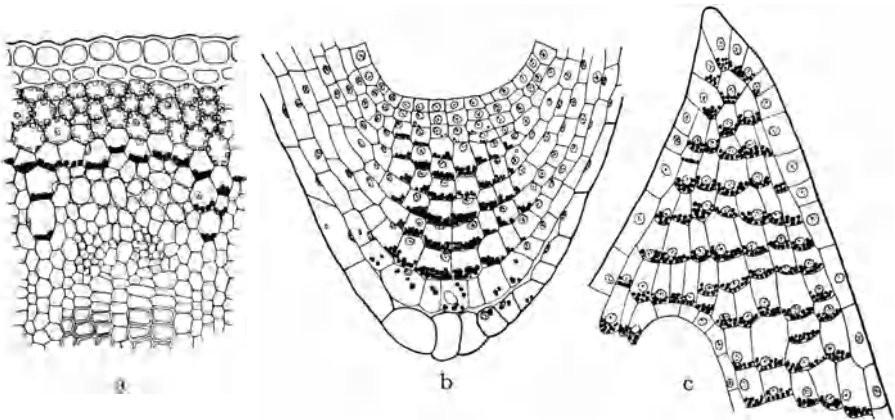


Abb. 3 a—c. „Statolithenstärke“ jeweils den physikalisch unteren Zellwänden aufgelagert.

- a *Sproßquerschnitt* (*Linum perenne*) aus HABERLANDT, 1924;  
b *Wurzelspitzen-Längsschnitt* (*Roripa amphibia*) aus NĚMEC;  
c *Koleoptilen-Spitzen-Längsschnitt* (*Panicum miliaceum*) aus NĚMEC.

durch die ganze Zelle verlagert werden könnte wie die „Statolithenstärkekörner“. Das spezifische Gewicht der Stärkekörner beträgt etwa 1,5.

ad 1. a) *Anatomie*. Oberirdische, geotropisch reagierende Organe wie Sproßachsen usw. besitzen durchweg eine Stärkescheide (vgl. Abb. a, d. h. einen meist einschichtigen Stärkemantel der — in der Regel als „Endodermis“ — den Centralzylinder des betr. Organs umgibt. Im einzelnen zeigt diese Stärkescheide allerdings bei den verschiedenen systematischen Pflanzengruppen charakteristische Abweichungen: statt der Endodermis kann z. B. eine mehr central gelegene Gewebsschicht Statolithenstärke führen (z. B. bei manchen Labiaten), die Stärkescheide kann in einzelne Gruppen aufgelöst sein, die die Leitbündel umgeben (*Ranunculus*-Arten) usw.

Bei Wurzeln liegt die Zone der Statolithenstärke in der Wurzelspitze, in der sogenannten Columella der Wurzelhaube (Abb. 3 b). In analoger Weise zeigen Koleoptilenspitzen (z. B. von *Avena*) Statolithenstärke in ihrem apikalen Teile [Abb. 3c]<sup>1)</sup>.

Organe mit Spitzenlokalisierung des Suszeptionsvermögens wie Wurzeln und Avenakoleoptilen zeigen die Statolithen also in der Spitze lokalisiert, Organe mit mehr diffusem Suszeptionsvermögen, wie die Sproßachsen, haben durch das ganze Internodium verteilte Stärkescheiden. Ja sogar Pflanzen, die im allgemeinen keine Stärke als Reservestoffe produzieren, wie z. B. *Cuscuta*, die aber geotropisch reagieren können, bilden wenigstens eine Stärkescheide aus<sup>2)</sup>.

b) *Experimentelle Beeinflussung*. Hier gelang es vor allem CLARA ZOLLIKOFER (1)<sup>3)</sup> durch intermittierende Verdunkelung gleichzeitig die Statolithenstärke und die Fähigkeit der Geosuszeption zum Verschwinden zu bringen<sup>4)</sup>. Bei längerer Beleuchtung kehrte dann mit der Statolithenstärke auch die Fähigkeit der Geosuszeption wieder zurück. Wichtig ist bei diesem Versuche vor allem, daß Wachstum und phototropische Fähigkeit dauernd — wenn auch in abgeschwächtem Maße — erhalten blieben. Das Ausbleiben der geotropischen Reaktion kann also nicht auf einen allgemeinen Schwächezustand, der etwa nur die Krümmung unmöglich machte, zurückgeführt werden. Neuerdings konnte FRIESEN durch Beeinflussung der Samen vor dem Keimen ähnliche Resultate wie ZOLLIKOFER erzielen.

*Schwierigkeiten* bestehen für die Statolithenstärketheorie zur Zeit vor allem noch in zwei Tatsachen:

1. Ist der Parallelismus zwischen Geosuszeption und Statolithenstärke nicht ganz vollständig. Z. B. ist bei Wurzeln die Fähigkeit der Geosuszeption an eine ausgedehntere Zone als die Columella gebunden. Dann aber finden wir namentlich bei den Thallophyten und den Lebermoosen (vgl. z. B. HABERLANDT [7]) Geosuszeption ohne Statolithenstärke<sup>5)</sup> oder höchstens mit „unbeweglichen“ Stärkekörnern (*Caulerpa* nach HABERLANDT [4]).

Diese Tatsachen zwingen die Anhänger der Statolithentheorie zum Zugeständnis, daß die Statolithenstärkezelle nur ein besonders hoch entwickeltes Geosuszeptionsorgan darstelle, daß aber

<sup>1)</sup> GUTTENBERG (3).

<sup>2)</sup> Literatur und weitere Beispiele (HABERLANDT [8]).

<sup>3)</sup> An Tageteskeimlingen, durch intermittierende Verdunkelung.

<sup>4)</sup> Über ältere weniger beweiskräftige Versuche vgl. HABERLANDT (8).

<sup>5)</sup> Das Vorkommen von „Statolithenstärke“ ohne erkennbares Geosuszeptionsvermögen scheint mir ein viel weniger schwerwiegender Einwand zu sein, namentlich wenn es sich um derartig schwer beschädigte Organe handelt wie die ausgehöhlten Lupinensprosse CHOLODNYS (6), bei denen die Wunde ganz nahe an der Stärkescheide lag.

außerdem auch noch die Umlagerung anderer Zellbestandteile oder der „Druck“ unbeweglicher Stärkekörner (z. B. bei *Caulerpa*) suszipierend wirken könne<sup>1)</sup>.

2. Ist es noch ungeklärt, welcher Teil der Stärkeverlagerung denn den eigentlichen Suszeptionsakt darstellen soll:

a) Der Zustand der Umlagerung, also etwa der statische Druck der bereits verlagerten Statolithenstärke auf die physikalisch untere Wand. So lautete wohl die älteste Fassung der Statolithenstärketheorie (z. B. HABERLANDT, 1901, S. 143 Anm.). Ihr gegenüber haben sowohl JOST wie FITTING wiederholt darauf hingewiesen, daß Geosuszeption bereits nach Reizzeiten nachzuweisen ist, in denen das mikroskopische Bild noch keineswegs eine auf die Unterseite verlagerte Stärke zeigt.

b) Der Vorgang der Verlagerung und die sich dabei abspielende Deformation des Plasmas. Dieser Auffassung kann man umgekehrt entgegenhalten, daß durch Dauerreizung eine Verstärkung der Schwere-reizwirkung auch nach durchgeführter Verlagerung experimentell möglich ist, also wenn etwa die Statolithenstärke bereits an der unteren Zellwand angelangt ist. Auch dieses Bedenken dürfte zu einer Erweiterung der Statolithenstärketheorie im oben (S. 127) angedeuteten Sinne führen.

Zusammenfassend kann man wohl zur Statolithenstärketheorie in ihrer erweiterten Form (siehe oben S. 127) sagen, daß sie gegenüber allen übrigen Geosuszeptionstheorien am besten mit den vorliegenden Beobachtungen und Experimenten im Einklang steht.

Dies wird heute auch von anfänglichen Gegnern dieser Theorie wie von JOST (6) anerkannt. Die Experimente (ich denke hierbei vor allem an das ZOLLIKOFERSche) haben einen nahezu 100 proz. Wahrscheinlichkeitsbeweis erbracht. Die letzten Bedenken, die einer 100 proz. Sicherheit noch entgegenstehen, könnten wohl nur durch einen eleganten (bei behüteten Pflanzenzellen aber kaum möglichen) Versuch, wie er an den Krebsstatocysten durchgeführt ist<sup>2)</sup>, zerstreut werden. Bis dahin müssen wir noch mit einer (allerdings unwahrscheinlichen) Möglichkeit rechnen, daß der Parallelismus zwischen Statolithenstärke und Geosuszeption eben nur eine „zufällige“ Parallelerscheinung ist und daß z. B. auch im ZOLLIKOFERSchen Beweis das gleichzeitige Versehwinden und Auftreten von Statolithenstärke

<sup>1)</sup> Auch im Tierreich finden wir bekanntlich neben spezifischen und einwandfreien Statolithenorganen (z. B. den durch die klassischen Untersuchungen KREIDLs berühmten Krebsstatocysten) Tiere mit Geosuszeption ohne spezifische Statolithenorgane; bei den letzteren ist auch der Tierphysiologe (vgl. BUDDENBROCK 1926) gezwungen, Geosuszeption durch nicht spezifische Organe, z. B. den Druck der Eingeweide anzunehmen. Dieser Vergleich scheint mir wesentlich, weil er zeigt, daß das Fehlen spezifischer Statolithenorgane in einzelnen Fällen keineswegs ein Gegenbeweis ist gegen die Statolithenfunktion von Statolithenorganen in anderen Fällen.

<sup>2)</sup> Ersatz der Statolithen durch Eisenfeilspähne und Nachweis der „Geosuszeption“ auf die Verschiebung der Eisenfeilspähne durch Magnetismus (KREIDL).

und Geosuszeption auf Parallelinduktion beruhe. Gegenüber einem allzu großen Skeptizismus möchte ich jedoch betonen, daß meines Erachtens die Statolithenstärketheorie hinsichtlich der Beweiskraft ihrer Unterlagen etwa in gleicher Linie rangiert wie die Theorie von der Bindung der Erbanlagen an die Chromosomen. In beiden Fällen schließen wir ja lediglich aus der *parallel* verlaufenden Veränderung der Zellgebilde und der äußeren Pflanzformen auf einen *funktionellen* Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen.

Welche Zellbestandteile könnten denn überhaupt allenfalls für eine Geosuszeption in Frage kommen? Man hat schon fast alle verlagerbaren Zellbestandteile mit einer Geosuszeptionstheorie verknüpft:

a) Die soeben behandelten Stärkekörper.

b) Zellvakuolen. Diese wiederholt aufgetauchte Theorie liegt eigentlich auch der Annahme LINSBAUERS (1 u. 2)<sup>1)</sup> zugrunde, daß der primäre Geosuszeptionsvorgang in einer Deformierung des „Plasmaretzes“ bestehe. Unter andern NOLL und JOST (1923, S. 277) haben darauf hingewiesen, daß der Gewichtsdruck der Vakuolen gegenüber dem Turgordruck so geringfügig sein dürfte, daß er praktisch kaum in Frage kommen kann.

c) Zentrosome. Diese von NOLL (2) ausgesprochene Vermutung ist vom Autor selbst zurückgezogen worden.

d) Sonstige kleine Körperchen, wie die „Mikrosomen“. Wir werden auf sie anlässlich der zweiten Phase der Suszeption zurückkommen, da die Mikrosomen hier im Zusammenhang mit den Ionentheorien eine Rolle spielen.

e) Irgendwelche Zellbestandteile, die gegenüber der Hauptmasse des Zellinhaltes ein spezifisch größeres Gewicht haben, hat HABERLANDT (7) als Geosuszeptoren angesprochen.

**2. Phase der Geosuszeption.** Als Schlußsumme unserer bisherigen Betrachtung der Geosuszeption können wir sagen: Die *erste Phase der Geosuszeption* besteht in einer *Verlagerung des Zellinhaltes* unter dem dirigierenden Einfluß der Schwerkraft. Da wir aber noch nicht endgültig wissen, welchem Zellbestandteil dabei die entscheidende Rolle zukommt, sind natürlich unsere Schlußfolgerungen über die anschließende zweite Phase besonders hypothetisch.

Folgende Hypothesen sind in der Hauptsache geäußert:

1. Druckwirkung. Bei den älteren, ziemlich summarischen Hypothesen handelt es sich um die Vorstellung, daß die Verlagerung der „Zellstatolithen“ ähnliche Reizprozesse im Plasma (vor allem in der Hautschicht) auslösen könnte, wie sie sich im reizbaren Plasma tie-

<sup>1)</sup> Vgl. auch GAULHOFER (1906/07 und 1907/08). sowie LINSBAUER (1907/08). Auch GRAFE (1922) spricht unter Beipflichtung zur LINSBAUERschen Auffassung von einer „Spannung zwischen Dispersionsmittel und disperser Phase“.



rischer Sinneshaare auf den Druck der Statolithen hin abspielen mögen. Diese Sammelvorstellung läßt die spezielle Natur solcher Plasmaveränderungen offen.

2. Stofflich-chemische Veränderungen. Derartige Vermutungen liegen den rein hypothetischen Vorstellungen ZAEPFFELS zugrunde. Die Statolithenstärke soll in der physikalisch unteren Zellpartie nach ihrer Umlagerung hydrolysiert werden und hier eine höhere Zuckerkonzentration erzeugen; die dadurch entstehenden osmotischen Differenzen zwischen den beiden Zellhälften sollen die weiteren Prozesse der Geosuszeptionskette einleiten. Beim völligen Fehlen irgendwelcher biologischer Experimente zugunsten der Theorie mag der kurze Hinweis genügen.

3. Viskositätsänderungen, die durch G. und FR. WEBER und FR. WEBER nachgewiesen schienen, dürften nach den widersprechenden Angaben von ZOLLIKOFER (1) nicht eintreten.

4. Veränderungen der elektrostatischen Verhältnisse in der Zelle. Diese sogenannten

#### „Ionentheorien“

spielen in der geotropischen Literatur der letzten Jahre eine größere Rolle, so daß etwas näher auf sie eingegangen werden muß<sup>1)</sup>.

Wir wissen aus Experimenten der physikalischen Chemie, über die jedes physikalisch-chemische Handbuch<sup>2)</sup> unterrichtet, daß die *Grenzflächen* namentlich in elektrolytreichen Kolloidgemischen und Suspensionen, wie wir sie z. B. beim Plasma finden, elektrostatische Potentiale („Grenzpotentiale“) aufweisen.

Kleine Körperchen wie Suspensionen sind — nach der heute wohl allgemein acceptierten Auffassung von FREUNDLICH — durch ungleiche Ionenadsorption gegenüber ihrer Umgebung elektrisch aufgeladen. Den Sinn dieser Aufladung können wir — auch in der Zelle — beim elektrischen Stromdurchgang durch die Wanderung der Körperchen, die „Kataphorese“, feststellen. Jede Verlagerung der betreffenden Körperchen und der Grenzflächen wird ihrerseits auch eine Verschiebung der Grenzflächen anhaftenden Elektrizitätsmengen bedeuten; als Ausgleich dieser Verschiebungen werden dann — allerdings wohl nur sehr schwache — elektrische Ströme in der Zelle auftreten. In dieser allgemeinen Form dürfte die physikalisch-chemische Grundlage der genannten „Ionentheorien“ unbestreitbar sein. R. STOPPEL (3) hat entsprechend dieser allgemeinen Form die Hypothese aufgestellt, daß derlei Veränderungen der Grenzpotentiale die zweite Phase der Geosuszeption darstellen möchten. Die Schwierigkeit für diese Theorie liegt

<sup>1)</sup> Wegen der „Elektrizitätstheorie“ von JOST und WISSMANN vgl. unten S. 206.

<sup>2)</sup> Z. B. HÖBER (1924).

darin, daß wir bisher kaum einen Anhaltspunkt haben, ob denn solche — sicher sehr geringfügige — elektrische Ströme irgend etwas mit der Geosuszeption zu tun haben oder ob es sich nicht um Begleiterscheinungen handelt, ähnlich den elektrischen Strömen bei der Reizung eines tierischen Nerv. Ferner besteht auch unter den verschiedenen Ionentheorien keine Einigkeit, welche Grenzflächen in Frage kommen möchten. C. ZOLLIKOFER (3) dachte in erster Linie an die Grenzflächen: Statolithenstärke/Plasma. Unzweifelhaft erleiden gerade diese Grenzflächen (nach dem Ausmaß der Stärkebewegungen bei einer geotropischen Reizung) besonders große Veränderungen. Die meisten anderen Autoren haben aber an die Masse der kleineren Zellinhaltsbestandteile, die „Mikrosomen“ oder noch kleinere Gebilde gedacht, deren Oberflächenentwicklung besonders groß ist. Hierher gehören z. B. die „Wasserstoff“- und die „Metall-Ionentheorie“.

*Wasserstoffionentheorie* nach SMALL (2)<sup>1)</sup>. SMALL sieht in den Protein-Lipoid-Partikelchen der Plasmahaut das in Frage kommende bewegliche Element. Er setzt dabei voraus, daß diese Protein-Lipoidpartikelchen:

- a) leichter sind als das übrige Plasma und daher aufsteigen,
- b) elektrisch aufgeladen sind, und zwar in der Wurzel elektropositiv, im Stengel elektronegativ.

Jede geotropisch gereizte Zelle wäre also sofort nach der Umlagerung der Protein-Lipoid-Partikelchen ein kleines galvanisches Element mit zwei Polen in der vertikalen Achse, z. B. in der Wurzel oben mit einem elektropositiven und unten mit einem elektronegativen Pol. Die Potentialdifferenzen der Zellen sollen sich dann im ganzen Organ summieren und der hieraus resultierende „Aktionsstrom“ durch die Wachstumszone ausgleichen. Entsprechend dem entgegengesetzten Sinn des Aktionsstromes in Wurzel und Sproß wäre dann auch die (auf Permeabilitäts- bzw. Osmoseveränderungen zurückgeführte) Wachstumsreaktion eine entgegengesetzte.

Die Versuche, die SMALL zugunsten dieser hypothesenbeladenen Auffassung anführt, sind sehr wenig beweiskräftig. Sie bestehen eigentlich nur darin, daß nach SMALLS Ansicht Pflanzen geotropisch umgestimmt werden können, wenn die Azidität des sie umgebenden Mediums verändert wird. Z. B. sollen Wurzeln durch  $\text{NH}_3$ -Dämpfe zur geonegativen und Sprosse durch Essigsäure- und Kohlensäuredämpfe zur geopositiven Reaktion veranlaßt werden. SMALL nimmt dabei an, daß diese  $\text{NH}_3$ - bzw. die Säuredämpfe in der lebenden Zelle die Wasserstoffionenkonzentration und damit die Ladung der Protein-Lipoidpartikelchen wesentlich verändern können.

Die *Bedenken*, die schon wiederholt (z. B. von CHOLODNY [3]) gegen die SMALLSche Hypothese geäußert worden sind, sind meines Erachtens so *schwerwiegend*, daß ich nur deshalb so eingehend auf sie eingegangen bin, weil gerade diese Hypothese in der geotropischen Literatur der letzten Jahre besonders viel und manchmal auch recht wohlwollend erwähnt worden ist.

Zunächst ist zu betonen, daß die physikalisch-chemischen Voraus-

<sup>1)</sup> Wegen der SMALLSchen Versuche über die Änderungen der elektrischen Leitfähigkeit vgl. S. 145.

setzungen SMALLS keineswegs erwiesen, sondern teilweise sogar durch ältere Beobachtungen widerlegt sind. Wir haben beispielsweise keinerlei Anhaltspunkte dafür, daß die Protein-Lipoidpartikelchen in Wurzel und Sproß entgegengesetzt geladen sind. Kataphoreseversuche (an Wurzeln z. B. durch MC CLENDON) haben durchweg eine negative Ladung gezeigt. Dann hat sich aber auch bei Nachprüfungen gezeigt, daß die sogenannten geotropischen Umstimmungen höchst pathologische Erscheinungen, aber kaum geotropische Reaktionen sind <sup>1)</sup>. Auch ist es noch nie geglückt, durch künstliche — entsprechend schwache — „Aktionsströme“ eine geotropische Krümmung hervorzurufen.

Schließlich sprechen auch die Polaritäts- und Reizstoffuntersuchungen durchaus dagegen (siehe S. 134)<sup>2)</sup>. Das wird vielleicht am deutlichsten, wenn wir die SMALLSchen Vorstellungen und die tatsächlichen Polaritätsverhältnisse an einem radiären, vertikal stehenden Schnitt durch das geotropisch gereizte Organ gegenüberstellen. SMALL baut seine Hypothese darauf auf, daß die Schwerkraft die Zellen in der Ober- und Unterhälfte eines geotropisch gereizten Organs gleichartig polarisiert sind. Sie liegen in den SMALLSchen Figuren auch mit gleichgerichteten Polen „hintereinandergeschaltet“ wie galvanische Elemente. Tatsächlich haben aber die Untersuchungen über die Entstehung der Geodorsiventralität (vgl. S. 134 u. 147 f.) ein verschiedenartiges Verhalten der Zellen in der Ober- und Unterhälfte ergeben.

*Metallionentheorie* nach CHOLODNY (2). CHOLODNY basiert auf der Vorstellung, daß Potentialdifferenzen durch das Herabsinken von elektronegativ geladenen Mikrosomen geschaffen werden. Zentrifugalversuche bestätigen, daß durchweg diese Mikrosomen ein größeres Gewicht als das umgebende Plasma haben und durch die Kataphorese wird ihre negative Ladung gezeigt. Hinsichtlich der Zellphysik kann sich also CHOLODNY wenigstens auf einigermaßen gesicherte Daten stützen.

Diese so entstandenen Potentialdifferenzen sollen dann das Mengen-

<sup>1)</sup> Möglicherweise könnten allerdings auch einige nach der SMALLSchen Methode erzielte Resultate auf einem Plagiotropwerden orthotroper Sprosse beruhen, das man durch die verschiedensten Schädigungen (vgl. S. 191) ohne bestimmten Aziditätscharakter der verwendeten Agentien erzielen kann.

<sup>2)</sup> Dagegen scheint mir ein weiterer Einwand CHOLODNYs, der vielleicht einmal eine allgemeinere Bedeutung haben könnte, nicht ganz stichhaltig zu sein. Es handelt sich nämlich um den Weg, den der von SMALL angenommene Aktionsstrom einschlagen müßte. CHOLODNY glaubt, daß er sich auf dem kürzesten Wege, also bei einer Wurzel innerhalb der suszipierenden Spitze und nicht durch die Wachstumszone, ausgleichen müsse. Dieser Annahme CHOLODNYs widersprechen besonders deutlich die Erfahrungen über den Verlauf von Telephonierströmen und dergleichen in der Erde, die während des Weltkrieges (von beiden Seiten) durch die sogenannten Abhörstationen (deutscherseits ARENDT-Stationen genannt) abgefangen wurden. Es zeigte sich dabei, daß solche Ströme keineswegs als einfacher Stromfaden in gerader Linie, sondern reich verzweigt in kilometerbreiten Zonen zwischen den beiden Ausgangspolen verlaufen. Der von SMALL angenommene Aktionsstrom würde sich also wohl auch in einem Gebilde wie der Wurzel nicht in gerader Linie, sondern in einer breiten Zone ausgleichen können.

verhältnis der Metallionen stören. Bekanntlich verschieben sich ja die Metallionen in Richtung der elektromotorischen Kraft, und zwar wandern dabei die monovalenten Kationen (z. B. Alkalien) rascher als die bivalenten (z. B. Erdalkalien). Durch diese Wanderung wird also das Mengenverhältnis zwischen mono- und bivalenten Kationen gestört; in der oberen Zelhälfte werden sich relativ mehr Erdalkalien, in der unteren mehr Alkalien anhäufen.

Nun wissen wir gleichfalls aus einer großen Zahl von zellphysiologischen Versuchen, daß der physikalisch-chemische Zustand der Zelle (Viskosität, Permeabilität) in hohem Grade von der Ionenzusammensetzung des Mediums abhängig ist; eine Veränderung des Mengenverhältnisses zwischen mono- und bivalenten Metallionen dürfte daher einen Einfluß auf Viskosität und Permeabilität der geotropisch gereizten Zelle haben. Auch diese zellphysikalische Grundlage ist also zugunsten der CHOLODNYSchen Theorie gegeben.

Das Hauptbedenken gegen CHOLODNYS Hypothese ist aber auch hier wieder die quantitative Seite. Wir wissen nicht, wie groß die Verschiebung des Mengenverhältnisses zwischen mono- und bivalenten Kationen ist. Sie dürfte aber äußerst klein sein, zumal sich ja die Potentialdifferenzen sehr rasch ausgleichen. Wir haben ferner keinerlei Anhaltspunkte dafür, daß so kleine Verschiebungen des Mengenverhältnisses von Metallionen einen in Frage kommenden reizphysiologischen Einfluß haben.

CHOLODNY (2) stützt sich zwar auf einige eigene Experimente, daß monovalente Kationen (verwendet wurde vor allem KCl) das geotropische Reaktionsvermögen, jedoch nicht die allgemeine Wachstumsfähigkeit stärker beeinflussen als bivalente (verwendet wurde  $\text{CaCl}_2$ )<sup>1)</sup>. Die Versuchsergebnisse sind aber (nach CHOLODNYS eigener Auffassung) noch vieldeutig; als „Beweise“ für CHOLODNYS Hypothese kommen sie meines Erachtens keineswegs in Frage.

#### b) Die Erregung (Induktion).

Noch schlechter als bei der zweiten Phase des Suszeptionsprozesses ist es mit unseren Kenntnissen über den Vorgang bestellt, den man allgemein als Erregung oder Induktion bezeichnet.

Erregung (oder Induktion nach MAILLEFER und JOST) nennt man die erste physiologische oder biotische Antwort des Organismus auf die Reizsuszeption. Im Grunde verbirgt sich hinter dieser Definition unsere völlige Unkenntnis; es ist eine begriffliche Abstraktion, der weitere Forschung erst einen konkreten Inhalt verleihen muß. Damit soll die große historische Bedeutung dieses Begriffes für die Reizanalyse, sowie sein gelegentlicher Wert als bequemes Ausdrucksmittel für den unbekanntem Komplex der Reizreaktionskette zwischen Suszeption und Reizstoffbildung keineswegs geleugnet werden. Es scheint mir aber beim heutigen Stand unserer Kenntnisse unmöglich viel mehr als die obige Definition über die Erregung auszusagen, zumal sich meines Er-

<sup>1)</sup> Wie regelmäßig bei derartigen physiologischen Experimenten, entgifteten sich K und Ca gegenseitig.

achtens sämtliche Schlußfolgerungen, die man über Erregung bzw. Induktion gezogen hat, gleich gut oder gleich schlecht auf die Suszeption oder die Reizstoffbildung beziehen lassen.

### c) Die Reizstoffbildung.

Erst mit dem Nachweis der Reizstoffe betreten wir wieder experimentell gesicherten Boden. Es handelt sich dabei um Stoffe, die — mindestens infolge ihrer besonderen Verteilung — imstande sind, das Wachstum im Sinne einer Georeaktion zu beeinflussen.

Unser Hauptinteresse konzentriert sich: auf die Natur, Verteilung und Wirkung der Reizstoffe. Die Natur der Reizstoffe ist uns noch völlig unbekannt. GRADMANN (1925, S. 203) hat ausgeführt, daß es sich sehr wohl um Stoffe handeln könne, die auch bei anderen Reizprozessen auftreten, ja die sogar ständig in der Pflanze erzeugt werden. Das Wesen der Reizstoffe liegt eben nach unseren heutigen Kenntnissen in der Verteilung. Die Reizstoffverteilung zeigt nämlich in manchen Fällen bereits eine deutlich ausgeprägte Geodorsiventralität; die Oberseite des suszipierenden oder des reagierenden Organs verhält sich anders als die Unterseite. Hierdurch weisen die Reizstoffversuche auch rückwärts auf die Frage nach der Entstehung dieser Geodorsiventralität in den vorausgegangenen Abschnitten der Reizreaktionskette.

Hinsichtlich ihrer (auf die Verteilung zurückgehenden) Wirkung können wir unterscheiden:

a) Tropistisch und  $\beta$ ) tonisch oder diffus wirkende Reizstoffe.

$\alpha$ ) Tropistisch wirkende Reizstoffe. Die ersten Versuche wurden an Pflanzenteilen mit lokalisiertem Suszeptionsorgan, also Wurzeln und Koleoptilen, angestellt. Die Methode (von BOYSEN-JENSEN, 1913, begründet) bestand in der Dekapitation und Übertragung der gereizten Spitze auf einen ungereizten Stumpf. Abb. 4a u. b gibt einen derartigen Versuch<sup>1)</sup> für Haferkoleoptilen nach STARK ( $\beta$ ) schematisch wieder. Es zeigte sich dabei, daß die in der Horizontal-lage gereizte Spitze ihre Geodorsiventralität auf den ungereizten und radiären Stumpf übertragen kann, denn dieser Stumpf krümmt sich nach dem Wiederaufsetzen der Spitze im Sinne der Reizlage der Spitze. Offenbar treten aus der Spitze Reizstoffe in den Stumpf über, die bereits eine radiäre Polarität entsprechend dem Zeichen:  $+\longleftrightarrow-$  in Abb. 4a u. b aufweisen. Der bei „+“ austretende Reizstoff bewirkt ja ein relativ

<sup>1)</sup> Die Zahl der beweiskräftigen Versuche ist leider noch gering. Ein strenger Beweis, daß es sich hier um Reizstoffe handelt, ist ferner durch diesen Versuch allein nicht erbracht; die stoffliche Natur der „Reiz“übertragung ist nur aus dem Vergleich mit ähnlichen Versuchen (namentlich für den Phototropismus, wo die Reizübertragung auch durch Gelatine-zwischenschichten hindurch möglich war), zu erschließen.

stärkeres Wachstum als der bei „—“ austretende<sup>1)</sup>. Unentschieden dagegen bleiben durch diesen Versuch noch folgende Möglichkeiten<sup>2)</sup>.

1. Die Reizstoffe wirken absolut wachstumsfördernd und werden auf der Unterseite in größerer Menge oder Wirksamkeit erzeugt, oder

2. Die Reizstoffe wirken absolut wachstumshemmend und werden auf der Oberseite in größerer Menge oder Wirksamkeit erzeugt.

Selbstverständlich ist auch eine Kombination beider Möglichkeiten denkbar.

Zur Lösung dieser Frage hat man zwei Wege eingeschlagen, nämlich: Entweder die Wirkung der Reizstoffe auf das Längenwachstum direkt geprüft oder Rückschlüsse aus der Natur der geotropischen Endreaktion gezogen.

GRADMANN (4) beschreitet vor allem den ersten Weg; er kommt dabei zum Resultat, daß es sich um wachstumsfördernde Stoffe

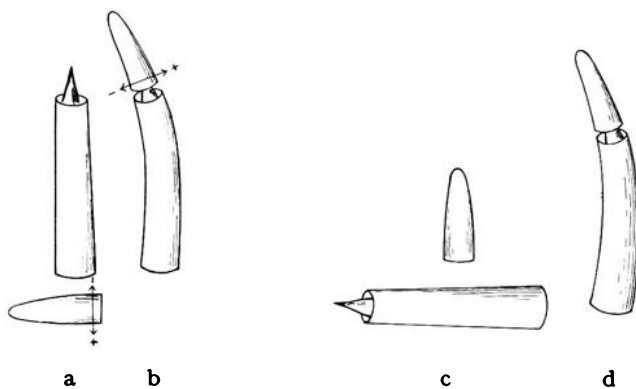


Abb. 4. a, b Dekapitationsversuch nach STARK,  
c, d nach BRAUNER an Haferkoleoptilen.

a und c Schema der Versuchsanordnung; b und d Schema der Resultate.

handelt. Er ließ Reizstoffe seitlich in das reagierende Organ hineindringen (Abb. 5 a).

Zum Versuch verwendete er zwei Internodien eines vierkantigen Labiatenstengels (vor allem *Mentha longifolia*). Das eine Internodium (A in Abb. 5 = Reaktionsinternodium) blieb ungeteilt, das andere Internodium (B in Abb. 5 = Suszeptionsinternodium) wurde der Länge nach halbiert und seine beiden Hälften seitlich (entsprechend der Abb. 5 a) an das un-

<sup>1)</sup> Mit Wurzeln sind analoge Versuche noch nicht geglückt; Versuche von SNOW (1 u. 2), bei denen Spitze und Stümpfe gleichzeitig gereizt wurden, sind wegen der tonischen Spitzenwirkung (siehe unter S. 137) mehrdeutig.

<sup>2)</sup> Weitere (zur Zeit rein theoretische) Möglichkeiten, wie die Vermutung BRAUNERS (1), daß es sich eigentlich bei der Geodorsiventralität der Reizstoffe um eine Permeabilitätsdifferenz für die diffundierenden Reizstoffe handle, seien ebenso wie die angedeutete Frage, ob die Reizstoffdifferenz qualitativer oder quantitativer Natur sei, hier nur kurz erwähnt (vgl. auch hierzu STARK [3] und ZOLLIKOFER [4]).

geteilte Internodium angelegt. Zur leichteren Wanderung der Reizstoffe wurde jeweils an der Berührungsfläche die Epidermis abgeschabt. Dann kamen die drei Internodienstücke fest miteinander verschnürt in Horizontal-lage (entsprechend Abb. 5b). Nach einer derartigen mehrstündigen geotropischen Reizung war das Reaktionsinternodium (*A*) im allgemeinen gegen die Oberseite des Suszeptionsinternodiums (*B<sub>1</sub>*) zu gekrümmt. Das

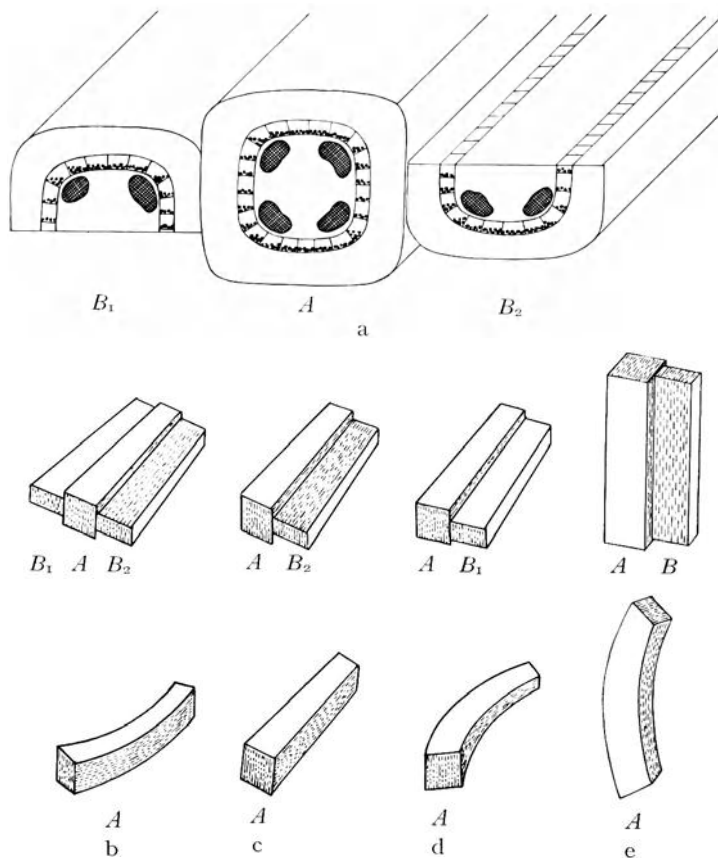


Abb. 5 a—e. Reizstoffnachweis nach GRADMANN (4).

a Grundschema der Versuchsanordnung;  
b—e die einzelnen Versuche; obere Reihe jeweils die Versuchsanordnung,  
untere Reihe jeweils das Resultat.

*A* das ungeteilte Internodium, *B<sub>1</sub>* obere, *B<sub>2</sub>* untere Längshälfte.  
(Die Figuren b—e sind aus GRADMANN [l. c.] entnommen).

Resultat entsprach also den oben geschilderten Versuchen von STARK. Die Oberseite des Suszeptionsinternodiums produzierte offenbar relativ weniger wachstumsfördernde Stoffe als die Unterseite, denn die ihr anliegende Seite des Reaktionsinternodiums wurde konkav (Abb. 5b)<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Nebenbei vollzog sich in allen drei Internodienstücken eine geotropische Aufkrümmung senkrecht zu der in Frage kommenden Krümmung

Auch diese Resultate GRADMANNS bezeugen natürlich nur eine relative Differenz in der Reizstoffbildung zwischen Ober- und Unterseite. Zur Klärung des absoluten Charakters hat GRADMANN analoge Versuche mit einzelnen Hälften angestellt. Dabei ergab sich zunächst eine Komplikation infolge positiver traumatotroper Reaktion. In jeder Lage (auch in der Vertikallage, Abb. 5e) krümmte sich nämlich das Reaktionsinternodium gegen die angelegte Internodiumhälfte. GRADMANN führt das auf (wachstumshemmende) traumatotrope Reizstoffe zurück.

Die eigentlichen Georeizstoffe kommen einzig beim Versuch mit der angelegten Unterhälfte (Abb. 5c) zur Geltung. Sie kompensieren hier nämlich nach GRADMANN die wachstumshemmende Wirkung der traumatotropen Reizstoffe, sie sind also selbst wachstumsfördernd<sup>1)</sup>.

**β) Tonisch wirkende Reizstoffe**, die also nicht selbst eine Polarität schaffen, sondern höchstens eine vorhandene sichtbar machen, hat wohl als erster BRAUNER (I) sicher nachgewiesen. Wir wissen ja bereits aus früheren Versuchen (S. 123 angedeutet), daß dekapitierte Wurzeln, Haferkoleoptilen, wenn sie für sich geotropisch gereizt werden, nicht oder kaum geotropisch reagieren. Setzte nun BRAUNER solchen — in Horizontallage gereizten — Haferkoleoptilen (Abb. 4c und d) nach dem Wiederaufrichten ungereizte — also dauernd vertikal stehende — Koleoptilenspitzen wieder auf, so krümmten sich die Koleoptilenstrünke im Sinne der vorhergehenden Reizlage (Abb. 4d)<sup>2)</sup>. Neuerdings haben CHOLODNY und SEUBERT gezeigt, daß solche tonischen Reize auch von anderen Gebilden als der zugehörigen Organspitze ausgehen können. Nach CHOLODNY (4 u. 5) vermag z. B. eine Koleoptilenspitze (vom Mais) eine derartige Wirkung auf Wurzelstümpfe und in ausgehöhlten Stengeln der Lupinen auszuüben. Setzte er nämlich (ungereizte) Koleoptilenspitzen auf Wurzelstümpfe usw. nach ihrer Horizontallage auf, so führten diese eine positiv geotrope Krümmung aus. Ähnlich krümmten sich ausgehöhlte Lupinenstengel mit eingeschobener Koleoptilenspitze geotropisch auf. Ja SEUBERT wies sogar nach, daß ein entsprechender tonischer Effekt auf Koleoptilenstrünke durch Speichel, Maltose, Malzpreßsaft usw. ausgeübt wird. Immer wird durch diese (also durchaus nicht spezifischen) Reizstoffe die Wirkung des Stumpfes

---

in der Horizontalebene. Diese geotropische Aufkrümmung kann hier unberücksichtigt bleiben.

<sup>1)</sup> Ganz einwandfrei sicher sind die letzteren experimentellen Ergebnisse nach GRADMANNS eigenen Worten noch nicht. Auch bei einigen weiteren hier anschließenden Versuchen GRADMANNS — deren Besprechung zu weit führen würde — wird man schwer das Bedenken los, daß traumatotrope Vorgänge stark das Bild trüben.

<sup>2)</sup> Die spezielle Auffassung BRAUNERS, daß es sich bei der Schwerkraftwirkung des Stumpfes um eine Permeabilitätsänderung handle, ist nach STARK (3) nicht erwiesen und steht im Widerspruch mit den Ergebnissen ZOLLIKOFERS (4), siehe unten S. 138.



so verstärkt, daß eine Krümmung, die ohne die Reizstoffwirkung nicht oder kaum eingetreten wäre, nun deutlich wird<sup>1)</sup>.

Beispielsweise betrug der durchschnittliche Krümmungswinkel:

bei intakten Pflanzen	38°
„ dekapitierten Pflanzen mit aufgesetztem Speichelagar	20°
„ „ „ „ „ reinem Agar	5°
„ „ „ „ wieder aufgesetzter Spitze	18°

γ) Die Entstehung der Geodorsiventralität. Wie erwähnt, können wir aus der Verteilung der entstehenden tropistisch wirkenden Reizstoffe einen Blick rückwärts werfen auf das Gebiet der Reizsuszeption bzw. der Induktion der Geodorsiventralität. Wir sahen, daß auch in isolierten Längshälften, wie beim GRADMANNschen Versuch, ein Unterschied in der Reizstoffbildung entsprechend der Geodorsiventralität auftritt. Die Entstehung der Geodorsiventralität ist also eine Funktion der beiden Hälften und unabhängig vom Zusammenwirken der Hälften gegeneinander.

Nun sahen wir ferner, daß der erste Suszeptionsvorgang — nach allen bisherigen Untersuchungen — in einer Verlagerung des Zellinhalts besteht, d. h. wenn wir z. B. zum Bilde der Statolithenstärke greifen, sich als Herabsinken der Stärkeköerner abspielt. Die Befunde über die Geodorsiventralität der Reizstoffe in den isolierten Hälften zwingen uns darum zur weiteren Schlußfolgerung, daß die Zellumlagerung eine andere Wirkung hat, wenn sie radial einwärts (in bezug auf die Organachse) als wenn sie radial auswärts erfolgt: Die suszipierende Zelle muß radiär polarisiert sein<sup>2)</sup>.

GRADMANN (4) hat auch diese Schlußfolgerung aus seinen Ergebnissen gezogen. Seiner Auffassung nach wirkt sich nur eine Verlagerung der Statolithen gegen die radiär auswärts schauenden Zellenden als Geosuszeption aus, da nur in der Organunterhälfte (bei geonegativen Organen) Reizstoffe nach seinen Versuchsergebnissen gebildet werden.

#### d) Reizstoffleitung.

Für den Geotropismus bestehen sehr wenige eigene Anhaltspunkte über die Art der Reizstoffleitung. SNOW (1) hat (vgl. Abb. 6 a—c) nachgewiesen, daß an Wurzeln die Reizstoffe (offenbar tonischer

<sup>1)</sup> Wegen weiterer Einzelheiten über die Wachstumswirkungen dieser Reizstoffe muß auf die Originalliteratur selbst verwiesen werden (SEUBERT, SÖDING [1]).

<sup>2)</sup> Diese Schlußfolgerung ist bereits aus früheren Halbierungsversuchen, bei denen die Endreaktion beobachtet wurde, gezogen worden, z. B. von NOLL und neuerdings auf Grund der SCHTSCHERBACKSchen Versuche von RENNER. Natürlich werden die Schlußfolgerungen um so beweiskräftiger, auf je frühere Stadien der entstehenden Geodorsiventralität man sich beziehen kann (s. a. unten S. 145).

Natur) nicht „um die Ecke“, sondern in gerader Linie wandern, da zwei Einschnitte hintereinander von entgegengesetzten Seiten her (vgl. Abb. 6c) eine völlige Unterbrechung der Reizstoffleitung herbeiführen. PURDY wies nach, daß an negativ geotropen Haferkoleoptilen Einschnitte in die Unterseite die Reizstoffausbreitung viel mehr hemmen als solche in die Oberseite (Abb. 6 d u. e), während SNOW das entgegengesetzte Resultat an den positiv geotropen Wurzeln erhielt (Abb. 6 a u. b). Immer ist also die Unterbrechung der konvex werdenden Seite für die Reizstoffleitung besonders nachteilig. Auch diese Wurzel-

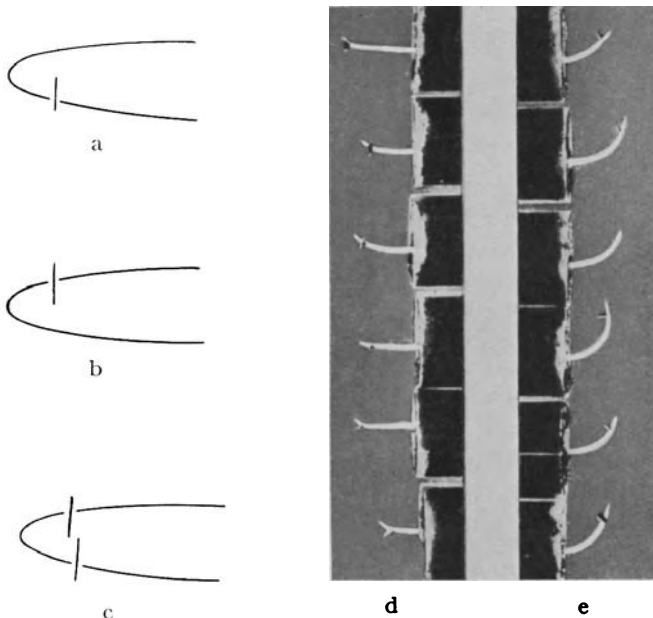


Abb. 6.

a—c. Schema der Unterbrechung der Reizleitung in der Wurzelspitze nach SNOW.

a Unterseite, b Oberseite, c Unter- und Oberseite.

d, e. Geotropische Aufkrümmung von Haferkoleoptilen mit einseitigem Einschnitt: d auf der Unterseite; e auf der Oberseite. (Nach PURDY.)

ergebnisse würden gleichfalls im Sinne einer Produktion wachstumsfördernder Reizstoffe zu deuten sein, wenn nicht die gleichzeitige Reizung von Spitze und Organ-Hauptteil das Resultat etwas undurchsichtig machen würde. GRADMANN zeigte (5) an seinen negativ geotropen Sprossen, daß die Reizstoffe durch feuchtes Fließpapier dringen; sie dürften also — gleich den hapt- und phototropischen Reizstoffen — die Fähigkeit besitzen, durch Diffusion zu wandern. ZOLLIKOFER (4) hat bei Paniceen-Koleoptilen eine Hemmung der Reizstoffleitung durch Ansenzen am oberen Ende des Hypokotyls erzielt. ZOLLIKOFER nimmt

an, daß die Wasserarmut des angesengten Parenchyms das Hindernis für die Reizstoffleitung bildet. Jedenfalls steht das Ergebnis mit der Annahme einer Reizstoffleitung durch Diffusion im Einklang.

Bemerkenswert ist die Feststellung von COPELAND (2 und 4), daß die Übertragung geotropischer Krümmungsimpulse nicht auf morphologische Einheiten beschränkt ist. So findet die Suszeption der positiv geotropischen Krümmung eines Hypokotyls von Keimlingen (nicht im Hypokotyl, sondern) in der Wurzelspitze statt. Eine bevorzugte Richtung der Reizstoffleitung (basalwärts oder apikalwärts), ist wohl nirgends mit Sicherheit nachgewiesen.

### e) Die Endreaktion.

Wir fassen unter Endreaktion diejenigen Abschnitte der Reizreaktionskette zusammen, die sich unmittelbar auf die sichtbare geotropische Krümmung beziehen.

**a) Der äußere Ablauf.** Beobachtet man mit bloßem Auge, so verstreichen — auch bei rasch sich krümmenden Objekten wie etwa Keimpflanzen — im allgemeinen 30—50 Minuten zwischen dem Beginn einer geotropischen Reizung und dem Beginn der deutlichen Krümmung (Reaktionszeit vgl. S. 151). Anders bei mikroskopischer Betrachtung. Hier liegen gerade für die gebräuchlichsten reizphysiologischen Objekte, für Haferkoleoptilen, Kresse-, Lupinen-, Bohnenwurzeln u. a. Angaben vor, daß (selbst nach kurzen Reizungen) die geotropische Krümmung beginnt, praktisch genommen, sobald man das Objekt beobachten kann<sup>1)</sup>. Z. B. gibt Abb. 7 b (nach MAILLEFER [3]) die Spitzenablenkung einer Haferkoleoptile wieder, die 15 Sekunden, 2 und 5 Minuten horizontal gelegt und dann in vertikaler Stellung beobachtet wurde.

Für den weiteren Ablauf der Krümmung ist es sehr wesentlich, wie lange man geotropisch reizt.

Legt man das betreffende Organ relativ kurze Zeit, also höchstens so lange bis die geotropische Krümmung deutlich wird, horizontal und entzieht es darauf einer einseitigen Schwerkraftwirkung<sup>2)</sup>, so nimmt die Krümmung zwar bis zu einem gewissen Zeitpunkt zu, geht dann aber (vgl. die Kurven Abb. 7) wieder langsam zurück, ja es kann sogar anschließend eine Krümmung in entgegengesetzter Richtung eintreten (Abb. 7a). Nach LUNDEGÅRDH (6) gliedert sich dabei ein derartiger Krümmungsablauf (namentlich für Wurzeln) in drei durch ihre Bewegungsgeschwindigkeit gekennzeichnete Abschnitte<sup>3)</sup>:

<sup>1)</sup> MOISESCU, POLOWZOW, MAILLEFER, ZIMMERMANN (3), U. WEBER. Gegenteilige Angaben (z. B. von ZIELINSKI) sind meist sehr allgemein gehalten.

<sup>2)</sup> Indem man es wieder vertikal stellt oder auf einer horizontalen Klinostatennachse rotieren läßt.

<sup>3)</sup> Die Angaben TRÖNDLES (1) von der Gleichförmigkeit der Bewegung beziehen sich erst auf die Zeit nach dem Ablauf der ersten 40 Reaktionsminuten.

1. Die Startphase mit verhältnismäßig geringer Geschwindigkeit,
2. Die eumotorische Phase, d. h. der Zeitabschnitt, innerhalb dessen die Krümmung mit der größten Intensität durchgeführt wird und
3. Die Phase der Gegenreaktion, die mit einem Nachlassen der

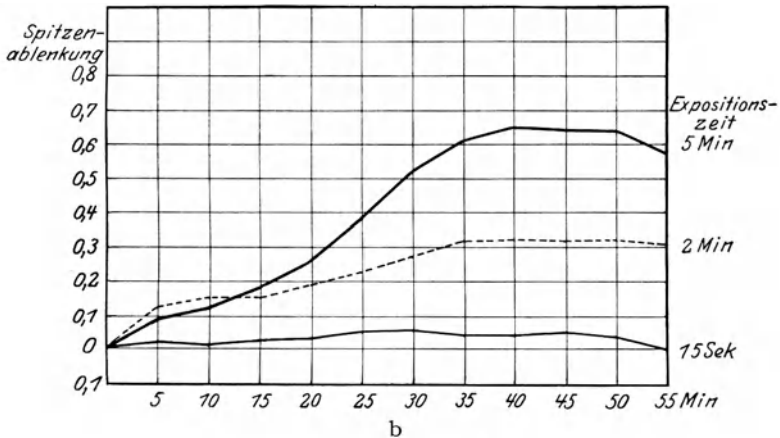
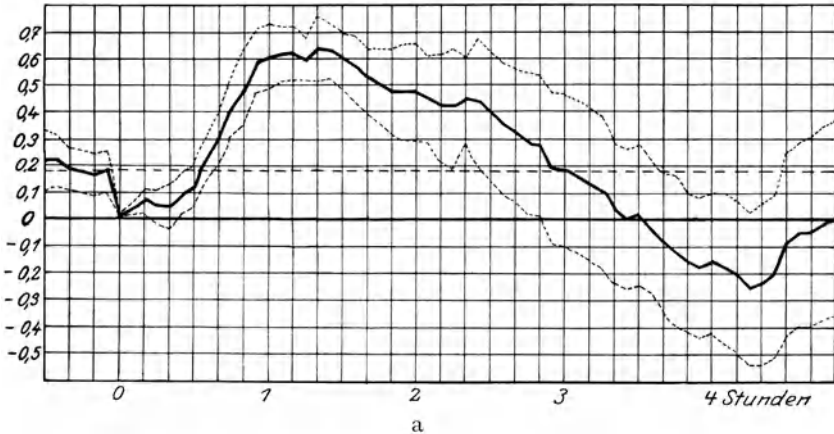


Abb. 7 a, b. Der Verlauf der *mittleren Spitzenablenkung* von Haferkoleoptilen.  
 a Der Gesamtablauf der Spitzenablenkung innerhalb von 5 Stunden. Die Koleoptilen wurden *in der Hauptnutations Ebene* 5 Minuten horizontal gelegt (entsprechend dem Kurvenabfall vor 0 Uhr) und in Vertikallage weiter beobachtet. (Aus MAILLEFER 1915, Fig. 2, S. 378.) Ausgezogene Kurve = mittlere Spitzenablenkung; gestrichelte Kurven = doppelter mittlerer Fehler.  
 b Ablauf der Spitzenablenkung innerhalb der 1. Stunde nach einer Horizontalallage von 5 Min. (stark ausgezogene Kurve), von 2 Min. (gestrichelte Kurve) und von 15 Sek. (schwach ausgezogene Kurve).

(Aus MAILLEFER 1912, Fig. 18, 19, 20.)

Abszisse: Zeit a in Stunden und b Minuten. Ordinate: Spitzenablenkung in Millimeter.

Geschwindigkeit beginnt und schließlich zu einem Ausgleich oder einer Gegenkrümmung führt.

Diese drei Phasen sind jedoch weder nach der in Abb. 7a wiedergegebenen Spitzenablenkung noch nach den LUNDEGARDHschen Tabellen scharf abgegrenzt. Es scheint mir darum schwer, irgendeine Theorie zur Analyse der Endreaktionen auf die Geschwindigkeitsunterschiede der einzelnen Phasen zu gründen, wie das in verschiedener Weise MAILLEFER und LUNDEGARDH versuchen. Lediglich für den Rückgang der Krümmung, der sich zunächst in einem Abnehmen der Krümmungsgeschwindigkeit geltend macht, darf man wohl mit Sicherheit einen gesonderten Reizvorgang, den S. 146 besprochenen Autotropismus geltend machen.

Schwieriger zu deuten ist dagegen das allmähliche Ansteigen der Geschwindigkeit in der ersten Phase. MAILLEFER führt es bei Haferkoleoptilen darauf zurück, daß infolge der geotropischen Horizontallage zunächst eine kurze Periode positiver Reaktion vorangeht (vgl. den Kurvenabfall in Abb. 7a während der Reizlage). Diese positive Reaktion selbst ist jedoch noch umstritten. Während MAILLEFER in ihr eine direkte Nachwirkung des passiven Durchbiegens sieht, schließt U. WEBER aus seinen Wachstumsmessungen auf einen aktiven Reizvorgang.

Hält die geotropische Reizung längere Zeit an, indem man das betreffende Organ horizontal liegen läßt, so schreitet auch die geotropische Krümmung im allgemeinen so lange fort, bis die Vertikallage (mindestens der wachstumsfähigen Teile) wieder erreicht ist. Namentlich bei negativ geotropischen Organen pendelt das sich aufkrümmende Organ sogar zunächst noch über die Vertikallage hinaus<sup>1)</sup> (Abb. 1 b).

Im großen und ganzen spielt sich die geotropische Reaktion in der gesamten Wachstumszone ab. Doch gibt es auch Fälle scharf lokalisierter geotropischer Reaktion. So ist z. B. bei den Gramineenkeimlingen gegenüber der vorzugsweise suszipierenden Spitze der basale Teil vorzugsweise reaktionsfähig. Namentlich bei den Paniceen ist das sehr auffällig, da hier das Hypokotyl (unterhalb der suszipierenden Koleoptile) fast allein reagiert. Doch konnte gerade hier ZOLLIKOFER (4) nachweisen, daß bei geeigneter Versuchsanordnung (Unterbrechung der Reizstoffleitung durch Ansengen) auch die Koleoptile zu einer deutlichen geotropischen Reaktion veranlaßt werden kann.

Eine zweite Gruppe von Organen mit lokalisierter geotropischer Reaktion stellen die sogenannten Gelenke dar. Es handelt sich durchweg um etwas verdickte Achsenteile, die durch ihren Reichtum an parenchymatischem und kollenchymatischem Gewebe sowie durch die zentrale Lage der starren Leitbündel sich einen hohen Grad von

<sup>1)</sup> Den Krümmungsablauf bei anfänglicher Behinderung siehe MORGENSTERN, OVERBECK.

Biegungsfähigkeit bewahrt haben. Die Sproßachsgelenke, wie bei den Grashalmen, Labiatenstengeln, sind meist an den Stengelknoten ausgebildet (weitere Beispiele vgl. LEHMANN und GOEBEL [8]). Für diese Gelenke ist es charakteristisch, daß zur Ausführung von geotropischen Krümmungen das bereits erloschene Längenwachstum wieder aufleben kann. (Über Gelenke vgl. auch unten S. 195 und 225.)

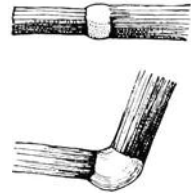


Abb. 8. Das geotropische Aufkrümmen eines Grasknotens (aus JOST [4a], nach NOLL).

Auch bei mehrjährigen Bäumen kann es noch zu einer geotropischen Aufkrümmung kommen, nachdem das normale Längenwachstum längst erloschen ist (ENGLER, JACCARD [3]).

**β) Die Analyse der Endreaktion.** Wir wissen seit den Untersuchungen von SACHS (2), daß die Endreaktion beim Geotropismus in einer ungleichen *Längenausdehnung* der Ober- und Unterseite besteht; diese ungleiche Expansion wiederum besteht in einer *ungleichen Vergrößerung* (und nicht etwa Vermehrungsgeschwindigkeit) der *Zellen* auf der Ober- und Unterseite (Abb. 9). Auch das Problem der Endreaktion ist also im Grunde ein zellphysiologisches: Wie kommt die ungleiche Ausdehnung der Zellen auf Ober- und Unterseite zustande?

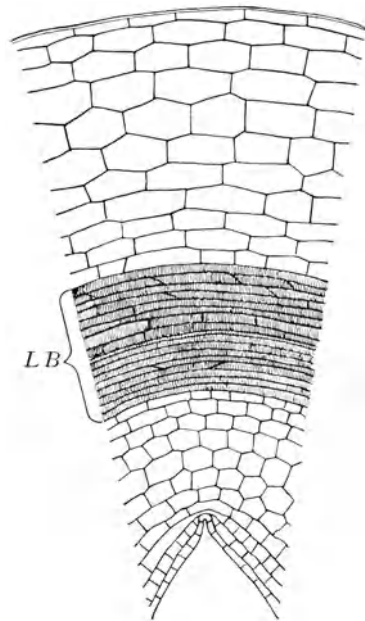


Abb. 9. Längsschnitt des Biegungsscheitels einer stark geotropisch gekrümmten Wurzel (nach CIESIELSKI).  
LB = Leitbündel.

**aa) Zeitliche Folge der einzelnen Prozesse.** Seit den Untersuchungen von DE VRIES ist bereits bekannt, daß die ungleiche Ausdehnung der Zellen sich meist in zwei Phasen vollzieht:

In der ersten Phase beruht sie auf Verschiedenheiten in den osmotischen Zustandsgrößen; denn eine Plasmolyse des noch schwach gekrümmten Organs macht die Krümmung mehr oder minder rückgängig. Z. B. geht nach TRÖNDLE (3) eine Krümmung bei Lupinenwurzeln noch völlig zurück, wenn der Krümmungsradius nicht mehr als  $18^\circ$  beträgt<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Nachprüfungen durch URSPRUNG und BLUM (2) und OVERBECK ergaben ein etwas schwächeres Zurückgehen, doch ändert das nichts Prinzipielles.

In der zweiten Phase der Krümmung wird die ungleiche Zellausdehnung durch Wachstum fixiert, sie bleibt also auch nach Plasmolyse erhalten<sup>1)</sup>.

Als dritte Phase wäre dann allenfalls der autotrope Ausgleich zu nennen.

Osmotische Zustandsgrößen. Das Interesse konzentrierte sich bisher vorwiegend auf die erste Phase der Endreaktion, die Änderung der osmotischen Zustandsgrößen. Eine größere Zellausdehnung könnte hier bewirkt werden:

a) Durch eine Zunahme des osmotischen Wertes des Zellinhaltes.

b) Durch eine größere Dehnungsmöglichkeit der Membran, so daß die ganze Zelle auch bei gleichem osmotischen Wert (und damit gleicher Saugkraft) des Zellinhaltes eine erhöhte Saugkraft der ganzen Zelle zeigt.

Bereits die früheren Untersuchungen von WORTMANN (2), NOLL (3), KERSTAN bis TRÖNDLE (3) haben ebenso wie die neueren Messungen von URSPRUNG und BLUM (2) sowie OVERBECK immer wieder<sup>2)</sup> bestätigt, daß der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse auf den antagonistischen Seiten gleich, oder auf der konkav werdenden Seite sogar größer ist<sup>3)</sup>. Die letztgenannten Autoren haben nun neuerdings auch den positiven Nachweis geführt, daß die Saugkraft der Zelle auf der *konvex* werdenden Seite erheblich größer ist als auf der Konkavseite, während der Turgordruck sich gerade umgekehrt verhält. So fanden URSPRUNG und BLUM (2) an geotropisch sich krümmenden *Vicia Faba*-Wurzeln folgende osmotische Zustandsgrößen:

	Osmotischer Wert <sup>4)</sup> bei Grenzplasmolyse	Normale Saugkraft der Zellen <sup>5)</sup>	Turgordruck <sup>5)</sup>
Konvex-Seite	0,38—0,46	ca. 8	< 4
Konkav-Seite	0,40—0,43	< 1	7—10

Damit ist im Prinzip der Nachweis geführt, daß als erste Veränderung bei der Endreaktion die Membranbeschaffenheit sich ändert.

<sup>1)</sup> Die Auffassung von KOHL, daß die geotropische Krümmung auf einer aktiven Verkürzung der konkav werdenden Seite beruhe, kann heute wohl als erledigt gelten. Die Variationsbewegungen mancher Gelenke, die ohne bleibendes Wachstum erfolgen, werden S. 195 ff. besprochen.

<sup>2)</sup> Ausnahmen: Die Gelenke bei einigen Gräsern (PFEFFER [5]).

<sup>3)</sup> Bereits SACHS (7) und WORTMANN (1) haben mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß es bei „einzelligen“ Organismen (wie den Fäden von *Phycomyces* und *Vaucheria*) unmöglich ist, eine geotropische Krümmung auf einen verschiedenen osmotischen Wert der antagonistischen Flanken zurückzuführen.

<sup>4)</sup> Gemessen in Mol. Rohrzucker. Die Werte entsprechen einer Saugkraft des Zellinhaltes von 10,5—13 Atm.

<sup>5)</sup> Gemessen in Atmosphären.

Im einzelnen bestehen jedoch noch Auffassungsdifferenzen, ob diese größere Dehnung der Membran bereits als eine „aktive“ Einleitung des späteren (Intussuszeptions)-Wachstums der Membran aufzufassen ist (URSPRUNG und BLUM) oder ob die Membran „passiv“ durch den allerdings auf der Konvexseite schwachen Turgordruck gedehnt wird. Auch bei der letzteren Auffassung, die namentlich OVERBECK an Hand seines Nachweises einer Membranüberdehnung durch Turgordruck eingehend diskutiert, dürfte wohl als primärer Akt eine Veränderung der Membranqualität, nämlich eine größere Dehnungsfähigkeit der Membran anzunehmen sein. Denn am Gesamtbild der osmotischen Zustandsgrößen, wie es URSPRUNG und BLUM geschaffen haben, ändert der Einwand OVERBECKS, wie O. selbst angibt, nichts. Übrigens sprach bereits der Nachweis NOLLS (3), daß sich geotropisch gereizte Organe leichter in Richtung der konkav werdenden Seite biegen lassen, für die jetzt direkt nachgewiesenen Membranänderungen.

Eine Anzahl weiterer stofflicher Veränderungen im geotropisch gereizten Organ sind so unsicher und ihr Zusammenhang mit dem Ablauf der Reizreaktionskette ist noch so wenig zu übersehen, daß wir sie hier nur registrierend vermerken können.

Hierher gehört zunächst die vermehrte Bildung eines Phenolderivates, der „Homogentisinsäure“, welche CZAPEK (6) angegeben hatte. Nachprüfungen durch GROTTIAN, SCHULZE und CASTARO, LINSBAUER und GRAFE haben durchweg ein negatives Resultat ergeben, so daß sich derzeit hierüber nichts Bestimmtes aussagen läßt.

Einen vermehrten Wassergehalt in der Konvexseite hatte bereits GR. KRAUS angegeben; diese Feststellung paßt an und für sich sehr gut zur Zunahme der Saugkraft während der Endreaktion, doch fehlt eine genaue Analyse des zeitlichen Zusammenhanges. Auch hat PHILLIPS gegen die von SCHLEY (1) bestätigten Resultate Bedenken erhoben.

Mit ähnlicher Unsicherheit stehen wir heute den gleichfalls von GR. KRAUS ausgehenden und durch E. SCHLEY wieder aufgenommenen Angaben über Säure- und Zuckeränderungen im gereizten Organ gegenüber, da auch für die Aziditätsänderungen die gegenteiligen Resultate PHILLIPS entgegenstehen, oder wie bei den Zuckeränderungen die prozentualen Differenzen zwischen Ober- und Unterseite minimal sind (vgl. die Kritik von FITTING [3]).

Eine Änderung der elektrischen Leitfähigkeit glaubt SMALL (1) in den geotropisch gereizten Wurzelspitzen von *Vicia Faba* nachgewiesen zu haben. Und zwar nimmt unmittelbar nach der Reizung die Leitfähigkeit auf der Unterseite stärker ab als auf der Oberseite.

Das Ergebnis ist zweifellos sehr interessant, man muß aber bedauern, daß es bisher lediglich mit einer (nach SMALLS eigener Auffassung) nicht ganz einwandfreien objektiven Methodik gewonnen ist. Ganz unhaltbar scheinen mir namentlich die quantitativen Ergebnisse (Ablenkungswinkel!) zu sein, da hier dieselben Wurzeln hintereinander in den verschiedenen Reizlagen gereizt wurden, ohne daß (mindestens nach dem Protokoll) die Nachwirkung der vorangehenden Reizung genügend berücksichtigt ist. Eine Diskussion über SMALLS theoretische Auffassungen ist daher wohl noch verfrüht.

Möglicherweise gehört in die Reizreaktionskette die Zunahme der Atmung, welche E. SCHLEY an geotropisch gereizten Wurzeln gefunden hat.



Der Autotropismus. Auch den Autotropismus, d. h. die Gegenkrümmung oder die dritte Phase der Endreaktion nach LUNDEGÅRDH (6) müssen wir hier kurz erwähnen, obwohl sein Zusammenhang mit der geotropischen Reizreaktionskette noch nicht recht geklärt ist. Daß es sich um einen echten Reizvorgang handelt, hatte bereits CZAPEK (1) nachgewiesen. Als auslösendes Moment hatte man bisher durchweg die Krümmung selbst angesehen, da der Autotropismus in gleicher Weise sich bei jeder Krümmung (einerlei ob Reizprozeß oder mechanischer Vorgang) einstellt. Die Feststellung, daß die Wachstumsreaktionen beim Geotropismus einen ähnlichen wellenförmigen Verlauf haben wie beim Phototropismus (ZOLLIKOFER [2]), KONINGSBERGER (1)<sup>1)</sup> und WEBER (siehe unten S. 147f.) legen aber die Vermutung nahe, daß der Autotropismus ein integrierender Bestandteil dieser Wachstumsreaktion selbst ist. Autotrope Ausgleichsbewegungen setzen auch bereits bei andauernder Schwereeinwirkung ein und nicht erst, wenn wir z. B. das Organ auf der horizontalen Klinostatenachse rotieren lassen (SIMON [2]).

Den äußeren Ablauf autotroper Krümmungen bei Wurzeln hat LUNDEGÅRDH (6) neuerdings beschrieben. Die Krümmungen beginnen auch hier an der Spitze. Im allgemeinen führen sie zu einer Geradestreckung des Organs (daher die Bezeichnung VÖCHTINGS: Rektipetalität). Besonders starke Überkrümmungen hat BARANETZKI (2) gefunden, doch konnte HARDER diese Angaben nicht bestätigen. Bei Haferkoleoptilen setzen infolge der Überkrümmung starke Pendelbewegungen ein, wenn die geotropische Krümmung in der Nutationsebene erfolgt (MAILLEFER [4]).

Soviel man weiß, klingen auch alle früheren Glieder der Reizreaktionskette ähnlich ab wie die Endreaktion. Man hat z. B. auf ein Abklingen der „Erregung“ die Nichtaddierbarkeit zweier „unterschwelliger“ Reize, die durch eine das Relaxationsverhältnis überschreitende Ruhepause getrennt sind, bezogen (vgl. hierzu z. B. FITTING [1], OHNO und unten S. 152). Sichere Nachweise über das Abklingen der einzelnen Glieder der Reizreaktionskette fehlen jedoch; insbesondere auch über die prinzipiell sehr wesentliche Frage, in welcher energetischen Beziehung das Abklingen eines Gliedes zum Ablauf des nächstfolgenden steht<sup>2)</sup>.

**ββ) Räumliche Beziehungen der Endreaktionsprozesse. (Geowachstumsreaktion von Ober- und Unterseite).** Die Probleme, die von NOLL (z. B. 3) und HABERLANDT (3) in Angriff genommen und neuerdings insbesondere durch RENNEN herausgearbeitet sind, stehen in einer

<sup>1)</sup> Vgl. zu dieser Frage auch KONINGSBERGER (2), da hier K. seine Auffassung vom Autotropismus und dessen Beziehungen zur (phototropischen) Reizreaktionskette ausführlicher darlegt, sowie das diesbezügliche Referat von SIERP (Zeitschr. f. Botanik 16, 578. 1924). Ferner sei auf die Diskussion bei LUNDEGÅRDH (6) hingewiesen.

<sup>2)</sup> Vgl. auch unten Seite 150 Anm. 1.

gewissen Beziehung zu BLAAUWS Phototropismustheorie. Es dreht sich auch beim Geotropismus um die Frage, wie die Geowachstumsreaktionen in den beiden Hälften verlaufen und ob ihre Differenzen genügen, um die Krümmung des ganzen Organs zu erklären. Es liegt im Grunde das entwicklungsphysiologische Problem vor, ob die geotropische Krümmung lediglich die Summe der Georeaktionen der einzelnen Teile (vor allem der antagonistisch wirkenden Hälften) darstellt oder ob sich in ihr irgendein Ganzheitsfaktor äußert<sup>1)</sup>. Um das Hauptresultat gleich vorweg zu nehmen: Die geotropische Krümmung läßt sich aus den Geowachstumsreaktionen der einzelnen Hälften verstehen, wir brauchen zu ihrer Erklärung keinen Ganzheitsfaktor zu Hilfe nehmen<sup>2)</sup>.

Das Gesamtwachstum der Längshälften. Die hierher gehörigen Versuche<sup>3)</sup> sind natürlich zum großen Teile an längshalbierten Organen durchgeführt. Aufbauend auf die Untersuchungen von SACHS (4) und COPELAND (1) hat sich namentlich SCHTSCHERBACK mit dieser Frage beschäftigt und festgestellt, daß an längsgespaltene Sprossen von *Lupinus albus* die untere Längshälfte<sup>4)</sup> eine erhebliche Wachstumsbeschleunigung, die obere Hälfte aber eine so starke Hemmung erfährt, daß das Wachstum nahezu sistiert werden kann. Im Prinzip übereinstimmende Resultate liegen neuerdings auch vor von JOST (6) an Grasknoten und GRADMANN (4). All diese Versuche zeigen also, daß isolierte Hälften prinzipiell die gleiche Wachstumsdifferenz aufweisen, wie im intakten, geotropisch sich krümmenden Organ.

Die Bedeutung dieser eindeutigen Resultate wurde zeitweise dadurch verkannt, daß bei diesen Versuchen Komplikationen hineinspielen. Zunächst wachsen natürlich Pflanzenorgane nach einer schweren Verwundung wie einer Längshalbierung schlechter als intakte, es spielt also ein tonischer Wundreiz mit. Außerdem wirkt die Schwerkraft bei verschiedenen Objekten nach dem Horizontallegen verschieden stark tonisch auf das Gesamtwachstum (S. 169).

Ferner spielen sich (auch in jeder Hälfte für sich genommen) tropistische Vorgänge ab. Durch traumatotrope Krümmungen spreizen im all-

<sup>1)</sup> Bei dieser Übereinstimmung zwischen Geotropismus und Phototropismus soll jedoch nicht übersehen werden, daß gerade hinsichtlich der Frage: „Was bestimmt die Geo- bzw. Photopolarität: die Reizrichtung oder das Reizgefälle?“ zwischen Geotropismus und Phototropismus (wenigstens nach der BLAAUWSchen Auffassung) eine fundamentale Differenz besteht. Beim Geotropismus wird der Gegensatz zwischen Ober- und Unterseite im wesentlichen durch die Angriffsrichtung der Schwerkraft (radial einwärts oder auswärts) bestimmt, wie wir schon anlässlich der Reizstoffbildung feststellen konnten.

<sup>2)</sup> Wegen des naheliegenden Vergleichs mit J. LOEBS Tropismenlehre vergleiche die kritische Besprechung von BUDDENBROCK (1).

<sup>3)</sup> An negativ geotropischen Organen. Wurzelversuche blieben meist ohne Erfolg.

<sup>4)</sup> Bei normaler Lagerung, also Schnittfläche nach oben!

gemeinen die beiden Hälften. Dann aber erzeugt die Schwerkraft, wie wir besonders hervorheben wollen, auch in den isolierten Hälften noch ein Wachstumsgefälle. In der Unterhälfte ist das Wachstumsgefälle meist besonders stark, so daß es zu einer allgemein konstatierten geotropischen Aufkrümmung (auch entgegen einer traumatotropen Krümmung) kommt. Ja selbst die Oberhälfte reagiert z. B. bei Grasknoten (JOST [6]) mit einer deutlichen Aufkrümmung. Dagegen krümmen sich Mittellamellen bei horizontaler Lage der Schnittflächen nicht auf, während dies bei vertikaler Stellung der Schnittfläche der Fall ist (SCHTSCHERBACK).

Sowohl die Wachstumsdifferenz zwischen Ober- und Unterseite wie die Feststellung eines Wachstumsgefälles in Ober- und Unterhälfte, nicht aber in Mittellamellen, paßt sehr gut zu den Befunden der Reizstoffbildung in beiden Hälften (S. 134) sowie zur Annahme, daß der Schwerkereiz nur dann eine Reizreaktionskette auslöst, wenn die Verlagerung der Statolithen radial auswärts erfolgt. Dagegen fehlt derzeit eine Übereinstimmung für die Tatsache, daß auch Oberhälften für sich geotropisch reagieren. Wir sind hier zunächst noch auf zwei Hilfshypothesen angewiesen: entweder die Erzeugung wachstumshemmender Stoffe auf eine Statolithenverlagerung radial einwärts hin oder die Auslösung einer Reizreaktionskette durch die Verlagerung der Statolithen gegen die Radialwände (also senkrecht zur radialen Richtung)<sup>1)</sup>.

Die Wachstumskurven der Hälften. In einer soeben erscheinenden Arbeit zeigt U. WEBER<sup>2)</sup>, daß diese unterschiedliche Reaktion von Ober- und Unterseite eine deutliche wellenförmig verlaufende Geowachstumsreaktion ist, daß aber bei geonegativen Organen die Unterseite früher ein Wachstumsmaximum aufweist als die Oberseite. Da so eigentlich zwischen der Geowachstumsreaktion von Ober- und Unterseite (bei kurzer Reizung) nur eine Phasendifferenz vorhanden ist, geht auch der autotrope Ausgleich auf diese Geowachstumsreaktion zurück. Auch an ungeteilten Koleoptilen hat U. WEBER ähnliche Geowachstumsreaktionen an Hälften nachgewiesen. Bei seinen Objekten bleibt das Wachstum der Mittellinie während der geotropischen Reaktion einigermaßen konstant.

Als derzeitiges **Gesamtresultat** der qualitativen Analyse der Reizreaktionskette können wir feststellen:

1. **Suszeption.** Der erste Suszeptionsvorgang besteht mit allergrößter Wahrscheinlichkeit in einer Verlagerung der Zellinhaltsbestandteile („Statolithen“) unter dem Einfluß der wirksamen Massenbeschleunigung. Gut begründet ist die Auffassung, daß dabei leicht verlagerebare Stärkekörner („Statolithenstärke“) eine entscheidende Rolle spielen.

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu JOST (6) und GRADMANN (4). Es sei auch hier darauf hingewiesen, daß diese Feststellungen über die Polarität beim Geotropismus völlig den Vorstellungen von SMALL (2) u. a. widersprechen, nach denen die Polarität des geotropischen Organs durch Summierung gleichgerichtet polarisierter Zellen zustande kommen soll (vgl. S. 132).

<sup>2)</sup> Der Verfasser hatte die große Freundlichkeit, für die ich ihm herzlich danke, mir die Einsicht in sein Manuskript bereits vor Drucklegung zu gestatten, so daß ich seine Resultate hier wenigstens kurz verwerthen kann.

Die an diese Massenverlagerung anschließenden Prozesse der Reizreaktionskette sind uns noch unbekannt. Insbesondere gilt das für etwaige elektroenergetische Veränderungen. Solche werden sich zwar sicher im Zusammenhang mit Zellumlagerungen abspielen. Im Gegensatz zu den erwähnten Massenverlagerungen sind sie aber bisher weder direkt in lebenden Pflanzenzellen festgestellt<sup>1)</sup>, noch haben wir (namentlich bei ihrem sehr geringen Ausmaß) irgendeinen halbwegs gesicherten Beweis dafür, daß sie nicht nur belanglose Begleiterscheinungen der Zellumlagerung sind. Bei Wurzeln und manchen Koleoptilen (z. B. Hafer) ist die Suszeptionsfähigkeit auf die Spitze lokalisiert.

**2. Erregung (Induktion).** Ebenso unklar sind uns auch diese ersten physiologischen Prozesse. Aus der Art der Reizstoffbildung können wir nur erschließen, daß sich bei der Induktion die Polarität der suszipierenden Zellen bemerkbar macht; die Umlagerung des Zellinhaltes radiär einwärts wirkt anders als die Umlagerung radiär auswärts.

**3. Bildung der Reizstoffe.** Wachstumsregulierende Reizstoffe („Hormone“) werden (vermutlich in den suszipierenden Zellen) im weiteren Verlauf des Reizreaktionsprozesses gebildet.

**a) Tropistisch wirkende Reizstoffe.** Bei ihnen macht sich bereits die Geodorsiventralität geltend. Infolge der polaren Struktur der suszipierenden Zelle verhalten sich Ober- und Unterseite des Organs verschieden. Auf der konvexwerdenden Seite finden sich relativ stärker wachstumsfördernde Stoffe als auf der konkavwerdenden.

**b) Tonisch wirkende Reizstoffe.** Solche sind bei Organen mit Spitzensuszeption (Koleoptilen, Wurzeln) nachgewiesen. Sie können auch einen an sich reaktionsunfähigen Stumpf und dergleichen, der geotropisch gereizt wird, zur Krümmung veranlassen. Ähnlich wie diese tonischen Reizstoffe wirken Speichel, Malzextrakt usw.

**4. Reizstoffausbreitung** („Reizleitung“) findet, soweit bekannt, vorwiegend durch Diffusion und Plasmabewegung geradlinig statt. Bei Haferkoleoptilen und Wurzeln bedeutet eine Unterbrechung des Gewebeszusammenhanges auf der konvexwerdenden Seite eine stärkere Hemmung der geotropischen Reaktion als auf der konkavwerdenden Seite.

**5. Endreaktion.** Sie besteht in einer ungleichen Längenausdehnung von Ober- und Unterseite. Die Geowachstumsreaktion der beiden Hälften genügt (auch ohne Annahme eines Ganzheitsfaktors) zur Erklärung der geotropischen Krümmung.

**a) Änderung der osmotischen Zustandsgrößen.** Die erste Wirkung der Reizstoffe ist eine Steigerung der Zellsaugkraft auf der konvexwerdenden Seite. Da der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse sich nicht ändert, beruht diese Saugkraftsteigerung in der Hauptsache auf einer Zunahme der Dehnungsfähigkeit der Membran. In diesem „osmotischen“ Stadium läßt sich eine Reaktion noch durch eine Plasmolyse ausgleichen.

<sup>1)</sup> Vgl. die Nachschrift S. 256.

- b) Ungleiches Zellwachstum auf Ober- und Unterseite.  
 6. Wenn der einseitige geotropische Reiz nicht anhält, wird eine Krümmung durch den Autotropismus wieder ausgeglichen.

### 3. Die quantitative Analyse der Reizreaktionskette.

Während bei der qualitativen Analyse wenigstens über einzelne Bindeglieder etwas ausgesagt werden konnte, beschränkt sich die quantitative Analyse derzeit auf die Beziehungen zwischen dem physikalischen Reiz, d. h. der Massenbeschleunigung und der sichtbaren (im Krümmungswinkel erkennbaren) Endreaktion<sup>1)</sup>. Angaben über die Größe der Erregung usw. dürfen nicht darüber hinwegtäuschen, daß es sich dabei nicht um gemessene, sondern um sekundär aus der Reaktion erschlossene Größen handelt.

Diese quantitativen Gesetzmäßigkeiten lassen sich natürlich finden durch die experimentelle Variation der Reizgröße und die Feststellung der dabei auftretenden Reaktionsgröße. Für das Experiment variabel sind beim *Reiz*:

- a) Die Intensität (Zentrifugalkraft),
- b) die Einwirkungszeit (kontinuierlich oder intermittierend),
- c) der Angriffswinkel in bezug auf das suszipierende Organ,
- d) die Begleitumstände (Temperatur usw.).

*Meßbar* bei der *Reaktion* sind (entsprechend den bisherigen Untersuchungen):

- a) Das Ausmaß der Krümmung (bzw. einige osmotische Zustandsgrößen),
- b) die Zeiten, in denen die einzelnen Krümmungsstadien erreicht werden.

Es hat sich dabei herausgestellt, daß die quantitativen Gesetzmäßigkeiten um so komplizierter werden, je stärkere Reaktionen wir berücksichtigen. Darum war für die Erforschung der quantitativen Beziehungen von grundlegender Bedeutung, daß man sich in den entscheidenden Untersuchungen von FITTING (1), RUTTEN-PECKELHARING usw., darauf beschränkte, das Eintreten von *Minimal-*

<sup>1)</sup> Vielleicht geben die Resultate OHNOS einige quantitative Beziehungen zwischen der Reizdauer und einigen mittleren Gliedern der Reizreaktionskette wieder. OHNO fand nämlich, daß die Reizungsdauer der Abklingszeit bei Reaktionshemmung einigermaßen proportional ist. Er konnte zeigen, daß mit steigender Reizungsdauer die Hemmung (mechanisch, durch O<sub>2</sub>-Mangel, Kälte) immer länger (bis zu 6 Stunden) dauern kann, ohne daß eine zuvor eingeleitete Reizreaktionskette soweit abgeklungen war, daß die Endreaktion nach dem Wegfall der Hemmung nicht mehr eintrat. Möglicherweise bezieht sich das Abklingen allerdings auf osmotische Prozesse.

Die Stärke der autotropen Gegenkrümmung soll dagegen nach LUNDEGÅRDH (6) keine quantitativen Beziehungen zur primären Reaktion zeigen.

*reaktionen*<sup>1)</sup> festzustellen, d. h. Krümmungen, die eben noch (meist mit bloßem Auge) erkennbar sind. Zur Einschränkung auf solche Minimalreaktionen kommen im wesentlichen zwei Methoden in Frage:

a) Die *Kompensationsmethode*, für den Geotropismus vor allem von FITTING (*I*) ausgebaut. Sie besteht darin, daß man zwei Reizprozesse derart abgestuft gegeneinander wirken läßt, daß es nur zu einer Minimalreaktion bzw. zu gleichartigen Reaktionen nach beiden Seiten kommt.

b) Die *Präsentationszeitmethode*, besonders erfolgreich von RUTTEN-PECKELHARING ausgebaut. Sie besteht darin, daß man überhaupt nur innerhalb der Präsentationszeit<sup>1)</sup> reizt, so daß die Reaktion auf den einzigen derart herabgeminderten Reizanlaß zur Minimalreaktion wird.

#### a) Die Gültigkeit des Reizmengengesetzes.

Als wichtigste Tatsache hat sich (bei Beschränkung auf Minimalreaktionen) die *Gültigkeit des Reizmengengesetzes* innerhalb recht weiter Grenzen ergeben. D. h. *gleichartige Minimalreaktionen* treten stets (*ceteris paribus*) bei einer *bestimmten Reizmenge* auf; es ist dabei aber gleichgültig, ob diese Reizmenge z. B. durch hohe Intensität bei kurzer Reizdauer oder durch niedere Intensität bei entsprechend langer Dauer usw. erzielt wird.

Der Nachweis des Reizmengengesetzes war namentlich deshalb historisch so außerordentlich wichtig, weil man oft anfänglich unter dem Eindruck der Erkenntnis, daß die Reizvorgänge Auslösungsprozesse sind, an eine völlige Disproportionalität von Reiz und Reizreaktion glaubte.

*Intensität—Präsentationszeit.* Bei Variation dieser beiden Größen und Konstanz des Angriffswinkels ( $90^\circ$ ) fand z. B. RUTTEN-PECKELHARING, daß folgende Korrelationen bei Haferkoleoptilen zu Minimalreaktionen führen<sup>2)</sup>.

Wir sehen, daß tatsächlich das Produkt: Zeit  $\times$  Kraft einigermaßen konstant ist. Eine graphische Darstellung mit Zeit und Kraft als Abszisse und Ordinate ergibt daher eine Hyperbel („Hyperbelgesetz“).

<sup>1)</sup> Es mag zweckmäßig sein, hier einige im folgenden vielgebrauchte und allgemein übliche Termini zu definieren:

1. Reaktionszeit: Die Zeitspanne zwischen Reizbeginn und Beginn der mit bloßem Auge erkennbaren Krümmung von 50 vH der Versuchspflanzen.

2. Präsentationszeit: Das Zeitminimum, innerhalb dessen gereizt werden muß, damit bei 50 vH der Versuchspflanzen eine mit bloßem Auge auftretende Krümmung beobachtet werden kann.

3. Reizmenge: Das Produkt aus Reizintensität, Reizzeit und Sinus des Angriffswinkels, den das suszipierende Organ mit der Richtung der wirksamen Massenbeschleunigung bildet. Das Reizmengengesetz heißt darum auch „Produktregel“.

<sup>2)</sup> Bei 50—68 vH der Versuchspflanzen am Zentrifugalapparat mit vertikalstehender Achse und bei einer Temperatur von 16—19°.

Größe der Flieh- kraft (in Dynen)	Präsentationszeit (in Sekunden)	Zeit $\times$ Kraft
58,43 mg	5	292
23,86 „	13	310
11,7 „	26	304
4,68 „	65	304
2,24 „	125	280
1,25 „	248	311
0,60 „	510	305
0,25 „	1300	325

*Ablenkungswinkel — Präsentationszeit.* Bei Variation dieser beiden Größen und Konstanz der Reizintensität (normale Schwerkraft) gilt — mindestens sehr weitgehend — das *Sinusetz*, d. h. man muß die Präsentationszeit umgekehrt proportional dem Sinus des Ablenkungswinkels wählen, wenn man gleichartige Minimalreaktionen erzielen will. Z. B. kompensierten sich nach FITTING (1) antagonistische Krümmungsimpulse am intermittierenden Klinostaten, wenn Ablenkungswinkel und Präsentationszeiten in folgender Korrelation standen:

Kombinierte Ablenkungswinkel aus der Ruhelage	Sinusverhältnisse der Ablenkungswinkel	Verhältnisse der Erregungen, abge- leitet aus den empirisch ermittelten Verhältnissen der Expositionszeiten.
90 : 90	1 : 1	1 : 1 0
60 : 90	0,866 : 1	0,869 : 1 + 0,003
45 : 90	0,707 : 1	0,714 : 1 + 0,007
30 : 90	0,5 : 1	0,5 : 1 + 0
15 : 90	0,259 : 1	0,2 : 1 - 0,059
0 : 90	0 : 1	0 : 1 0

Ganz entsprechende Resultate erhielten FITTING mit schräggestellter Klinostatenachse am normalen Klinostaten<sup>1)</sup> und RUTTEN-PECKELHARING mit der Präsentationszeitmethode. Weiterhin konnte TRÖNDLE (4) mit der Kompensationsmethode (teilweise unter Berücksichtigung der Reaktionszeit) die FITTINGSche Entdeckung des Sinusetzes für *Lepidium*-Wurzeln voll bekräftigen, ja sogar für die steilsten Reizlagen seine restlose Gültigkeit zeigen. Damit schienen ältere Angaben über die Abweichungen vom Sinusetz (z. B. durch CZAPEK siehe unten S. 172 f.) erledigt.

*Relaxationsverhältnis.* Die Präsentationszeit kann man auch dadurch variieren, daß man den Reiz nicht auf einmal, sondern intermittierend einwirken läßt. Sind die Pausen zwischen den Einzelreizungen (horizontale Reizlage) nicht sehr groß (nach den Untersuchungen FITTINGS an Keimlingen von *Phaseolus*, *Vicia*, *Helianthus* höchstens sechsmal so groß wie die Einzelreizungen, so gilt für die Präsentations-

<sup>1)</sup> Versuchsordnung siehe die Originalarbeit von FITTING (1).

zeit das Reizmengengesetz uneingeschränkt: Man kann eine Minimalreaktion erzielen, gleichgültig, ob man die Keimlinge auf einmal innerhalb der geotropischen Präsentationszeit reizt oder den Reiz in eine Anzahl (für die makroskopische Beobachtung unterschwellige) Einzelreizungen zerlegt<sup>1)</sup>. Machen wir die Pausen zwischen den Einzelreizungen größer, so addieren sich die eingeleiteten Reizreaktionsprozesse unvollständig, offenbar weil sie in den langen Zwischenpausen wieder ausgeklungen sind. Und wenn wir nach FITTING (1) schließlich die Pausen 12 mal so groß wie die Einzelreizungen wählen, so kommt es überhaupt zu keiner Addition mehr. Das Zeitverhältnis: Einzelreizung/Pause, bei dem sich eben keine Addition der Reizprozesse mehr nachweisen läßt, hat FITTING (4) „Relaxationsverhältnis“<sup>2)</sup> genannt.

*Resultantengesetz — Webersches Gesetz.* Eine besondere Form des Reizmengengesetzes ist das *Resultantengesetz* (BUDER und STARK [1]). Es besagt, daß „ein pflanzlicher Organismus, wenn er auf zwei Flanken gleichzeitig mit gleicher oder verschiedener Intensität gereizt wird, sich in die Richtung einstellt, die der Resultante im Parallelogramm der Kräfte entspricht“ (STARK [1], S. 201). Sämtliche für den Geotropismus bisher vorliegenden Versuche beziehen sich auf den Spezialfall, daß die zwei Flanken einen Winkel von 180° miteinander bilden, also opponiert liegen. Die bisherigen Befunde besagen die Gültigkeit des Gesetzes für diesen Fall.

Läßt man (nach GILRAY) auf solche opponierte Wurzelflanken Schwerkraft und Zentrifugalkraft in zwei senkrecht aufeinanderstehenden Richtungen einwirken, so stellt sich die Wurzel in die Winkelhalbierende der beiden Richtungen ein, — ein Versuch, der überdies die Gleichwertigkeit von Schwerkraft und Zentrifugalkraft zeigt. Wegen der übrigen Versuche sei auf STARK (l. c.) verwiesen (die Versuche von RISS dürften allerdings anders zu deuten sein). Die Gültigkeit des Resultantengesetzes bei Reizung von zwei Flanken, die einen von 180° abweichenden Winkel bilden (vgl. die entsprechenden Versuche beim Haptotropismus bei STARK [1a]) ist bisher noch nicht geprüft.

Eine große Rolle in den pflanzenphysiologischen Diskussionen spielt das

#### *Webersche Gesetz,*

das KNIEP (3) und STARK (2) zusammenfassend bearbeitet haben. Im großen und ganzen haben wir meines Erachtens keinen sicheren Anhalt, daß das WEBERSche Gesetz für den Geotropismus gilt.

<sup>1)</sup> Diese spezielle Formulierung des Reizmengengesetzes ähnelt dem TALBOTSchen Gesetz. KNIEP (3) hat allerdings betont, daß für eine identische Formulierung die Intensität des Reizanlasses variiert werden müßte.

<sup>2)</sup> FITTING (1): = Relaxationszeit, ZIELINSKI: = Relaxationsindex.

Die hierher gehörigen Versuche von ZIELINSKI u. a., insbesondere die Bestimmung der „kritischen Zeit“, leiden an dem Übelstand, daß Verf. seine Versuchspflanzen (*Lepidium*- und *Lupinus*-Wurzeln) senkrecht zur Klinostatenachse rotieren ließ, die dabei auftretenden „Rotationskrümmungen“ (vgl. S. 174) aber nicht berücksichtigte.



Das WEBERSche Gesetz wird heute auf seinem ureigensten Gebiet, der Sinnesphysiologie von Sinnesphysiologen für „falsch“ erklärt (PÜTTER, S. 251) oder zum mindesten sehr zurückhaltend bewertet (WEIZSÄCKER)<sup>1)</sup>, schon hierdurch wird die Problemerkennung in der Pflanzenphysiologie erschwert. Um überhaupt einmal festen Boden unter den Füßen zu haben, wollen wir die Fragestellung für den Geotropismus entsprechend der ursprünglichen Fassung des WEBERSchen Gesetzes formulieren:

Tritt eine Unterschiedsschwelle, d. h. ein eben merklicher Unterschied zwischen zwei Reizreaktionen<sup>2)</sup> stets dann auf, wenn die beiden verglichenen Reizgrößen in einem konstanten Verhältnis stehen?

Am meisten diskutiert sind experimentelle Befunde von FITTING (1), S. 313 ff. FITTING hat mehrere Stunden intermittierend Epikotyle von *Vicia Faba* geotropisch gereizt, und zwar abwechselnd in zwei opponierten Horizontallagen. War die Reizdauer jeder Einzelexposition gleich groß, so hoben sich die Reizwirkungen gegenseitig auf, die Keimlinge blieben gerade. Bei ungleicher Dauer der antagonistisch wirkenden Einzelexpositionen krümmten sich dagegen die Keimlinge im Sinne der länger dauernden Reizlage; und zwar genügte bereits ein Überschuß von 4 vH zur Erzielung einer geotropischen Induktion. Dabei erwies sich die absolute Größe des Einzelreizes gleichgültig; ausschlaggebend war das Verhältnis der beiden antagonistischen Reize. Minimalreaktionen traten z. B. nach 3—4 Stunden Reizung bei folgenden Bedingungen auf:

Bei- spiel <sup>4)</sup>	Einzelexpositionen (in Sekunden)				Gesamtreizmenge in 200 Minuten = 12000 Sekunden (in mg Sek.) <sup>3)</sup>		
	Ex- pos. 1	Ex- pos. 2	Diffe- renz	Sa.	Expos. 1	Expos. 2	Diffe- renz
A.	24,5	25,5	1	50	$240 \times 24,5 = 5880$	$240 \times 25,5 = 6120$	240
B.	352,8	367,2	14,4	720	$16,66 \times 352,8 = 5880$	$16,66 \times 367,2 = 6120$	240

Dieses Beispiel hat FITTING als Beleg für die Gültigkeit des WEBERSchen Gesetzes beim Geotropismus angeführt, und KNIEP und STARK (l. c.) haben sich ihm angeschlossen. Zweifellos stehen die Reizmengen, deren Differenz zu einer Minimalreaktion führt, in einem konstanten Verhältnis: nämlich 100 : 104. Aber — und das scheint mir das Wesentliche — die Reizmengen sind in den beiden Beispielen nicht verschieden, wie es das WEBERSche Gesetz fordert, sondern gleich! Die Mini-

<sup>1)</sup> Vgl. hier auch die Kritik der FECHNERSchen Formulierung.

<sup>2)</sup> Es ist wiederholt (vgl. z. B. KNIEP und STARK l. c.) betont worden, daß bei Pflanzen die Unterschiedsschwelle nicht an (mindestens experimentell nicht feststellbaren) Empfindungen, sondern an Reaktionen (im vorliegenden Fall Reizkrümmungen) gemessen werden muß. Ferner haben die genannten Autoren betont, daß sich zur Vermeidung von Komplikationen am besten die Kompensationsmethode (vgl. oben) und die Beschränkung auf Minimalreaktionen am besten eignet.

<sup>3)</sup> Die Schwerkraft wurde dabei wie üblich mit 1 mg in Rechnung gesetzt. 200 Min. wurden entsprechend den FITTINGSchen Angaben, daß die Reaktion nach 3 bis 4 Stunden auftritt, gewählt; die Schlußfolgerungen sind übrigens von der Wahl dieser Zahl unabhängig.

<sup>4)</sup> Weitere Versuchsergebnisse gibt FITTING für diese Versuchsanordnung zahlenmäßig nicht wieder.

malreaktion tritt immer auf, wenn die Differenz gleich 240 mg Sekunden (das entspricht 4 Minuten horizontaler Reizlage) ist. Diese Reizgröße liegt in der Größenordnung der Präsentationszeit (von FITTING [1], S. 362 mit 6—7 Minuten angegeben).

Mit anderen Worten: der FITTINGSche Versuch scheint mir ein neuer Beleg für die Gültigkeit des Reizmengengesetzes (ähnlich der Formulierung im TALBOTSchen Gesetz), aber nicht des WEBERSchen Gesetzes<sup>1)</sup>. Verändert wurde ja beim Versuch nicht die Reizmenge (wie es das WEBERSche Gesetz fordert), sondern (analog zu den FITTINGSchen Versuchen betreffend Relaxationsverhältnisse) die Reizdosierung auf Einzelreize. Daß die Gesamtreizschwelle für eine Minimalreaktion beim oben erwähnten FITTINGSchen Versuch niedriger liegt als bei den entsprechenden eigentlichen Relaxationsversuchen, eröffnet vielleicht noch einmal interessante Perspektiven. Doch reichen die derzeit vorliegenden Zahlen nicht zu einer Diskussion aus.

Jedenfalls steht unter dem Gesichtspunkt des Reizmengengesetzes der FITTINGSche Versuch nicht in einem Gegensatz zu den übrigen Resultaten, die meist im Zusammenhang mit dem WEBERSchen Gesetz genannt werden und die ebenfalls für die Gültigkeit des Reizmengengesetzes und dazu gegen das WEBERSche Gesetz sprechen. Es handelt sich hier vor allem:

1. um die gleichfalls von FITTING (1), S. 303 durchgeführten Versuche, die Reizgröße für Minimalreaktionen zu bestimmen, wenn man (wieder bei antagonistischer Reizung) die antagonistischen Reizintensitäten nicht gleichgroß wählt. FITTING hat die Versuche für den Intensitätsbereich  $< 1$  g durchgeführt, indem er die Schwerkraft nicht senkrecht, sondern unter verschiedenen Winkeln von  $90-0^\circ$  angreifen ließ. Er fand dabei für folgende Winkeldifferenzen bei antagonistischer Reizung (mit Hilfe des intermittierenden Klinostaten) Minimalreaktionen:

Kombinierte Reizlagen ( $\pm 0^\circ =$ Horizontale)	Differenz	Differenz des Sinus
$0^\circ$ und $10^\circ$	$10^\circ$	0,015
$8^\circ$ „ $14^\circ$	$6^\circ$	0,02
$14^\circ$ „ $18^\circ$	$4^\circ$	0,019
$36^\circ$ „ $38^\circ$	$2^\circ$	0,021
$53^\circ$ „ $54^\circ$	$1^\circ$	0,014
$87,5^\circ$ „ $88^\circ$	$\frac{1}{2}^\circ$	0,01

Diese Resultate sind eine Bestätigung des Sinusgesetzes, da es immer bei einem bestimmten absoluten Betrag des Differenzsinus und keineswegs etwa des Differenzwinkels zu einer Minimalreaktion kommt.

<sup>1)</sup> Im Prinzip die gleichen Einwendungen hat bereits BLAAUW gemacht. Da er seine Berechnungen auf die Differenzen der Einzexpositionen basiert, hat KNIEP (l. c. S. 107) seine Schlußfolgerungen mit dem an sich berechtigten Argument abgelehnt, es sei wahrscheinlicher, daß eine Pflanze bei Reizung zweier Gegenseiten nicht die Differenz, sondern beide Reize völlig getrennt suszipiert. Ich habe darum bei der Berechnung oben den umständlicheren Weg beschritten, die Reizmenge aus den Einzelreizen und nicht aus der Differenz der Einzexpositionen zu berechnen, um zu zeigen, daß die Schlußfolgerungen BLAAUWS von der speziellen Form der Berechnung unabhängig bleiben. Der Einwand RUTTEN-PECKELHARINGS (S. 56) ist dagegen wegen eines Rechenfehlers nicht stichhaltig.

2. Entsprechende Versuche mit Reizintensitäten  $> 1g$  fehlen. Sie ließen sich wohl mit den von MAILLEFER (1) und HILEY beschriebenen Zentrifugalapparaten durchführen. Doch machen die Untersuchungen von RISS es wahrscheinlich, daß auch hier das WEBERSche Gesetz sich nicht bestätigt; denn RISS zeigte, daß ein einseitiger normaler Schwerkereiz durch einen gleichzeitig, vorher oder nachher einwirkenden Zentrifugalreiz in seiner Wirkung auf die geotropische Reaktion nicht beeinflusst wird. Sehr große Zentrifugalkräfte führen allerdings — wie oben erwähnt — zu einer relativen Verminderung der geotropischen Reaktion. PFEFFER (6), BACH u. a. haben darin eine Analogie zum WEBERSchen Gesetz gesehen. Eine Diskussion würde hier zu weit führen, zumal keine auf diese Frage speziell gerichteten Versuche vorliegen, und das Auftreten von entgegengesetzten Reaktionen bei sehr großen Reizmengen (vgl. oben S. 158) diese Erscheinung sowieso aus dem Rahmen des WEBERSchen Gesetzes fallen läßt.

#### b) Versuchsmaterial und Begleitumstände.

Alle bisherigen quantitativen Gesetzmäßigkeiten waren auf der Voraussetzung aufgebaut, daß das Versuchsmaterial und die Begleitumstände (Temperatur, Licht, Feuchtigkeit) in den zu vergleichenden Versuchen möglichst gleichartig sind. Beide Voraussetzungen sind ja auch im allgemeinen die praktische Grundlage für jedes physiologische Experimentieren. Selbstverständlich kann man aber auch diese Größen variieren und ihren Einfluß auf den geotropischen Reizprozeß untersuchen. Im allgemeinen haben einen Einfluß auf den Geotropismus alle diejenigen Faktoren, welche auch das Wachstum beeinflussen.

*Variabilität des Versuchsmaterials*<sup>1)</sup>. PAAL (2) und TRÖNDLE (2) fanden, daß selbst Versuchspflanzen aus recht einheitlichem Material sich nach ihrer geotropischen Reaktionsfähigkeit<sup>2)</sup> entsprechend einer Binomialkurve anordnen lassen. Sehr wichtig ist dabei die Feststellung PAALS, daß die geotropische Variabilität am geringsten ist bei optimalen Lebensbedingungen.

Selbstverständlich übt das Alter einen großen Einfluß auf die geotropische Reaktionsfähigkeit aus. WEIGHT und PRANKERD konnten z. B. an Farnen eine deutliche große Periode für die Präsentationszeit nachweisen. *Osmunda regalis* zeigte dabei eine bisher unübertroffen niedere Präsentationszeit von  $\frac{1}{2}$  Minute. Dünne Organe reagieren durchschnittlich rascher als dicke, doch gibt es auch Ausnahmen, z. B. reagieren bei Dolden zuerst die dicken Hauptachsen und später erst die dünnen Seitenachsen (NOLL [1], PRINGSHEIM).

*Entfernung von Organteilen.* Bereits MIEHE hatte an Knotenpflanzen wie *Tradescantia* festgestellt, daß das Fehlen von Knoten und Blättern oberhalb des gereizten Internodiums dieses geotropisch reaktionsunfähig macht. M. SCHUMACHER hat diese Angaben bestätigt und auf einige knotenlose Objekte ausgedehnt. Da die Sprosse weiter basalwärts voll reaktionsfähig bleiben<sup>3)</sup>, handelt es sich

<sup>1)</sup> Die Abhängigkeit des Geotropismus von der Organsymmetrie schildert BRAIN.

<sup>2)</sup> Ähnlich wie ja vielfach nach morphologischen Merkmalen.

<sup>3)</sup> Im Gegensatz zu älteren Angaben.

um einen tonischen Reiz der Spitze<sup>1)</sup>, der, wie Wachstumsmessungen zeigen, in die motorische Phase der Reizreaktionskette eingreift.

Quantitative Beziehungen zwischen der Masse der Blätter oberhalb der geotropisch reagierenden Stelle und der Reaktionsgröße stellte LOEB (1 u. 2) auf. Dabei ergab sich eine sehr deutliche Proportionalität<sup>2)</sup>.

*Variation des Vorlebens.* Höchst wichtig ist die Vorbehandlung der Versuchspflanzen, da durch sie bekanntlich das Wachstum stark beeinflusst wird. So wird nach FITTING (4) durch Etiolierung bei Keim sprossen die Präsentationszeit verlängert. Die Art und Zeit der Anzucht ist nach BACH und RUTGERS von erheblichem Einfluß, das Gießen und viele andere Dinge haben einen praktisch sehr bedeutsamen, beim heutigen Stand der Kenntnisse prinzipiell aber kaum verwertbaren Einfluß.

*Variation der Temperatur.* Hier verdanken wir vor allem BACH und RUTGERS eingehendere Untersuchungen. Im allgemeinen liegt bei etwa 30° ein Optimum für die geotropischen Reizreaktionsprozesse; sowohl Präsentations- wie Reaktionszeit sind am kleinsten. Die Kurven für beide Zeiten verlaufen nach BACH (für Keim sprosse von *Vicia Faba*) fast parallel; RUTGERS fand dagegen für Koleoptilen von *Avena* nur die Präsentationszeit von der Temperatur abhängig, und zwar gehorchte die Abnahme der Präsentationszeit zwischen +5° und +30° der VAN'T HOFFSchen Regel für chemische Prozesse (Koeffizient für 10°: 2,6). Die Reaktionszeit war dagegen bei dem von RUTGERS untersuchtem Objekt unabhängig von der Temperatur.

*Variation des Sauerstoffes.* Hier fand CORRENS das allerdings angezweifelte Resultat, daß die geotropische Reaktionsfähigkeit verschiedener Hypokotyle gegen Sauerstoffmangel relativ widerstandsfähiger ist als die phototropische. In ähnlicher Richtung liegen die Untersuchungen von KENKEL über die Wirkung von Wasserinjektion in die luftegefüllten, der Atmung dienenden, Interzellularen; namentlich bei etiolierten Keimlingen förderte die Wasserinjektion den Geotropismus, während sie den Phototropismus hemmte.

Bei völligem Sauerstoffentzug unterbleibt jedenfalls nach AMEIJDEN sowohl der Suszeptions- wie der Reaktionsvorgang. Präsentations- und Reaktionszeiten werden bei geringer Sauerstoffspannung u. a. nach PAAL (1) erheblich verlängert. Besonders bemerkenswert bei diesen Sauerstoffuntersuchungen ist die Feststellung, daß bei einer Pflanze, die sowohl während der Suszeption wie während der Reaktion im luft-

<sup>1)</sup> Hypothesen, wie sich dieser tonische Reiz äußert: vergleiche die zitierte Literatur und GOEBEL (5).

<sup>2)</sup> Es scheint mir allerdings etwas viel gesagt, wenn LOEB diese Feststellung zu einer „Theorie des Geotropismus“ stempelt. Die wenigen Andeutungen über die angewandte Technik machen es auch sehr schwer zu beurteilen, wie weit neben dem Geotropismus der Phototropismus usw. hineinspielen.

verdünnten Raum weilt, die Gesamt-Reaktionsverzögerung keineswegs die Summe darstellt aus Einzel-Suszeptionsverzögerung<sup>1)</sup> und Einzel-Reaktionsverzögerung<sup>2)</sup>. JOST (8) zieht hieraus den Schluß, daß der Reaktionsprozeß noch während der Präsentationszeit einsetzt.

Im übrigen darf nicht übersehen werden, daß fast jeder Autor mit anderen Versuchspflanzen und -methoden gearbeitet hat, wodurch sich vielleicht auch hier einmal ein Teil der Widersprüche erklären läßt.

*Variation des Lichtes* siehe unten S. 210.

*Variation sonstiger Begleitumstände.* Selbstverständlich wirken auf den geotropischen Reizvorgang auch Narkotika. Bemerkenswerterweise wird (u. a. nach CZAPEK [4]) durch Narkotika (ähnlich wie durch Unterkühlung) die geotropische Suszeption weniger beeinflußt als die Reaktion<sup>3)</sup>. Man kann also nach Aufhebung der Narkose die Reaktion als Nachwirkung (ohne neue Reizung) in Erscheinung treten lassen. Im übrigen bedeutet die Narkotisierung (wie zu erwarten) eine allgemeine Beeinträchtigung des Geotropismus.

Wegen der eingangs (S. 150) erwähnten Komplikationen sind unsere quantitativen Kenntnisse für alle Reaktionsvorgänge, die Minimalreaktionen überschreiten, nicht sehr groß. Z. B. nach MARKLUND und LUNDEGÅRDH (6) besteht jedoch auch für Reaktionen, die dem bloßen Auge schon deutlich sichtbar sind, eine gewisse Proportionalität zwischen Reiz und Reaktion, die dem Reizmengengesetz einigermaßen entspricht. (Vgl. hierzu auch FITTING [1].)

*Reaktionszeit.* Die Frage über den Zusammenhang zwischen Präsentationszeit und Reaktionszeit ist noch nicht restlos geklärt. TRÖNDLE<sup>4)</sup> (2) stellte die Formel auf: Reaktionszeit minus Präsentationszeit = eine Konstante. Es vergeht also nach TRÖNDLE eine konstante Zeit, „die Transmissionszeit“, vom Ende der Präsentationszeit an bis zum Eintritt der makroskopisch sichtbaren Krümmung ohne Rücksicht auf die Reizintensität usw. Experimentelle Angaben von BACH und LUNDEGÅRDH (6) (siehe hier auch Kritik der TRÖNDLESchen Formel) stimmen allerdings nicht völlig damit überein.

### c) Grenzen des Reizmengengesetzes.

Nachdem so durch grundlegende Versuche die weitgehende Gültigkeit des Reizmengengesetzes festgestellt war, galt es vor allem, die Grenzen seiner Gültigkeit aufzufinden und zu analysieren.

<sup>1)</sup> Gemessen an der Erhöhung der Präsentationszeit bei geotropischer Suszeption im luftverdünnten Raum, und Reaktion in normaler Atmosphäre.

<sup>2)</sup> Gemessen an der Erhöhung der Reaktionszeit bei Suszeption in normaler Atmosphäre und Reaktion in luftverdünntem Raum.

<sup>3)</sup> GROTTIAN konnte CZAPEKS Angaben nicht bestätigen.

<sup>4)</sup> Von einer Besprechung der früheren Angaben TRÖNDLES sei unter Hinweis auf die Kritik durch FITTING (4) abgesehen.

Wir können heute wohl sagen, daß eine Überschreitung des Reizmengengesetzes durchweg darauf hinweist, daß zum „einfachen“ geotropischen Vorgang Komplikationen infolge andersartiger Georeaktionen hinzutreten. Wir werden daher auf Ausnahmen vom Reizmengengesetz meist bei Besprechung dieser andersartigen Georeaktionen noch einmal zurückzukommen haben. Hier sei nur eine kurze Übersicht über die Abweichungen gegeben.

Eine Steigerung der *Reizintensität* auf mehr als 240 g löst z. B. bei Feuerbohnenwurzeln geonegative Reaktionen aus (JOST und WISSMANN), so daß hier keineswegs mehr eine einfache Proportionalität zwischen Intensität und Krümmungsimpuls besteht (vgl. S. 205). Dieser geonegative Krümmungsimpuls hemmt auch bereits bei niederen Intensitäten die geopositive Reaktion (LUNDEGÅRDH [6]).

Ob es entsprechend dieser oberen Grenze des Reizmengengesetzes eine untere Grenze gibt, steht noch nicht fest. Unbekannt ist es vor allem, ob überhaupt eine „Reizschwelle“ existiert; d. h. ob es Schwerkraftreize gibt, die so klein sind, daß sie keine Reizreaktionskette mehr auslösen können. Diese Schwelle muß jedenfalls sehr niedrig liegen, da schon bei sehr kleinen Reizmengen Endreaktionen entweder mikroskopisch (vgl. Abb. 7b) oder makroskopisch durch Summation (FITTING [1]) nachgewiesen sind.

In *Winkellagen*, die sich der Vertikalen sehr stark nähern oder bei längeren Reizzeiten, kommt eine geotonische Komponente (mindestens bei manchen Objekten wie Kressewurzeln) in Frage; diese geotonische Komponente führt infolge ihrer längs polar verschiedenen Wirkung zu einer „*polaren Modifikation*“ des *Sinusgesetzes*. (vgl. S. 172).

Wird die *Reizzeit* wesentlich über die Reaktionszeit hinaus gesteigert, so kommt einmal das Objekt in neue Reizlagen und dann setzen auch autotrophe Vorgänge usw. ein, so daß gleichfalls keine einfache Proportionalität mehr herrscht. Für die untere Reizgrenze gilt das oben bei der Reizintensität Gesagte.

## B. Geomorphosen (= „Barymorphosen“).

### 1. Quer (zur Organachse) angreifende Schwerkraft.

#### a) *Der äußere Ablauf.*

*Typus:* Die Entstehung von Seitensprossen auf der physikalischen Oberseite und Seitenwurzeln auf der physikalischen Unterseite bei horizontal gelegten *Weidenstecklingen* (nach den bekannten Versuchen von VÖCHTING [1]).

Die Schwerkraft erzeugt hier genau wie beim Geotropismus eine *radiäre Polarität* (Dorsiventralität). Der Unterschied im äußeren Ablauf der Geomorphosen und Geotropismen liegt lediglich in der Form der Endreaktion, d. h. in der sichtbaren Äußerung

dieser durch die Schwerkraft induzierten und gerichteten radiären Polarität. Beim *Geotropismus* zeigen Ober- und Unterseite *ungleiche Längenausdehnung*, bei den *Geomorphosen sonstige Wachstumsdifferenzen*. Letztere bestehen z. B. beim oben erwähnten Typus darin, daß bestimmte Zellgruppen der Oberseite die Fähigkeit erhalten, Sprosse zu werden, während Zellgruppen der Unterseite zur Wurzelbildung induziert werden.

Solche Geomorphosen sind im Pflanzenreich nicht selten, wenn auch die Zahl der exakt analysierten Fälle gering ist. Namentlich ist vielfach nicht geklärt, wie weit andere richtende Reize (vor allem das Licht) entscheidend mitwirken.

**α) Morphologische Dorsiventralität durch Neubildung verschiedenartiger Organe** („*Auxesis*“ nach PFEFFER). Analog den Weidenstecklingen bilden sicher sehr viele Pflanzensprosse (plagiotrope oder vorübergehend horizontal gelegte) auf der Oberseite Sproßtriebe und auf der Unterseite Wurzeln aus, doch fehlen Angaben, die gegenüber den Untersuchungen VÖCHTINGS (l. c.) etwas prinzipiell Neues bringen (vgl. z. B. JONES).

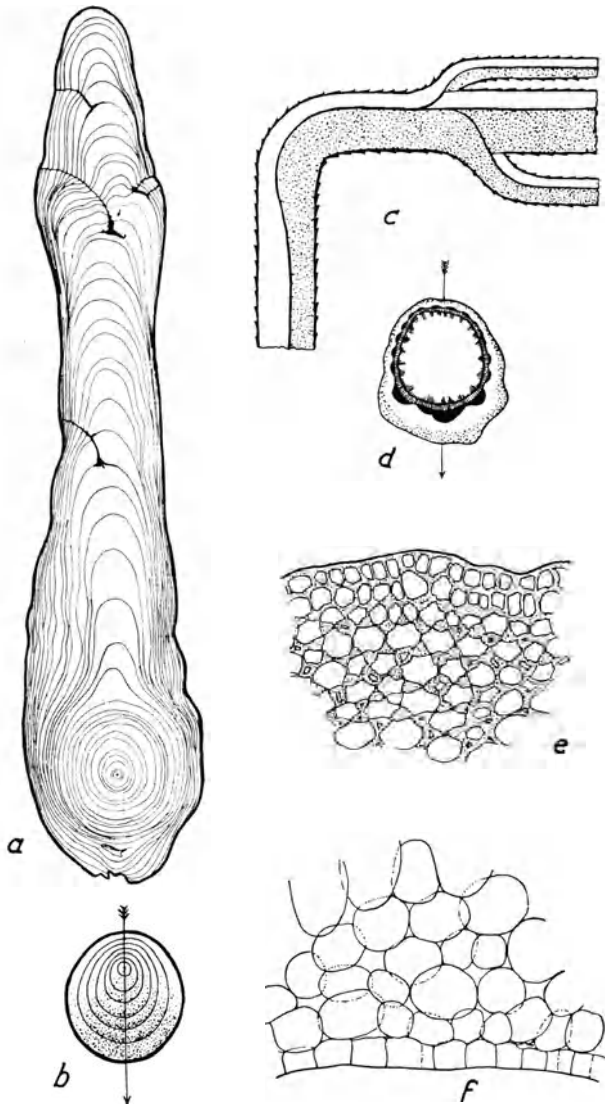
Auch manche *Lebermoosbrutknospen* verdanken ihre morphologische Dorsiventralität ganz analogen Geomorphosen. So kann man z. B. bei *Marchantia* und *Lunularia* nach PFEFFER (1) und HABERLANDT (7) die Rhizoidbildung auf der physikalischen Unterseite lokalisieren. Ganz ähnlich läßt sich die Dorsiventralität der *Caulerpa-Rhizome* durch die Schwerkraft festlegen<sup>1)</sup>. Sie bilden auf der physikalischen Unterseite Rhizoide und auf der Oberseite „Blätter“ aus.

**β) Morphologische Dorsiventralität durch verschiedene Ausgestaltung der (bereits radiär-symmetrisch angelegten) Achse** („*Geotrophie*“ nach WIESNER). Hierher gehört als besonders charakteristisches Beispiel die *Rotholzbildung* und *Hypotrophie* der Fichte (Abb. 10b und c). Das auf die physikalische Unterseite von Zweigen und Stämmen beschränkte Rotholz ist abgesehen von seiner Farbe durch kürzere und derbwandige Tracheiden sowie durch seine große Druckfestigkeit charakterisiert, das „Weißholz“ der Oberseite dagegen durch fast doppelt so große Zugfestigkeit sowie lange und nicht so derbwandige Tracheiden.

Ähnliche Hypotrophien<sup>2)</sup> (also gesteigerte Holzentwicklung auf der Unterseite) sind allgemein für die Coniferen charakteristisch. Bei Laubbäumen (und in seltenen Fällen auch bei Coniferen) finden wir

<sup>1)</sup> Nach eigenen unveröffentlichten Versuchen (Herbst 1925 in Neapel). Die Rhizome wurden mit einer morphologisch beliebigen Flanke als Oberseite horizontal gelegt und genau horizontal seitlich beleuchtet. Nach wenigen (3—4) Tagen traten Rhizoide und nach einigen weiteren Tagen „Blätter“ entsprechend der oben beschriebenen Geodorsiventralität auf.

<sup>2)</sup> Literatur und weitere Beispiele vgl. URSPRUNG, JOST (5), ENGLER, JACCARD (1 u. 2), KÜSTER (3).

Abb. 10. *Heterotrophien.*

- a Epitrophie, Brettwurzel-Querschnitt (nach HABERLANDT [8]);  
 b, c Hypotrophie und Rotholzbildung der Fichte,  
 b Zweigquerschnitt,  
 c Längsschnitt durch einen horizontal gebogenen Sproß.  
 (Nach WIESNER [3].) Rotholz: punktiert.  
 d, e, f Hypotrophie eines in Zwangslage horizontal gehaltenen Keimsprosses  
 von *Ricinus communis*.  
 d Querdurchschnitt des ganzen Sprosses,  
 e Epidermis- und Rindenpartie der Oberseite mit kollenchymartig  
 stark verdickten Wänden,  
 f Epidermis- und Rindenpartie der Unterseite mit stark ge-  
 wuchertem dünnwandigem Gewebe (nach BÜCHER).



an geeigneten Achsen regelmäßig *Epirophie*, d. h. gesteigerte Holzentwicklung, auf der physikalischen Oberseite. Experimentell ist ein solcher Fall z. B. von TRÜLZSCH an den Kriechsprossen von *Ficus pumila* analysiert. Wahrscheinlich gehören ferner die höchst eigenartigen, vertikal stehenden, „Brettwurzeln“ (Abb. 10a) tropischer Bäume hierher, wenn auch hier die, naturgemäß nicht leichte, Experimentalanalyse noch aussteht.

In den bisher geschilderten Fällen handelt es sich um Geotrophien, die fast immer in den normalen Gang des betreffenden (plagiotropen) Organs hineingehören, obwohl z. B. die Rotholzbildung sowie die entsprechende Hypotrophie sowohl an Seitenästen wie an Hauptstämmen auftreten kann. Wir können aber ziemlich allgemein sehr ausgeprägte Geomorphosen in normalerweise radiär bleibenden Keim sprossen und Blattstielen erzeugen, wenn wir sie in horizontaler Zwangslage (z. B. durch einen Gipsverband) festhalten (BÜCHER, NEUBERT). Abb. 10d—f zeigt ein solches Ergebnis. Auf der Oberseite verdicken sich die Zellwände (Kollenchym, Bast, Holz) außerordentlich (Abb. 10e), während auf der Unterseite eine Wucherung dünnwandiger Zellen vorliegt<sup>1)</sup> (Abb. 10f). Bei intermittierender antagonistischer Reizung entsteht die Wucherung auf beiden Seiten.

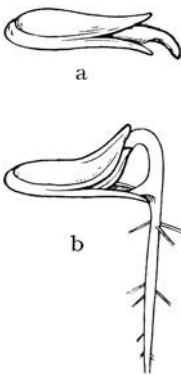


Abb. 11. 2 Keimungsstadien eines Kürbis-Samens. (b aus NOLL [7].)

Eine höchst eigenartige Geomorphose ist fernerhin das *Stemmorgan* der *Cucurbitaceen* (u. a.)-Keimlinge<sup>2)</sup>. Legt man einen Samen (z. B. vom Kürbis, *Cucurbita pepo*, vgl. Abb. 11) während seiner Keimung horizontal auf die flache Seite, so entwickelt sich auf der Unterseite an der Hypokotylwurzelgrenze ein kräftiger zahnartiger Zapfen (Abb. 11a). Dieser stemmt sich dann beim weiteren Verlauf der Keimung gegen die untere Samenschale und spaltet damit diese in Wechselwirkung mit dem sich streckenden und geotropisch aufkrümmenden Hypokotyl (Abb. 11b). Bei intermittierender Reizung auf zwei entgegengesetzten Seiten bildet sich ein doppeltes Stemmorgan oben und unten, bei Rotation an der horizontalen Klinostatenachse und bei Vertikalstellung ein entsprechender ringförmiger Wulst.

Geomorphotische Veränderungen der *Rinde* beschreibt WIESNER (2).

γ) **Verschiedenartige Ausgestaltung der Seitenorgane.** Hier ist in erster Linie die *Anisophyllie*, d. i. die verschiedenartige Ausgestaltung der Blätter auf Ober- und Unterseite zu nennen. Bei plagiotrop

<sup>1)</sup> Ähnliche Veränderungen an Grasknoten hatte bereits NOLL ([2], S. 509) beschrieben.

<sup>2)</sup> NOLL (7), SPERLICH (2).

wachsenden Zweigen sind außerordentlich häufig die unterseits inserierten Blätter bzw. ihre Blattstiele länger als die oberseits inserierten. Auf diese Weise kommen die Blätter beider Seiten zu einem einigermaßen gleichmäßigen Lichtgenuß. Neben dem Licht (das wohl die Hauptrolle spielt) wird diese morphologische Dorsiventralität in manchen Fällen auch durch die Angriffsrichtung der Schwerkraft festgelegt<sup>1)</sup>.

Unter den Coniferen ist *Tsuga canadensis* ein gutes Beispiel. Die unterseits inserierten Nadeln sind normalerweise doppelt so lange wie die oberseits inserierten. Dreht man (auch im Dunkeln) eine Knospe vor dem Austreiben 180° um ihre Längsachse, so wird diese Längendifferenz nahezu ausgeglichen. Die normale Dorsiventralität läßt sich allerdings hier, wie in zahlreichen anderen Fällen nur dann völlig umkehren, wenn sowohl Licht wie Schwerkraft in anomaler Richtung angreifen, wenn man also die Knospen im Licht umdreht.

Unter den Dikotylen hat NORDHAUSEN für den Ahorn eine durch die Schwerkraft gerichtete Anisophyllie angegeben, LUNDEGÄRDH (2) konnte diese Experimente allerdings nicht bestätigen. Dagegen wies neuerdings ZIEGLER eine besonders ausgeprägte Anisophyllie, die durch die Schwerkraft gerichtet wird, an plagiotrop wachsenden Sprossen von *Melastomaceen* (z. B. *Centradenia*) nach.

Einen höchst eigentümlichen Fall von Anisophyllie zeigt der Embryo der Cycadee *Ceratozamia mexicana* (DORETY). Dieser entwickelt sich nämlich erst nach dem Abfallen, auf der Erde liegend. Und zwar kommt dabei regelmäßig nur der Kotyledo der physikalisch unteren Seite zur Entwicklung. Bei Rotation auf der horizontalen Klinostatenachse entwickeln sich dagegen zwei Kotyledonen.

**d) Morphologische Dorsiventralität infolge verschiedenartiger Stellung der Seitenorgane auf Ober- und Unterseite.** Hierher gehören vor allem eine Reihe von Blüten mit schwacher Dorsiventralität, z. B. das von VÖCHTING (6) untersuchte Weidenröschen (*Epilobium angustifolium*). Auch diese Dorsiventralität läßt sich durch veränderte Schwerkrafttrichtung umkehren. Die Schwerkraftwirkung äußert sich dabei in doppelter Weise:

a) Die einzelnen Blütenteile (Kronblätter, Staubblätter usw.) nehmen eine plagiotrope Stellung ein, die auch hier wohl als geotropische Gleichgewichtslage aufgefaßt werden muß.

b) Der plagiotrope Winkel, den das einzelne Kronblatt usw. mit der Lotlinie bildet, ist davon abhängig, ob es auf der Ober- oder Unterseite inseriert ist. Ob diese verschiedenartige Stimmung der Blütenorgane eine direkte Schwerkraftwirkung ist oder durch die Lagebeziehung zur Blütenachse vermittelt wird, ist noch nicht analysiert.

BANNERT hat kürzlich an einer Anzahl von Blüten (z. B. *Amaryllis*-Arten) die Experimente VÖCHTINGS bestätigt. Ebenso gibt ZIEGLER die Entstehung der Blütendorsiventralität durch geotropische Bewegungen

<sup>1)</sup> Weitere Beispiele siehe FIGDOR und GOEBEL (6).

von Staubgefäßen und Stempeln an großblumigen Melastomaceen an (vgl. auch unten S. 201). Auch DUFOUR und TROLL haben ähnliches geschildert.

b) *Analyse der Reizreaktionskette.*

Es sind im vorhergehenden nur Fälle angeführt, bei denen wir einigermaßen sicher von Geomorphosen sprechen können, bei denen also tatsächlich die Schwerkraft und nicht etwa das Licht oder ein Feuchtigkeitsgefälle usw. die neuentstehende Dorsiventralitätsachse richtet. Dieser Nachweis ist technisch deswegen erschwert, weil es sich bei den Geomorphosen im Gegensatz zum Geotropismus um relativ langsam ablaufende Reaktionen handelt. Die geschilderten Experimente sind aber durchweg entweder im Dunkeln oder bei horizontal einfallender Beleuchtung durchgeführt.

Suszeption des Schwerereizes. Wir müssen uns auf Achsenorgane (vgl. oben S. 160) beschränken, da nur für sie verwertbare Daten vorliegen. Prinzipiell haben wir dieselben Möglichkeiten wie beim Geotropismus. Praktisch kommen zwei von ihnen in Frage:

1. Die *Durchbiegung* des geomorphotisch reagierenden Organs als Lastkrümmung,

2. *Verlagerungen von Zellbestandteilen.* Dazu kommt noch

3. Die weitere Möglichkeit, daß irgendein Glied einer *geotropischen Reizreaktionskette* erst *sekundär* den geomorphotischen Prozeß *auslöst*.

Als *Gesamtergebnis* hat sich ergeben: *Möglichkeit 1* kommt für eine Reihe der geschilderten Geomorphosen *nicht* in Frage, z. B. die Rotholzbildung (usw.), einige andere Heterotrophien, sowie die Bildung des Cucurbitaceenstammorgans. Dagegen müssen wir die *Entscheidung zwischen Möglichkeit 2 und 3* zur Zeit noch *offen* lassen.

Die Widerlegung der *Möglichkeit 1* besteht natürlich darin, daß man Biegungen (allenfalls durch Zwangsstreckung, Eingipsen usw.) ausschaltet. Tatsächlich hat man eine Reihe von Geomorphosen auch unter solchen Verhältnissen, die eine Biegung unmöglich machen, beobachtet<sup>1)</sup>. So konnte bereits HARTIG an horizontal aufliegenden Stämmen auf der Unterseite Rotholzbildung nachweisen. In ähnlicher Weise haben EWART und MASON-JONES bei reifförmig gebogenen Sprossen von *Cupressus nutcensis* und einigen anderen Coniferen gezeigt, daß Rotholz stets auf der physikalischen Unterseite auftritt, unabhängig davon, ob es sich um die konvexe oder konkave Seite des passiven Krümmungsbogens handelt<sup>2)</sup>. Auch die Erzeugung von Geomorphosen an Keimpflanzen (BÜCHER, NEUBERT) erfolgt ja, wie wir sahen, in Zwangslage ohne Biegung.

Dies Ergebnis war keineswegs selbstverständlich. Denn neben diesen echten Geomorphosen gibt es auch *Kamptomorphosen*, d. h. unabhängig von der Lage im Raum durch Biegungen ausgelöster morphotischer Veränderungen, z. B. kamptomorphotisches Rotholz in Fichtenzweigen; Abb. 10c zeigt so die verstärkte Rotholzbildung im konkaven Biegungswinkel des abgebogenen Zweiges. Zweifellos entsteht also Rotholz in der Natur auch durch die rein passive Durchbiegung der Zweige<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> Vgl. hierüber URSPRUNG, ENGLER, JACCARD.

<sup>2)</sup> Durch Beschattung von oben wurde der mögliche Einwand, es handle sich um eine Photomorphose großenteils entkräftet.

<sup>3)</sup> Über ähnliche Kamptomorphosen und Photomorphosen bei Keim sprossen vergleiche auch BÜCHER und NEUBERT (l. c.).

Die doppelte Bildungsmöglichkeit von Rotholz: als Geomorphose und als Kamptomorphose ist es, die doch immer wieder der Vermutung Raum geschaffen hat, es möchten die echten Geomorphosen in irgendeiner Abhängigkeit von einem geotropischen Reizprozeß stehen. Alle geomorphotisch reagierenden Organe besitzen ja mindestens zeitweise geotropische Reaktionsfähigkeit. Sogar ausgewachsene Baumstämme können noch geotropisch reagieren (ENGLER [1 u. 2]). Zweifellos stellt die tote Holzmasse eines solchen geotropisch reagierenden Stammes der geotropischen Krümmung einen großen Widerstand entgegen; ja wahrscheinlich wird das Erlöschen der geotropischen Aufkrümmungsfähigkeit in allzudicken Stämmen größtenteils auf diesen Widerstand der toten Masse zurückzuführen sein. Das geotropisch reaktionsfähige Gewebe eines Stammes — insbesondere das Kambium — wird sich also auf der Unterseite nur gegen einen Druck der toten Holzmasse ausdehnen können. Gerade die Annahme, daß die Hemmung der geotropischen Aufkrümmung die Rotholzbildung auslöse, macht die Übereinstimmung des geomorphotischen und des kamptomorphotischen Rotholzes verständlich. Es bedeutet auch keine Widerlegung dieser Annahme, daß z. B. BÜCHER Geomorphosen erzielte in Organen, die keiner geotropischen Aufkrümmung mehr fähig waren; denn auch hier könnte der Verlust der Aufkrümmungsfähigkeit vorwiegend auf dem Widerstand der fertigen Gewebe gegen eine solche Krümmung beruhen und demnach doch ein Druck gegen das Ausdehnungsbestreben der Unterseite vorhanden sein. Aber wie erwähnt, ist zur Zeit eine sichere Entscheidung, ob die Geomorphose tatsächlich durch geotropische Gewebespannungen oder durch ein vorangehendes Glied einer geotropischen Reizreaktionskette oder durch einen selbständigen Suszeptionsakt eingeleitet wird nicht zu fällen<sup>1)</sup>. Schwierigkeiten bereiten für die Entscheidung fernerhin namentlich die noch nicht recht analysierten Fälle von Epitrophie.

Die Analyse weiterer Glieder der geomorphotischen Reizreaktionskette ist kaum begonnen<sup>2)</sup>. Bemerkenswert aber mehrdeutig sind die Versuche von WORTMANN (2) über die Unterbrechung der Reizleitung. Ebenso fehlen quantitative Untersuchungen, abgesehen von einigen Andeutungen bei NOLL (7) und VÖCHTING (1) fast ganz.

Für das Stemmorgan kommt als Sonderproblem noch hinzu: Bedeutet die einseitige Schwerewirkung eine einseitige Förderung des Dickenwachstums auf der Unterseite oder eine Hemmung des Dickenwachstums auf der Oberseite. Entsprechend diesen beiden Auffassungen wird man den allseits entstehenden Wulst bei Vertikalstellung und auf dem Klinostaten entweder als Folge allseitiger Suszeption (NOLL) oder als normale „reizlose“ Entwicklung betrachten müssen. Wirklich entscheidende Versuche fehlen (vgl. NOLL, EWART und MASON-JONES sowie SPERLICH [2]). Vielleicht läßt sich aber einmal das ganze Problem der geomorphotischen Reizsuszeption von hier aus aufrollen, da ähnliche Fragen auch bei anderen Geomorphosen zu stellen sind.

<sup>1)</sup> Vgl. auch die Diskussion des Problems bei NOLL (7), PFEFFER (6) und SPERLICH (2).

<sup>2)</sup> BRAIN hat die Abhängigkeit einer Geomorphose von der Organ-symmetrie gezeigt.

## 2. Längs- (d. h. parallel zur Organachse) angreifende Schwerkraft<sup>1)</sup>.

### a) Die Schaffung einer Längspolarität.

Das Bild eines Baumes, der oben seine Krone und unten seine Wurzeln entwickelt, legt die Annahme nahe, daß diese im Pflanzenreich ja weit verbreitete Längspolarität durch die Schwerkraft geschaffen sei. Diese Auffassung wurde verschiedentlich (z. B. durch SACHS [9]) ausgesprochen.

Für die individuelle Entwicklung trifft das jedoch — mindestens bei den Phanerogamen — nicht zu. Die Längspolarität, welche bereits der Keimling im Samen mit seinem Wurzel- und Sproßpol zeigt, entsteht autonom (z. B. nach den Untersuchungen VÖCHTINGS [7] und seiner Schüler<sup>2)</sup>). Für die „niedereren“ Pflanzen ist dagegen die Polarität noch plastisch. Vielfach bestimmt das Licht die Lage der Polaritätsachse. Nur für den Wasserfarn, *Marsilia*, ist die Festlegung der Polaritätsachse unter dem richtenden Einfluß der Schwerkraft nachgewiesen (LEITGEB): in der sich entwickelnden Einzelle stellt sich zwar die erste Querwand stets in die Archegonienlängsachse; aus der physikalisch oberen Zelle wird aber der Sproß, aus der unteren die Wurzel<sup>3)</sup>.

### b) Modifikation der Längspolarität durch die Schwerkraft.

Wie wir sahen, ist also die Längspolarität einer höheren Pflanze autonom festgelegt. Wir können aber ihre äußere Erscheinung, d. h. die Masse und den Ort der gebildeten Wurzeln bzw. Sprosse modifizieren, und zwar nicht nur durch veränderte Nahrungszufuhr, Feuchtigkeitdifferenzen usw. (KLEBS [2], KNY<sup>4)</sup>), sondern auch durch die Richtung der längsangreifenden Schwerkraft.

<sup>1)</sup> Über tonische Längskraftwirkungen vgl. S. 169 ff.

<sup>2)</sup> Eine Umwandlung des Längspolaritätscharakters, z. B. eine Umstimmung des Wurzelvegetationspunktes in einen Sproßvegetationspunkt ist wiederholt beobachtet z. B. von GOEBEL (1) bei *Anthurium longifolium* und auf tonische Reize bei *Neottia nidus avis*.

Diese Verwandlungsfähigkeit von Wurzel- und Sproßpol ist eine unverkennbare Analogie zur Geschlechtsumwandlung. Wie bei der Sexualität setzt die Verwandlungsfähigkeit der morphologischen Pole gleichfalls die Anwesenheit der beiden antagonistischen (Pol-)Potenzen in den Zellen der Vegetationspunkte voraus. Die phänotypische Polarität bedeutet dann das Überwiegen der einen Potenz über die andere; die Umstimmung eine Verschiebung des Kräfteverhältnisses zwischen beiden Potenzen. Es ist notwendig, daß man diese Tatsachen bei den nachfolgend geschilderten Fällen von Modifikation der Polarität im Auge behält. Abgeschnittene Wurzelspitzen behalten dagegen ihren Polaritätscharakter (KOTTE [1]).

<sup>3)</sup> Über die auf NOLLSche Versuche zurückgehende Annahme, daß die Schwerkraft bei Bryopsis die Polarität bestimme, vgl. WINKLER (1) und STEINECKE.

<sup>4)</sup> Die Versuche KNYs beweisen (entgegen anders lautenden Angaben)

Bei Weidenstecklingen ist der Längskrafteinfluß nicht groß. Er entspricht im Prinzip dem Querkrafteinfluß: Wurzelförderung am basalen, Sproßförderung am apikalen Ende. Seine Addition bzw. Substraktion von der autonomen Längspolarität macht sich nach VÖCHTING (1) wenigstens darin geltend, daß sich z. B. die Wurzelbildung am invers aufgestellten Weidensteckling etwas mehr gegen das physikalisch untere (morphologisch apikale) Ende ausdehnt. Auch die KÜSTERSCHEN (1 u. 2) Zentrifugalversuche lassen an die Möglichkeit einer Polaritäts-

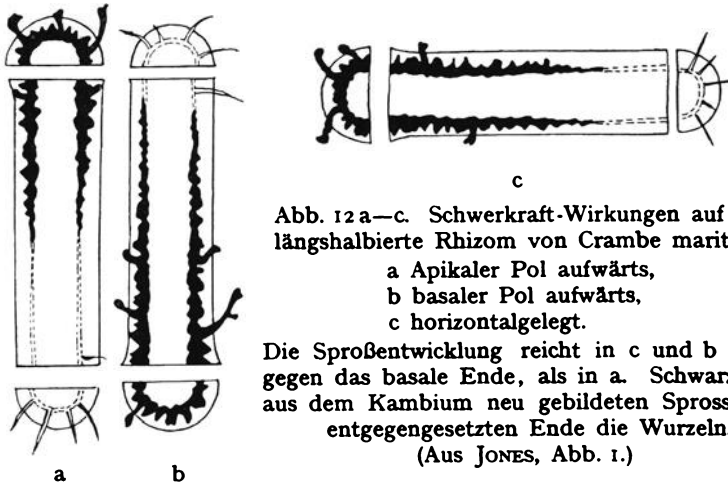


Abb. 12 a—c. Schwerkraft-Wirkungen auf das längshalbierte Rhizom von *Crambe maritima*.

- a Apikaler Pol aufwärts,  
b basaler Pol aufwärts,  
c horizontalgelegt.

Die Sproßentwicklung reicht in c und b weiter gegen das basale Ende, als in a. Schwarz: Die aus dem Kambium neu gebildeten Sprosse, am entgegengesetzten Ende die Wurzeln.

(Aus JONES, Abb. 1.)

beeinflussung durch die Längskraft denken, wenn man auch mit KÜSTER die Resultate auf eine tonische Wirkung der Schleuderkraft zurückführen kann.

Etwas auffälligere Beispiele für eine Gravitations-Längspolarität liefern nach VÖCHTING (1) *Heterocentron diversifolium* und insbesondere nach JONES das Rhizom von *Crambe maritima*. Wie Abb. 12 zeigt, erstreckt sich an horizontal bzw. invers gehaltenen Rhizomen die Sprosse regenerierende Kambiumzone erheblich weiter gegen das basale Ende als bei normal orientierten.

Ganz ähnliche Verhältnisse liegen bei den Gewebewucherungen (Kallus) an den Enden isolierter Sproßachsen, insbesondere von *Populus nigra* nach SIMON (1) vor. Auch hier determiniert zwar ein innerer Faktor (vgl. dazu auch KÜSTER [3]) den Grundcharakter der Polarität. Neben anderen Faktoren wie Feuchtigkeit vermag aber die invers angreifende Schwerkraft die Kallusbildung am basalen Sproßpol zu fördern und am apikalen zu hemmen.

gerade die Inhärenz einer Achsenpolarität beim Epheu; lediglich in den äußeren Erscheinungen kann diese Polarität durch die veränderte Nahrungszufuhr maskiert werden.

Schließlich sei als ein Beispiel für die Thallophyten *Caulerpa* angeführt. Auch sie besitzt, wie wir sahen, eine inhärente Polarität, die an ihren Blättern die Rhizoide stets am morphologisch basalen Ende auftreten läßt. Invershängende Blätter lassen die Rhizoide jedoch erheblich weiter von der Basis entfernt sprossen, wie bereits JANSE gezeigt hat. In eigenen Untersuchungen konnte ich dies Ergebnis bestätigen und nachweisen, daß wirklich die Schwerkraft die Polaritätsäußerungen verschiebt, da die Rhizoide auch bei völlig horizontaler Beleuchtung stets erdwärts verschoben sind.

Genauere Untersuchungen über die *Reizreaktionskette* der Geomorphosen durch längsangreifende Schwerkraft fehlen. Wir dürfen wohl auch hier eine Geosuszeption durch Zellumlagerung für wahrscheinlicher halten, weil sämtliche sonst zu machenden Annahmen wenig aussichtsreich scheinen. Auch die Möglichkeit, daß die Längskraftgeomorphosen als Seitenkette zu einem geotropischen Reizprozeß eingeleitet werden, kommt natürlich nicht in Frage. Auf eine angenäherte Gültigkeit des *Reizmengengesetzes* lassen die Zentrifugalversuche KÜSTERS und Angaben VÖCHTINGS (1) über die Abhängigkeit der Sproß- bzw. Wurzelbildung vom Angriffswinkel der Schwerkraft schließen (angenähertes Sinusgesetz).

### C. Geotorsionen.

Die Geotorsionen möchte ich entsprechend unserer äußerst geringen Kenntnis besonders kurz besprechen.

*Typus:* Die Drehungen junger Blattstiele von *Lophospermum scandens* (nach den Beobachtungen von KNIEP [1]).

Stellt man ein in normaler Ruhelage erwachsenes Blatt (auch im Dunkeln) mit der Spreite vertikal, so dreht sich der Stiel solange (d. h. im vorliegenden Falle um  $90^\circ$ ) um seine Längsachse, bis die Blattspreite wieder entsprechend der normalen Ruhelage orientiert ist. Ähnliche Geotorsionen von Blattspreiten hat CZAPEK (3) bei *Alströmeria*, FRANK (2) an Seitenzweigen, z. B. der Fichte, SCHWENDENER und KRABBE u. a. an einer Reihe anderer Gewächse festgestellt. Schließlich dürften auch nach der Auffassung von SIERP (1) die Torsionen, die NOLL (5) für eine Reihe von Blütenstielen der Orchideen beschrieben hat, hierher gehören <sup>1)</sup>.

Vielfach wandert die Torsionszone von der Hauptwachstumszone (z. B. in Blattstielen und Blättern) basalwärts weiter. Hierdurch können natürlich Überdrehungen (ganz analog den geotropischen Überkrümmungen) herbeigeführt werden, die dann im allgemeinen wieder durch Retorsionen ausgeglichen werden.

Die Analyse der *Reizreaktionskette* von Geotorsionen liegt völlig im

<sup>1)</sup> Wegen der etwas abweichenden Auffassung von NOLL muß auf die Originalarbeit verwiesen werden. Jedenfalls spielt die Hauptachse irgendwie mit, doch ist das kein Gegenargument, daß es sich um Geotorsionen handelt (vgl. auch die von KORIBA beschriebenen Torsionen an *Spiranthes*-Blüten).

Argen. Wir sind hinsichtlich der Suszeption auch hier nur auf Vermutungen angewiesen. Für ein Suszeptionsvermögen der Blattspreite spricht die Beendigung der Geotorsionen nach Normalstellung der Spreite. Bei *Alströmeria* spielt hinsichtlich des Drehungssinnes ein inhärenter Faktor nach den Untersuchungen von CZAPEK mit. Auch hinsichtlich der Endreaktion ist sehr vieles zu klären. Insbesondere scheint wohl die Grundfrage der Torsionen hier immer noch nicht endgültig geklärt, ob die Torsionen beispielsweise eines Blattstieles auf Torsionen der einzelnen Zellen oder auf dem Antagonismus ungleich wachsender Gewebspartien beruhen (vgl. hierzu GOEBEL [8], BEEKMANN, SCHMUCKER und SEYBOLD, sowie die hier zitierte ältere Literatur).

#### D. Geotonus.

Geotonische Reizerscheinungen hat man zuerst bei längsangreifender Schwerkraft erkannt. Infolgedessen hat man sie vielfach mit Längskraftwirkungen überhaupt identifiziert und sich sogar erstaunt, daß auch bei quer angreifender Schwerkraft geotonische Wirkungen eintreten sollten. Umgekehrt hat man in der Regel den geotonischen Einfluß der Querkraft direkt als einen Geotropismus angesprochen. Aus all diesen Begriffsverwicklungen und -verschlingungen heraus ist ein großer Teil der Mißverständnisse zu verstehen, denen gerade die Erforschung des Geotonus ausgesetzt war. Es scheint mir darum beim heutigen Stand unserer Kenntnisse am zweckmäßigsten, einmal die rein geotonischen, also nicht polaritätsschaffenden Schwerkraftwirkungen zu sondern: einerseits vom Geotropismus, d. h. der Schaffung einer Querpolarität und andererseits von der Schaffung einer Längspolarität. Es soll mit dieser Problemsonderung jedoch keineswegs behauptet werden, daß diese drei Georeaktionen nichts miteinander zu tun hätten (vgl. unten S. 175).

##### 1. Wachstumsbeeinflussung<sup>1)</sup>.

###### a) Dauerwirkung.

*Typus:* Die Wuchshemmung in vers vertikalgestellter Sporangienträger von *Phycomyces „nitens“* nach den Angaben von ELFVING (1) und HERING. Invers vertikal gehaltene Sporangienträger zeigen nämlich einen (bis 10 vH) geringeren Zuwachs als normal vertikal wachsende<sup>2)</sup>.

Ähnliche Wuchshemmungen in Inverslage sind wiederholt festgestellt worden. Sie scheinen nach den Untersuchungen von HERING, BREMEKAMP (1), NEMEČEK u. a. bei positiv und negativ geotropischen Organen eine recht verbreitete Erscheinung zu sein. Nach NEMEČEK kommt die geotonische Wirkung als Komponente auch bei querangreifen-

<sup>1)</sup> Auch die gesonderte Besprechung einer Wachstums- und einer Krümmungsbeeinflussung entspricht nur dem derzeitigen Standpunkt unserer Kenntnisse.

<sup>2)</sup> Die Sporangienträger sind negativ geotrop und müssen daher (z. B. durch allseitige phototropische Reaktion an einer vertikal rotierenden Klinostatenachse) an der Aufkrümmung verhindert werden.



der Schwerkraft zur Geltung. VÖCHTING (8) wies nach, daß die Organverkürzung auf einem Kleinerbleiben der Zellen beruht. Die Zelllänge von mehreren Jahren invers wachsenden Weidensprossen blieb im Zuwachsholz 10 vH hinter der normalen Durchschnittslänge zurück.

Über die tonische Wachstumsbeeinflussung durch die *Horizontal-lage* — ein Problem, das, wie wir sehen werden, eng mit dem Geotropis-musproblem zusammenhängt — gehen die Meinungen noch sehr stark auseinander. Wahrscheinlich verhalten sich auch die verschiedenen Objekte sehr verschieden<sup>1)</sup>.

Aus der Fülle der umstrittenen und zweifelhaften Angaben hebt sich eigentlich nur ein gesicherter Fall heraus: Die *Wachstumsbeschleunigung der Gelenke* von Gelenkpflanzen. Schon SACHS (2) stellte die enorme Wachstumszunahme in den Gelenken horizontal gelegter geotropisch sich aufkrümmender Getreidepflanzen fest und z. B. ELFVING (2) sowie LUXBURG zeigten an Grasknoten bzw. an der Commelinacee *Tradescantia fluminensis*, daß das Gelenkwachstum bei Rotation an der parallel zur horizontalen Klinostatenachse durchschnittlich um ein vielfaches größer ist als in Normalstellung. Ja bei einseitiger Schwerkraftreizung in Horizontallage steigerte sich sogar nach LUXBURG das Durchschnittswachstum des Gelenkes von *Dianthus bannaticus* auf das 17fache!

Für normal angreifende Gravität — namentlich bei großen Schleuderkräften — zeigte M. M. RISS an Wurzeln eine Hemmung, während nach älteren Angaben das Sproßwachstum unbeeinflusst ist.

Hier ist wohl auch der Platz, hinzuweisen auf die Veränderungen, welche durch die Umlagerungen der Zellbestandteile durch hohe Schleuderkräfte ausgelöst werden (ANDREWS).

Besonders große Schleuderkräfte (über 1000—2000 g) führen im allgemeinen zu Zelldeformationen und damit zu Wachstumshemmungen sowie schließlich zum Tod der Pflanze (vgl. ANDREWS [1]).

Als Dauerwirkung ist somit ein tonischer Einfluß der Schwerkraft (insbesondere bei inverser Vertikalstellung) gesichert<sup>2)</sup>. Dagegen

<sup>1)</sup> z. B.:

	Objekt	Wachstum der Mittellinie	Bemerkungen
SACHS (2) . . . .	Sprosse	? (eher Zunahme)	Vgl. SACHS (9) und GRADMANN (4)
SACHS (3) . . . .	Wurzeln	Verringerung	
NOLL (3) . . . .	Hippuris-Sprosse	Beschleunigung	
LUXBURG	Avena-Koleoptilen	Keine Verände- rung	
(u.) WEBER . . .			

Methode: Durchweg Horizontallegen der betreffenden Organe.

<sup>2)</sup> Sehr oft sind hängende Zweige von Trauerbäumen und plagiotrope

sind die Angaben über tonische Wirkungen einer vorübergehenden Veränderung der Gleichgewichtslage, über

b) die „Geowachstumsreaktionen“

noch widersprechend.

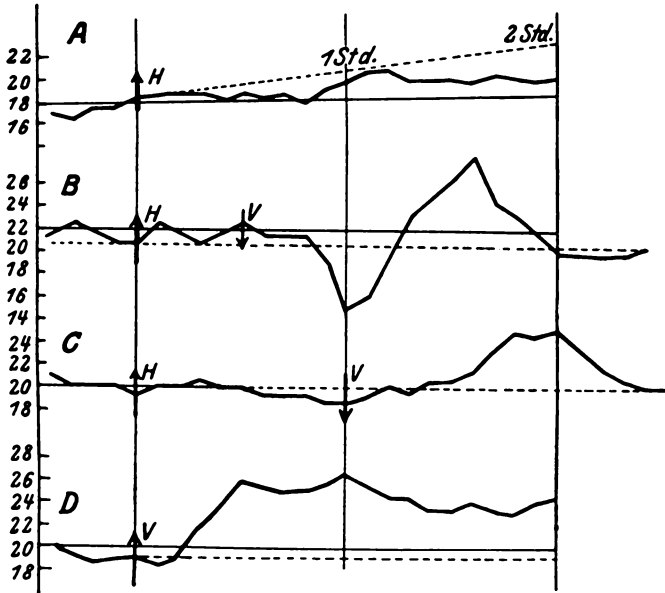


Abb. 13. Geowachstumsreaktionen während und nach horizontaler Klinostatenrotation. (Nach KONINGSBERGER [1]).

Kurve A: Dauerrotation;

„ B: nach 30 Minuten Rotation vertikalgestellt;

„ C: nach 1 Stunde Rotation vertikalgestellt;

„ D: nach Dauerrotation vertikalgestellt.

H = Achse horizontal. V = Vertikal.

Gestrichelte Linie = Kurve der großen Wachstumsperiode.

Die Schwierigkeiten für eine sichere Entscheidung sind vorwiegend experimenteller Natur; das tritt namentlich bei einem Vergleich mit den Photowachstumsreaktionen hervor:

1. sind die Geowachstumsreaktionen wohl meist schwächer ausgeprägt als die Photowachstumsreaktionen;

2. stört bei der Analyse der Geowachstumsreaktionen die schwer völlig vermeidbare „Manipulations-Wachstumsreaktion“. Man kann ja bei Geo-

Zweige der dazugehörigen normalen Varietäten zum Nachweis einer Längskraftwirkung verglichen worden (neuerdings z. B. von JACCARD [4]). Meines Erachtens sagt ein solcher Vergleich über eine etwaige tonische Einwirkung der invers angreifenden Schwerkraft nichts aus; denn die Differenzen könnten doch direkt auf den (durchweg erblich-pathologischen) Charakter der Trauerform zurückgehen.

experimenten im Gegensatz zu Photoexperimenten das Objekt nicht ruhig stehen lassen. Erschütterungen<sup>1)</sup>, Durchbiegungen, schwache geotropische Reizungen (von der meist üblichen roten Lampe ganz zu schweigen), all das führt zu der erwähnten Manipulations-Wachstumsreaktion, auf die man wohl zurückführen muß, daß z. B. selbst den KONINGSBERGERSCHEN (1) Protokollkurven ihre „Zierlichkeit“ manchmal genommen ist. Sehr wichtig sind darum „blinde“ Versuche, um diese Manipulations-Wachstumsreaktionen und die darüber hinausgehenden echten Geowachstumsreaktionen richtig beurteilen zu können.

Auf der technisch einwandfreiesten Methodik dürften wohl die Resultate KONINGSBERGERS (1) beruhen (Abb. 13). Wir sehen hier an den Haferkoleoptilen, daß nach horizontaler Rotation die normale Vertikalstellung den Wachstumsverlauf ausgesprochen wellenförmig macht. Bei kurzer Vorrrotation erfolgt auf eine anfängliche Hemmung eine Steigerung des Wachstums (Abb. 13 B). Bei längerer Vorrrotation fehlt diese anfängliche Hemmung (Abb. 13 C und D). Rotation an der horizontalen Klinostatenachse allein führt dagegen zu keiner erkennbaren Geowachstumsreaktion (Abb. 13 A).

Die früheren Angaben von ZOLLIKOFER (2), daß auch durch *Horizontallegen* eine Geowachstumsreaktion ausgelöst werde, hält KONINGSBERGER für einen Irrtum; dieser Irrtum soll durch unzureichende Technik (Manipulationswachstumsreaktionen, Fehlen einer Wachstumsmessung auf dem Klinostaten selbst) verursacht worden sein.

## 2. Geotonische Beeinflussung einer geotropischen Krümmung

### a) durch gleichzeitige Längs- und Querreizung.

a) **Wurzeln.** Eine Versuchsanordnung für den unmittelbaren Nachweis dieser geotonischen Wirkung hat M. M. RISS ausgearbeitet. Sie legte Wurzeln innerhalb der Präsentationszeit horizontal und zentrifugierte sie gleichzeitig derart, daß die *Zentrifugalkraft als Längskraft* entsprechend der normalen Ruhelage einwirkte (Abb. 14 a u. b). Zur Kontrolle wurden Wurzeln gleichlang ohne Zentrifugieren horizontal gelegt [M. M. RISS mit *Lupinus albus* 1—12 g<sup>2)</sup>] oder durch invers angreifende Längskraft zentrifugiert (ZIMMERMANN, unveröffentlichte Versuche an *Lepidium sativum* 2—5 g). In beiden Fällen ergab sich eine *Hemmung* durch die „normal“ angreifende Längskraft sowohl gegenüber den in Längsrichtung ungeretzten wie den invers gereizten Wurzeln; die Präsentationszeit muß erhöht werden, um diese Hemmung auszugleichen.

Nachdem durch vorstehende und folgende (S. 174) Versuche der Nachweis geglückt ist, daß die normal angreifende Längskraft eine hemmende Wirkung ausübt, steht wohl nichts mehr im Wege, die Versuchsergebnisse von CZAPEK (5, vgl. auch die hier zitierte Literatur) auf eine geotonische Wir-

<sup>1)</sup> Vgl. z. B. die Feststellungen von SIERP (2) hierzu.

<sup>2)</sup> Weitere Versuche siehe M. M. RISS, l. c. und v. UBISCH.

kung der Längskraftkomponente zurückzuführen. CZAPEK reizte z. B. Keimwurzeln von *Lupinus albus* 6 Stunden in Zwangslage (einfache Schwerkraftwirkung) unter verschiedenen Angriffswinkeln. Er erhielt dann als Nachwirkung auf dem Klinostaten maximale Krümmungen für  $45^\circ$  über der Horizontalen. D. h. die Reizwirkungen waren geringer, wenn die Wurzeln schräg abwärts schauten, als wenn sie in den entsprechenden Lagen schräg aufwärts schauten. Auch wenn wir alle Fehlerquellen berücksichtigen<sup>1)</sup> (vgl. die Kritik von FITTING [1] und ZIMMERMANN [3]), so kann man doch sagen, daß auch hier die Längskraft eine relativ hemmende Wirkung zeigt, sobald sie in normaler Richtung angreift.

**β) Haferkoleoptilen.** Hier hat BREMEKAMP (2) die ganz entgegengesetzte, d. h. umgekehrte Längskraftwirkung wie bei Wurzeln feststellen können; doch sind die geonegativen Organe durchweg schlechter untersucht als die Wurzeln.

<sup>1)</sup> Zu diesen und ähnlichen Versuchen scheint mir eine grundsätzliche Stellungnahme dringend erforderlich, da die richtige Bewertung solcher Versuche an begrifflichen Unklarheiten schon oft gescheitert ist.

Ich teile nicht den wiederholt von botanischen Reizphysiologen ausgesprochenen Standpunkt, daß es nicht angängig sei, „aus der Größe der Reaktionen in verschiedenen Reizlagen irgendwelche Folgerungen auf die Größe der Reize oder ‚Krümmungstendenzen‘ zu ziehen“ (RAWITSCHER [3], S. 218). Denn:

1. gründen sich alle unsere quantitativen Ergebnisse bezüglich Georeaktionen auf der „Größe der Reaktionen“, nämlich meistens auf dem Eintreten von Minimalreaktionen. Wenn wir die RAWITSCHERSCHE Forderung annehmen wollten, müßten wir überhaupt auf quantitative Schlüsse verzichten.

2. können wir aus ungleicher Größe von Reaktionen — wie bei jedem physiologischen Experiment selbstverständlich *ceteris paribus* — auch auf eine ungleiche Größe der vorangehenden Glieder der Reizreaktionskette schließen (vgl. ZIMMERMANN [3]). Ein anderer Schluß würde der elementarsten Logik widersprechen, sofern wir überhaupt die Reizreaktionskette als eine Kette kausal verbundener Vorgänge auffassen.

Der berechnete Kern in der RAWITSCHERSCHEN Auffassung ist folgender:

1. dürfen wir den Satz: „Ungleiche Reaktionen — ungleiche Reize“ genau so wenig umkehren wie den Satz: ungleiche Wirkungen — ungleiche Ursachen; wir dürfen (wie z. B. bereits FITTING [1], S. 317 ff. ausgeführt hat) keineswegs aus gleichen Reaktionen auf gleiche Reize, Erregungen usw. schließen.

2. werden (wie oben S. 150 erwähnt) die quantitativen Gesetzmäßigkeiten um so komplizierter, je stärkere Reaktionen wir berücksichtigen. Wir finden also dann häufig keine direkte Proportionalität zwischen den früheren und späteren Gliedern der Reizreaktionskette. Wir haben aber nach all unseren derzeitigen Kenntnissen keine Veranlassung, daran zu zweifeln, daß bei der CZAPEKschen Versuchsanordnung den größeren Reaktionen auch eine stärkere Gesamtschwerkraftwirkung (Geotropismus + Geotonus) in den früheren Gliedern der Reizreaktionskette entspricht. Auch die Krümmung der Spitze in der Zwangslage vermag allein das Resultat nicht zu erklären.

## b) Quer- und Längsreizung hintereinander.

Am einfachsten läßt man dazu Keimwurzeln (z. B. von *Lepidium sativum*) senkrecht zu einer horizontalen Klinostatenachse rotieren<sup>1)</sup>, entsprechend dem Uhrzeiger einer Wanduhr (Abb. 14 c—f und ZIMMERMANN [3]). Auffallenderweise bleiben die Wurzeln nicht gerade, sondern sie krümmen sich konstant in einer bestimmten Richtung („Rotationskrümmungen“), und zwar entspricht die Krümmung derjenigen horizontalen Reizlage während der Rotation (in Abb. 14 dunkel gezeichnet), aus der heraus die Wurzel jeweils invers vertikal gestellt wird. Bereits dieser Rotationsversuch zeigt, daß die inverse Vertikallage einen vorangehenden geotropischen Impuls mehr verstärkt als die normale Vertikallage.

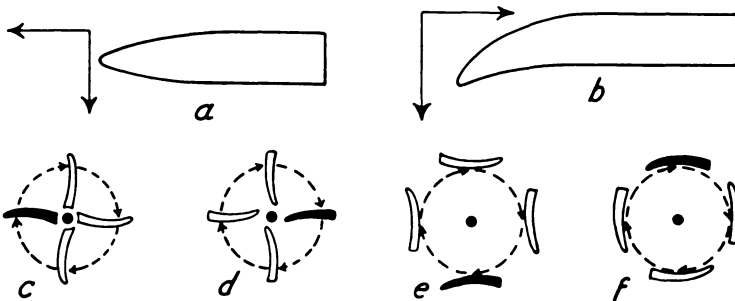


Abb. 14. a, b Gleichzeitige Längs- und Querkrafteinwirkung (nach R. R. Riss schematisch);

a Längskraft normal, b invers angreifend.

c—f Rotationskrümmung: die vier Wurzelschemen geben jeweils Anordnung und Resultat im Prinzip wieder (nach ZIMMERMANN [3]);

schwarz: die Wurzellage, in der die Rotationskrümmung induziert wird.

Der Punkt in der Mitte = Klinostatenachse von vorn;

Der Pfeilring = Richtung der Klinostatenbewegung.

Das gleiche läßt sich auch durch Einzelreizung zeigen (Tabelle S. 175). Auch hier verstärkt die invers angreifende Längskraft den geotropischen Impuls und schwächt die normal angreifende ihn ab. Im übrigen zeigt die Tabelle auch gleichzeitig, daß die Längskraftwirkung bei schräger Angriffsrichtung als Komponente zur Geltung kommt.

Während also bei einer geotropischen Reizung innerhalb der Präsentationszeit der geotropische Krümmungsimpuls<sup>2)</sup> dem Sinus des Ablenkungswinkels entspricht, erleidet dies Sinusgesetz bei Wurzeln von *Lepidium sativum* durch eine nachträglich angreifende Längskraft eine „polare Modifikation“.

<sup>1)</sup> Eine Umdrehung in 1—27 Minuten.

<sup>2)</sup> Wir können ihn uns unter dem Bild der Erregung oder der gebildeten Reizstoffe vorstellen.

## Kombination von Quer- und Längsreizung.

Zeit (in Min.) d. Querreizung		$\frac{1}{2}$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Reizwinkel der Längsreizung	+ 90°	<sup>(+)</sup> $\frac{1}{4}=0$	+	+	+	+	+	+	+	+				
	+ 60°		(+)	(+)	(+)	+	+	+	+	+				
	+ 30°		o	(+)	(+)	(+)	(+)	+	+	+				
	± 0		o	o	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	+	+			
	- 30°		o	o	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	+	+		
	- 60°		o	o	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	+	+		
	- 90°		o	o	o	o	+	(+)	(+)	(+)	(+)	+	+	+

## Versuchsordnung:

- Zuerst „Querreizung“ = horizontal  $\frac{1}{2}$  bis 12 Min.
- Unmittelbar anschließend „Längsreizung“ = 5 Min. im Reizwinkel jeweils + 90° bis - 90°, und zwar wurde zur Vermeidung neuer einseitiger Reizung stets mittels des intermittierenden Klinostaten auf den beiden Flanken senkrecht zur Reizlage der „Querreizung“ gereizt.
- Unmittelbar anschließend bis zur Ablesung (45 Min. nach Versuchsbeginn) Rotation parallel zur horizontalen Klinostatenachse.

Zahl der Versuchspflanzen für jede einzelne Versuchsordnung: 60 bis 100. für die „kritischen“ Werte 150 bis 200 Wurzeln.

+, (+), o = Durchschnittsresultat.

Die Fähigkeit, eine polare Modifikation des Sinusgesetzes zu zeigen, ist offenbar nicht bei allen geotropisch reagierenden Organen gleich, daher bestehen im einzelnen noch recht große Widersprüche. Auch ist das Verhalten bei intermittierender antagonistischer Reizung keineswegs geklärt (vgl. hierüber ZIMMERMANN [3]).

Das Ineinandergreifen der geotropischen und der geotonischen Reiz-Reaktionskette ist noch nicht zu durchschauen. Jedenfalls handelt es sich bei der geotonischen Beeinflussung nicht um eine reine Wachstumswirkung, zumal die inversangreifende Schwerkraft als Dauerwirkung das Wurzelwachstum hemmt (NOLL [6a]).

Man hat sich vielfach bemüht, eine Brücke zu schlagen zwischen den geotonischen Erscheinungen und dem Geotropismus (vgl. z. B. ZOLLIKOFER [2], KONINGSBERGER [1], GRADMANN [4]). Und zwar kommen hierfür meines Erachtens zunächst die tonischen Einflüsse Querkraft in Frage. Betrachten wir aber gerade die gesichertsten Daten wie die allgemeine Wuchsförderung der Gelenke bei Rotation parallel zur horizontalen Klinostatenachse, so sind die Resultate mehrdeutig. Z. B. kann man diese Wuchssteigerung auffassen als eine allseitige geotropische Reaktion oder aber als Wegfall der hemmenden Längskraftwirkung. Immer aber müssen wir für die eigentliche geotropische Reaktion eine radiäre Polarität des suszipierenden oder reagierenden Organs voraussetzen<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Dies gilt auch für die — wohl nur skizzierte — Theorie von KONINGSBERGER (1922, S. 120 des S. A.).

Für negativ geotropische Organe liegen vor allem die Beobachtungen von R. STOPPEL (4) vor, daß eine Vorrotation von Gerstekoleoptilen an der horizontalen Klinostatenachse die Reaktion einer nachherigen einseitigen geotropischen (und phototropischen) Reizung beschleunigt und verstärkt. Nach BREMEKAMP (5) wäre allerdings zu untersuchen, wie weit sich an dieser Reaktionsverstärkung autonome (infolge der Klinostatenrotation zur Geltung kommende) Entfaltungsbewegungen beteiligen.

### E. Geotaxis.

*Typus:* Die negative Geotaxis von *Euglena viridis* (JENSEN). Bringt man in eine beiderseits offene Kapillare eine Anzahl von Euglenen, so schwimmen sie (auch im Dunkeln) aktiv aufwärts. Sie haben ein größeres spezifisches Gewicht als Wasser, wie Zentrifugalversuche lehren. Der Schwerpunkt ihres Körpers liegt so, daß getötete Individuen mit der Spitze voran abwärts sinken.

Derartige geotropische Bewegungen (negative und positive) sind bei sehr vielen (wohl den meisten) begeißelten und mit Chromatophoren begabten Protisten sowie Schwärmern und Gameten nachgewiesen (PFEFFER [6], S. 791). Auch einige farblose Geißelorganismen wie *Polytoma*, *Spirillum*-Arten, die kaum gefärbten *Fucus*-Spermatozoide (KOTTE [2]) reagieren geotaktisch. Ferner ist für die Kriechbewegungen der Closterien negative Geotaxis wohl einwandfrei festgestellt (KLEBS [1], GERHARDT).

Geotaktisches Reaktionsvermögen geht ab: den Oscillarien und Diatomeen (ADERHOLD) und auch den Myxomyceten, deren negative Hydrotaxis früher für negative Geotaxis gehalten wurde (STAHL [1a]).

Die *Reizreaktionskette* der Geotaxis ist wenigstens für „pflanzliche“ Protisten usw. kaum untersucht. Wir wissen nur, daß weder die negative Geotaxis (JENSEN) noch die positive (KOTTE [2]) ein passives Herabsinken, sondern eine aktive Bewegung ist. Suszeptionsprobleme (wie phobische oder topische Bewegung), die bei anderen Taxieen eine große Rolle spielen, sind gerade bei der Geotaxis<sup>1)</sup> noch kaum in Angriff genommen. Zur Frage der Suszeptionsanalyse werfen wir drum zweckmäßigerweise einen Blick auf die „tierischen“ Protisten, die besser untersucht sind. Für das negativ geotaktische Infusor *Paramecium* hat KOEHLER (vgl. auch BUDDENBROCK [3]) den Nachweis geführt, daß nur die Statolithentheorie (Verlagerung von Zellinhaltskörpern) zur Erklärung der Geosuszeption in Frage kommen kann. Läßt man *Paramecium* Eisenstaub fressen, so kann man ähnlich wie bei den Krebsstatocysten vermittelt eines Magneten die „geotaktische“ Bewegungsrichtung entsprechend der Lage des Magnetpols modifizieren.

<sup>1)</sup> Für das Infusor *Paramecium* vgl. JENNINGS (S. 113), der auch hier phobische Reaktionen angibt.

Es ist natürlich bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich, daß die Suszeption bei den pflanzlichen Protisten ähnlich abläuft, also durch Verlagerung (vermutlich beliebiger) Inhaltskörper. Immerhin könnte man auch an eine Wirkung des hydrostatischen Druckes denken (JENSEN).

Auch die Mechanik der geotaktischen Bewegung harrt noch der Analyse. Für eine Reihe von Fällen ist zwar nachgewiesen, daß die Lage des Schwerpunktes nicht ausreicht, um die Schwimmrichtung zu erklären (JENSEN, PFEFFER [6]). Mindestens in diesen Fällen müßten wir eine Beeinflussung der Geißelbewegung oder der die Steuerung bewirkenden Körperteile im Verlauf der Reizreaktionskette annehmen<sup>1)</sup>.

Sehr interessant sind die zahlreichen Angaben über mitwirkende Faktoren, die als tonische Reize die geotaktische „Stimmung“ beeinflussen können. So fand MASSART (7), daß die Chysomonade *Chromulina Woroniniana* bei 15—20° negativ, bei 5—7° positiv reagiert. In ähnlicher Weise wird das positiv-geotaktische Reaktionsvermögen bei *Euglena sanguinea* erst auf Verdunkeln oder einen mechanischen Reiz hin ausgelöst (NAUMANN). Das oben erwähnte Infusor *Paramecium* reagiert nur bei Anwesenheit von CO<sub>2</sub> geotaktisch. Auch Alterszustände spielen namentlich bei den Volvocaceen eine große Rolle: junge Eudorinen sind ageotaktisch.

In der Natur führt die geotaktische Reaktion zu Niveaubildung, vor allem im Widerspiel mit anderen Taxien. Z. B. sammelt sich *Euglena sanguinea* bei Tageslicht und ruhigem Wasser im Oberflächenhäutchen ihres Tümpels, da unter diesen Umständen die positive Phototaxis den Ausschlag gibt. Erst beim Verdunkeln oder bei bewegtem Wasser setzt die positive Geotaxis ein und führt die Alge in tieferes Wasser. In anderen Fällen führt der Antagonismus zwischen Geotaxis und Phototaxis oder Chemotaxis zur Innehaltung eines bestimmten Niveaus unter der Wasseroberfläche (vgl. z. B. PRINGSHEIM und MAINX), Erscheinungen, die dem Plagiotropismus an die Seite zu stellen sind.

#### Geotaxis der Zellinhaltsbestandteile.

Passive Verlagerung von Zellinhaltsbestandteilen haben wir bereits anlässlich des Suszeptionsproblems (S. 125 ff.) besprochen. Natürlich werden sie bei Anwendung von Zentrifugalkräften (vgl. S. 170) ausgiebiger; es können durch sie auch zweifellos Reizprozesse ausgelöst werden.

Aktive Zellumlagerungen unter dem richtenden Einfluß der Schwerkraft sind kaum mit Sicherheit bekannt<sup>2)</sup>. Eine negative Geotaxis des Zellkernes nach dem Zentrifugieren hatte man zeitweise vermutet (PFEFFER [6] S. 791), doch läßt sich meines Erachtens dieser Vorgang auch auf eine allgemeine Regulationsfähigkeit der Zelle zurückführen.

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu METZNER.

<sup>2)</sup> Vgl. auch JOST (4), S. 230.



Die Abhängigkeit der Protoplasmabewegung bei den Siphonales haben JANSE und STEINECKE beschrieben. STEINECKE möchte die Umwandlung der Polarität hier auf eine geotaktische Bewegung des Plasmas zurückführen<sup>1)</sup>.

### III. Die homogen<sup>2)</sup> zusammengesetzten Georeaktionen.

#### A. Der Plagiogeotropismus.

Die Ruhelage, die plagiotrope<sup>3)</sup> Organe, wie Seitenzweige, Blätter, Ausläufer, Seitenwurzeln u. a., einnehmen, ist eine *Gleichgewichtslage*. In dieser Gleichgewichtslage halten sich zwei antagonistische Krüm-

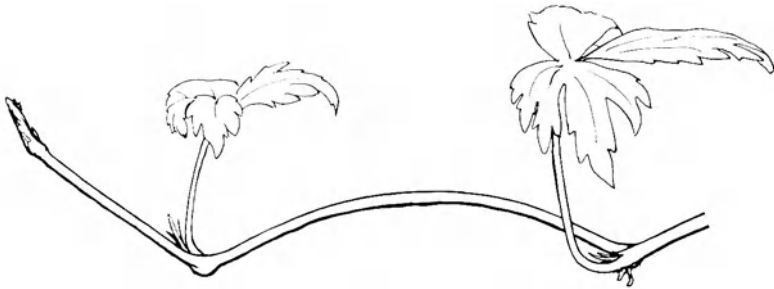


Abb. 15. 2 Internodien eines Hahnenfußausläufers (etwas schematisch vereinfacht).

mungstendenzen die Wage, nämlich eine: aufwärts gerichtete „*geonegative*“<sup>4)</sup> und eine abwärts gerichtete „*geopositive*“ Krümmungstendenz.

Bis zu diesem Punkte stimmen heute wohl alle Untersucher plagiotroper Organe überein. Umstritten, bzw. ungeklärt sind dagegen noch:

die *qualitative* Frage nach dem „Wesen“, insbesondere der geopositiven Krümmungstendenz, oder genauer gesagt, nach dem qualitativen Ablauf der Reizreaktionskette, sowie

<sup>1)</sup> Eine Verallgemeinerung dieser Auffassung, daß eine Änderung der Polaritätsachsen allgemein an eine entsprechende Verlagerung des Zellplasmas geknüpft sei, ist sicher nicht am Platze (vgl. ZIMMERMANN [1]). Bei Grün- und Braunalgen gibt es Fälle von Umlagerung der Polaritätsachsen ohne entsprechende Verlagerung des Plasmas.

<sup>2)</sup> D. h. obligat lediglich aus Krümmungsbewegungen bzw. -tendenzen zusammengesetzte Georeaktionen, welche durch die Schwerkraft gerichtet sind; fakultativ können natürlich auch diese homogen zusammengesetzten Krümmungstendenzen mit andersartig gerichteten Bewegungen kombiniert auftreten (siehe auch S. 194, 208 Anm. 1 und S. 211).

<sup>3)</sup> Plagiotrop wird hier als Abkürzung für plagiogeotrop gebraucht.

<sup>4)</sup> Diese Bezeichnung soll nichts über die Natur der Krümmungstendenzen aussagen, sondern nur ihre normale Richtung kennzeichnen. Man spricht auch vielfach von einer Dorsokonkav- und Dorsokonvextendenz; doch wurden diese Ausdrücke wegen ihrer Schwerfälligkeit vermieden.

die *quantitative* Frage, aus welchem Grunde die beiden Krümmungstendenzen gerade in der normalen Gleichgewichtslage gleich groß sind.

*Typus:* Die Ausläufer des kriechenden Hahnenfußes (*Ranunculus repens*)<sup>1)</sup>. Am natürlichen schattigen Standort zeigt das junge, noch kräftig wachsende vorderste Internodium in einem Winkel von 10—30° (der Gleichgewichtslage) schräg aufwärts (Abb. 15). Ältere Internodien sind — namentlich in ihrem vordersten Teil — gegen die Erde zu gekrümmt. Diese „Spannbeuge“ preßt den sich bewurzelnden Knoten fest an den Boden.

### 1. Die qualitative Analyse.

Halten wir uns zunächst lediglich an die experimentellen Befunde! (ZIMMERMANN [2]).

Die plagiotrope Gleichgewichtslage ist eine ausgesprochene Georeaktion. Auf jeder *beliebigen Flanke* nimmt der Ausläufer nach noch zu besprechenden Krümmungsbewegungen *eine* bestimmte *Gleichgewichtslage* sowohl im Licht wie im Dunkel ein. Diese Gleichgewichtslage wird also lediglich durch die Angriffsrichtung der Schwerkraft bestimmt.

Die dabei wirkenden geonegativen und geopositiven Krümmungstendenzen lassen sich deshalb getrennt nachweisen, weil ihre Reaktions- und Nachwirkungszeit verschieden groß ist.

Die *geonegative* macht sich *rascher* bemerkbar, klingt aber auch rascher wieder ab,

die *geopositive* macht sich erst *später* bemerkbar, klingt aber auch *langsamer* wieder ab.

Dies ist in einfachen Experimenten leicht feststellbar. Gehen wir aus von einem Ausläufer, bei dem die früheren Krümmungstendenzen abgeklungen sind, nachdem der Ausläufer etwa 12 Stunden an der horizontalen Klinostatenachse rotiert hat. Legen wir einen solchen Ausläufer auf eine beliebige Flanke, so krümmt er sich aus allen Reizlagen zunächst geonegativ aufwärts.

Die geopositive Tendenz macht sich erst nach einigen (2—3) Stunden bemerkbar, indem am soeben geschilderten Ausläufer die geonegative Aufwärtskrümmung allmählich wieder zurückgeht, ohne daß die Vertikalstellung erreicht zu sein braucht. Schließlich stellt sich der Ausläufer (unter Pendelbewegungen) in eine plagiotrope Lage wieder ein, die durchschnittlich mit der ursprünglichen Ausgangslage übereinstimmt.

Heben wir dann die fortgesetzte einseitige Schwerkraftreizung des Ausläufers wieder auf (indem wir ihn entweder vertikal stellen, oder erneut an der horizontalen Klinostatenachse rotieren lassen), so kommt nun *allein* die zuvor induzierte *geopositive Krümmungstendenz* als Nach-

<sup>1)</sup> Ich wähle dies Beispiel als Typus, vor allem deshalb, weil es mir aus meinen Untersuchungen am besten bekannt ist. Die Hahnenfußausläufer haben ferner den experimentellen Vorzug, daß man die Internodien abschneiden und ins Dunkle bringen kann, ohne daß sie die Fähigkeit, plagiotrop zu reagieren, verlieren.

wirkung zur Geltung. Die Ausläufer „schlagen zurück“, d. h. sie krümmen sich geopositiv im Sinne der zuvor induzierten plagiotropen Gleichgewichtslage<sup>1)</sup>. Die geonegative Tendenz ist dabei wieder rascher abgeklungen.

Die *Richtung* sowohl der geonegativen wie der geopositiven Krümmungstendenz wird also von der quer angreifenden *Schwerkraft* bestimmt, oder mit anderen Worten: Die beiden antagonistischen Krümmungstendenzen bestehen in einem ungleichen Ausdehnungsbestreben der physikalischen Ober- und Unterseite, sie sind der Ausdruck einer von der Schwerkraft induzierten und gerichteten radiären Polarität oder physiologischen Dorsiventralität. Ich werde darum in Übereinstimmung mit LUNDEGÅRDH und meinen früheren Ausführungen die geonegative und die geopositive Krümmungstendenz als negativen und positiven Geotropismus bezeichnen<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Dies „Zurückschlagen“ plagiotroper Organe bei Rotation an der horizontalen Klinostatenachse hat in der Geschichte der Georeaktionen eine große Rolle gespielt. NOLL sah in ihm einen Beleg seiner gegen CZAPEK verfochtenen und durch FITTING (1) anderweitig bewiesenen Klinostatentheorie. NOLL machte dabei die unbewiesene Annahme, es gäbe an solchen plagiotropen Organen eine inhärente physiologische Dorsiventralität, die diese befähige, vorzugsweise in der Richtung der physiologischen Dorsiventralität „geotropisch“ zu reagieren. D. h. solche Organe sollten durch irgendwelche inneren inhärenten Symmetrieverhältnisse befähigt sein, einen Schwerkraft vorzugsweise in *einer* Richtung zu suszipieren oder auf ihn vorzugsweise in *einer* Richtung zu reagieren. Wir würden bei unserer heutigen Nomenklatur in einem solchen (zur Zeit nur konstruierten und noch nicht nachgewiesenen!) Fall von „Geopinastie“ im Gegensatz zur „Autoepinastie“ (z. B. autonome Entfaltungsbewegungen) reden. Zur Unterscheidung einer Autoepinastie von einer etwaigen Geopinastie bedient man sich heutzutage nach dem Vorgang von KNIPE (1) allgemein des intermittierenden Klinostaten. Um eine Nastie vom Geotropismus zu unterscheiden, genügt der gleichförmig rotierende Klinostat!

<sup>2)</sup> Daß die geonegative Krümmungstendenz von der Schwerkraft gerichtet werde und als negativer Geotropismus zu bezeichnen sei, darüber herrscht wohl (wenigstens für oberirdische Organe) schon lange kein Zweifel mehr.

Anders für die geopositive Tendenz! Hinsichtlich der Tatsache selbst, daß die Schwerkraft auch bei radiären Organen die geopositive Tendenz richte, haben zwar JOST und RAWITSCHER ihre anfänglichen Bedenken (JOST [5] S. 287/288 und RAWITSCHER [1] z. B. S. 88, Klinostatenversuch!) aufgegeben und anerkannt, daß die Schwerkraft die Richtung der geopositiven Tendenz in diesen Fällen bestimme (JOST [7] S. 248, RAWITSCHER [3] S. 225). Die Meinungsdivergenz ist nach dieser sachlichen Übereinstimmung auf das minder wichtige nomenklatorische Gebiet zurückgedrängt. Umstritten ist dabei lediglich noch die Frage, ob man diese von der Schwerkraft gerichteten geopositiven Krümmungsimpulse als Epinastie bzw. Geopinastie (RAWITSCHER [1 und 3]) oder als positiven Geotropismus bezeichnen soll (ZIMMERMANN [2 und 4]). Die Auffassungsdifferenz beruht wohl im wesentlichen darin, ob man für die Plagiotropienomenklatur die „Vorgeschichte“, vor allem die Induktion der geopositiven Tendenz, mit berücksichtigen will oder nicht. Geht man (wie das RAWITSCHER für seine meisten Versuche tut)

Die Bezeichnung negativer und positiver Geotropismus soll aber keineswegs darüber hinwegtäuschen, daß wir über die *Reizreaktionskette* bei den plagiotropen Erscheinungen noch weniger wissen als bei den reinen Geotropismen. Insbesondere gilt dies für den positiven Geotropismus. Hier stehen wir vor denselben Problemen und Schwierigkeiten wie bei den Geomorphosen: Der positive Geotropismus ist — nach den bisherigen Resultaten bei oberirdischen Organen — an die Einleitung der negativ-geotropischen Reaktionskette gebunden wie das Echo an den Ruf. Wir haben bisher keine Möglichkeit zu entscheiden: ob

a) die Reizreaktionskette des positiven Geotropismus völlig *unabhängig* vom negativen Geotropismus abläuft, d. h. bereits mit einer selbständigen Geosuszeption beginnt<sup>1)</sup>, oder

b) die Reizreaktionskette des positiven Geotropismus *durch irgendein Glied des negativen Geotropismus ausgelöst wird*.

LUNDEGARDH (4) teilt für sein Objekt (meines Erachtens ohne stichhaltigen Grund) die erste Auffassung; in Anlehnung an eine Erklärungsmöglichkeit JOSTS habe ich (2) gleichfalls darauf hingewiesen, daß selbständig verlaufende Suszeptionsvorgänge für beide Geotropismen (sogar in *einer* Zelle) denkmöglich wären. Ich möchte darum hier um so entschiedener betonen, daß sich auch die zweite Auffassung mit unseren heutigen Kenntnissen durchaus verträgt. Genau wie bei den Geomorphosen läßt sich lediglich zeigen, daß eine geonegative Krümmung zur Einleitung der geopositiven Reizreaktionskette nicht nötig ist; irgendein vorangehendes Glied der negativen Reizreaktionskette könnte aber sehr wohl den positiven Reizprozeß auslösen. Die regelmäßige Verkettung des positiven Prozesses mit dem negativen macht diese letztere Annahme, wie mir heute scheint, sogar fast wahrscheinlicher als die erste. Eine weitere Diskussion ist allerdings bei unseren geringen Kenntnissen wohl unfruchtbar. Es sei lediglich darauf hingewiesen, daß eine gemeinsame Suszeption von negativem und positivem Geotropismus sowohl der Auffassung von FRANK (2) wie der von BARANETZKI (1) nahekommt<sup>2)</sup>.

vom bereits plagiotrop wachsenden Organ aus, so findet man die geopositive Tendenz als inhärentes Verlängerungsbestreben der Oberseite. Es ist dann fast Geschmacksache, ob man ein solches inhärentes Verlängerungsbestreben Epinastie nennt, oder ob man — wie mir das konsequenter erscheint — diesen Ausdruck für autonom gerichtete Krümmungsbestreben reserviert. Die Tatsachen und die Lücken unserer Kenntnisse bleiben ja unverändert, ob man von Geotropismus oder von Geopinastie spricht!

<sup>1)</sup> Man könnte dabei an zweierlei Statolithen in einer Zelle oder an verschiedene Geosuszeptionszellen denken. Eine deutliche räumliche Lokalisierung beider Suszeptionsvorgänge läßt sich nicht nachweisen, auch Teilstücke von Internodien reagieren gleichzeitig negativ und positiv geotropisch. Bei Wurzeln äußert sich der negative Geotropismus etwas weiter basalwärts als der positive.

<sup>2)</sup> Ich halte es übrigens auch nicht für ausgeschlossen, daß manche

## 2. Die quantitative Analyse.

Im Vordergrund des Interesses steht die Frage nach der Gültigkeit des *Sinusgesetzes* für beide Geotropismen. Bereits LUNDEGARDH hat für seine Objekte darauf hingewiesen, daß eine einzige plagiotope

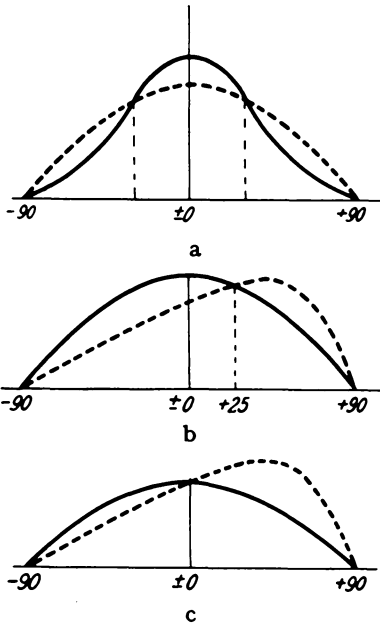


Abb. 16a–c. Graphische Darstellung der beiden antagonistischen Krümmungsimpulse eines plagiotropen Organs für die verschiedenen Reizlagen von  $-90^\circ$  bis  $+90^\circ$  ( $\pm 0 =$  Horizontal-lage).

- a Unter der Voraussetzung der Gültigkeit des Sinusgesetzes für beide Geotropismen;
- b bei Ungültigkeit des Sinusgesetzes für den positiven Geotropismus.  
Beispiel: Hahnenfußausläufer.
- c wie b), aber mit abgeschwächtem negativem Geotropismus.

Ausgezogene Kurve: negativer Geotropismus;  
gestrichelte Kurve: positiver Geotropismus.

Gleichgewichtslage nicht möglich ist, wenn beide Geotropismen dem Sinusgesetz gehorchen. Das wird uns wohl am verständlichsten bei der graphischen Darstellung. Angenommen, es würden beide Geotropismen in der Gesamtintensität ihrer Krümmungsimpulse, also einschließlich etwaiger geotonischer Einflüsse, dem Sinusgesetz gehorchen (vgl. Abb. 16a), so müßten sich die Gleichgewichtslagen symmetrisch zur Horizontalen (= 0-Lage in Kurve Abb. 16a) anordnen; denn beide den geotropischen Impulsen entsprechenden Kurven müßten (unbeschadet ihrer Einzelausgestaltung) symmetrischen Charakter zeigen und ihre Schnittpunkte müßten paarig sein.

Wenn wir aber den neu induzierten positiven und negativen Geotropismus sich aufeinander einspielen lassen, so finden wir für jede einzelne Ausläuferflanke nur eine einzige Gleichgewichtslage<sup>1)</sup> (Abb. 17a). Also wird mindestens einer der beiden Geotropismen dem Sinusgesetz nicht gehorchen (Abb. 16b), sondern eine „polare Modifikation“ zeigen, wie der positive Geotropismus bei *Lepidium*-Wurzeln.

Angaben über den Autotropismus (auch abgesehen von BARANETZKI) auf plagiotope Erscheinungen zurückgeführt werden müssen.

<sup>1)</sup> Abgesehen von den beiden Gleichgewichtslagen in der Vertikalen, in denen überhaupt keine Krümmungsimpulse induziert werden.

Es läßt sich nämlich für die Ausläufer zeigen, daß die geopositive Tendenz genau wie der Wurzelgeotropismus durch die Längskraft im Sinne einer polaren Modifikation des Sinusgesetzes beeinflußt wird, d. h. die geopositive Tendenz wird durch einen nachfolgenden Längskraftreiz verstärkt, wenn der Ausläufer dabei mit der Spitze

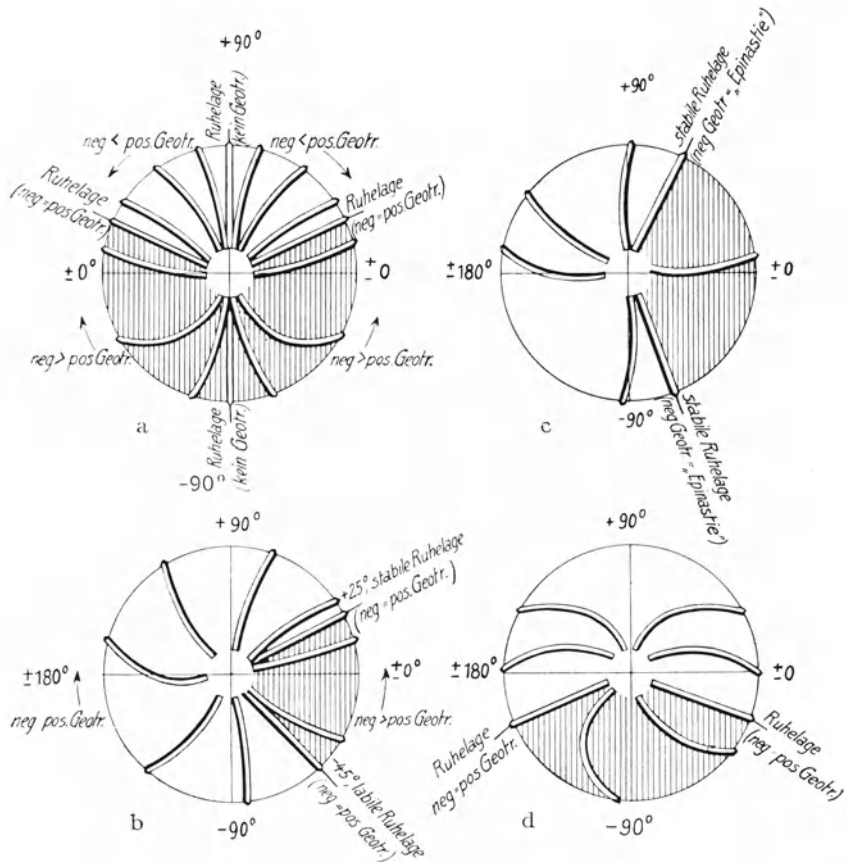


Abb. 17 a—d. Schemata der Reaktionen plagiotroper Organe in den 4 Quadranten.

- a Hahnenfußausläufer mit im Experiment neu induziertem positiven und negativen Geotropismus (nach ZIMMERMANN [2]).
- b Hahnenfußausläufer 1 Stunde nach Ablenkung aus der normalen Ruhelage (nach ZIMMERMANN [2]).
- c Zweig von *Tradescantia viridis*, 1 Stunde ? nach Ablenkung aus der Ruhelage (nach RAWITSCHER [1]).
- d Nebenwurzel der Erbse, 1 Stunde ? nach der Ablenkung (nach G. v. UBISCH). Die Organschemata in den einzelnen Radien bezeichnen mit ihrer allgemeinen Orientierung die Lage des betr. Organs, ihre Biegung angenähert die Reaktion. Die Unterseite der Organe ist jeweils durch einen dickeren Strich angedeutet, schraffiert = Gebiet der geonegativen Reaktion.

nach oben schaut, und geschwächt, wenn er dabei nach unten schaut<sup>1)</sup>. Abb. 16b gibt die hierdurch beeinflussten Krümmungsimpulse schematisch wieder. Auch das Überwiegen der geopositiven Tendenz oberhalb der Gleichgewichtslage (vgl. Abb. 17a) und das Überwiegen an geonegativen unterhalb wird daraus verständlich.

Kompliziert werden die Verhältnisse, wenn wir nicht von Ausläufern mit neu induzierten Krümmungsimpulsen ausgehen, sondern von solchen Ausläufern, die vor dem Versuch eine plagiotrope Stellung eingenommen haben. Abb. 17b veranschaulicht die dabei auftretenden Reaktionen. Der Unterschied gegenüber Abb. 17a ergibt sich vor allem aus der nachklingenden geopositiven Tendenz, die sich in den linken Quadranten zum geonegativen addiert, rechts dagegen subtrahiert. Bemerkenswerterweise kommt auch bei dieser Versuchsanordnung in den Quadranten unterhalb der Horizontalen die geopositive Tendenz schwächer zur Geltung als oberhalb. Infolgedessen liegt unter der Horizontalen die labile Gleichgewichtslage relativ tiefer als die stabile darüber: die Figur ist wieder asymmetrisch zur Horizontalen!

Plagiotroper Wuchs ist äußerst weit verbreitet (vgl. S. 121). Zweifellos überwiegt die Zahl plagiotroper Organe die der orthotropen Organe erheblich. Vielleicht findet sich — worauf wir noch zurückkommen — ein völlig orthotroper Wuchs nur in mehr oder minder angenähertem Grade.

Wir besitzen bisher keine experimentellen Beweise dafür, daß die plagiotrope Gleichgewichtslage bei anderen Organen qualitativ anders erzielt wird als beim Hahnenfußausläufer, d. h. durch gegenseitige Kompensation einer negativ und positiv geotropischen Krümmungstendenz<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Dafür sprechen zwei Versuchsgruppen: 1. Die Nachkrümmungen von Ausläufern, die in Zwangslagen gereizt wurden, wobei sich aus Lagen oberhalb der Ruhelage von 25° geopositive Krümmungen und darunter geonegative Krümmungen ergaben (vgl. ZIMMERMANN [2] Tab. 11, S. 429 und die schematische Wiedergabe dieser Versuche in vorl. Schrift Abb. 17a). Nur durch einen Kurvenverlauf nach Art der Abb. 16b mit mindestens einer asymmetrischen Kurve können diese Resultate wiedergegeben werden. 2. Läßt man die Längskraft in den Vertikallagen auf die beiden Krümmungsimpulse einzeln einwirken, so kann man die oben erwähnte Längskraftwirkung auch unmittelbar feststellen (vgl. ZIMMERMANN (2) S. 434 und meine demnächst erscheinende Arbeit über die Längskraft, bei der an Ausläufern der geopositive und geonegative Krümmungsimpuls gegen den positiven Phototropismus gemessen wurde).

<sup>2)</sup> Allerdings ist es auch nicht ausgeschlossen, daß bei manchen Objekten die plagiotrope Gleichgewichtslage auf eine andere Weise zustande kommen könnte. Wie JOST (8) betonte, läßt sich sehr wohl der Fall denken, daß statt eines positiven Geotropismus eine in analoger Weise durch „Be-

Quantitativ sind allerdings zwischen den verschiedenen plagiotropen Organen sehr erhebliche Unterschiede. Namentlich ist die Induktions- und Nachwirkungszeit für den positiven Geotropismus vielfach erheblich größer als beim Hahnenfußausläufer, wie nachstehende Tabelle zeigen mag (vgl. nächste Seite).

Dann dürfte auch das Kräfteverhältnis zwischen negativen und positiven Geotropismen bei den verschiedenen Organen entsprechend ihrer verschiedenen Gleichgewichtslage verschieden sein. Daher wachsen die verschiedenen plagiotropen Organe teils steil aufwärts oder abwärts (klinogeotrop), teils mehr oder minder horizontal (diageotrop). (Veränderung der Gleichgewichtslage vgl. Abb. 16 b und c).

Es ist bemerkenswert, daß die Präsentations- und ähnlich die Reaktionszeit sowie die Nachwirkungs- (Abklangs-) Zeit in enger Korrelation zur morphologischen Ausgestaltung steht. Morphologisch einigermaßen *radiäre* Organe haben einen relativ leicht induzierbaren und auch wieder rasch abklingenden positiven Geotropismus. Morphologisch ausgeprägt *dorsiventrals* Organe haben einen schwer induzierbaren, aber auch langsam abklingenden positiven Geotropismus. Auf eine weitere Korrelation hat RAWITSCHER (3) aufmerksam gemacht: auch Geotorsionen treten vorzugsweise an morphologisch dorsiventralen Organen mit nachhaltiger inhärenter geopositiver Tendenz auf.

Greifen wir zwei weitere plagiotope Beispiele heraus!

**Nebenwurzeln.** Da stehen von angenähert radiären Organen den Ausläufern die Nebenwurzeln ersten Grades sehr nahe (LUNDEGÄRDH [3—5], G. v. UBISCH). Bereits SACHS (3) hatte für sie festgestellt, daß der Winkel, den ihre Ruhelage (Gleichgewichtslage) mit der Lotrechten bildet, durch die Angriffsrichtung der Schwerkraft bestimmt wird. Auch haben die oben zitierten neueren Autoren durchweg (wie bei den Ausläufern) das Gegenspiel zweier antagonistischer Krümmungsimpulse gefunden. Auch hier ist wohl kein ernster Zweifel mehr möglich, daß die beiden antagonistischen Krümmungsimpulse positiver und negativer Geotropismus sind.

Wenigstens haben LUNDEGÄRDH und v. UBISCH diesen Standpunkt vertreten. Neuerdings hat allerdings ZEHENDNER den Plagiotropismus von Seitenwurzeln auf ein Zusammenwirken von Exotropismus und positivem Geotropismus zurückgeführt. ZEHENDNER hat mit der auf NOLL

leuchtung induzierte“ Krümmungstendenz, also nach unserer Nomenklatur ein negativer Phototropismus wirkt. FRANK hat derartige Fälle vermutet. Nachgewiesen sind sie noch nicht. In ähnlicher Weise könnte es Fälle geben, in denen der positive Geotropismus durch eine rein autonome (und nicht bloß inhärente) Epinastie ersetzt wäre. Gerade dieser letztere Fall rückt deshalb sogar in den Wahrscheinlichkeitsbereich, weil eine Mitbeteiligung autonomer Krümmungstendenzen bei der erstmaligen Einstellung vielfach sicher ist (vgl. S. 195 und S. 208).



	Richtender Faktor	Möglichkeit d. Induktion am selben Organ	Präsentationszeit <sup>1)</sup>	Abweichung v. Sinusges.	Verbd. mit Geotorsion	Literatur und Benennung	
Orthotrope Hauptwurzeln, z. B. <i>Lepidium sativum</i>	Schwerkraft	wiederholt	ca. 8 Min.	+	—	ZIMMERMANN (3): positiver Geotropismus.	
Plagiotrope Hauptwurzeln, z. B. <i>Lepidium sativum</i>	Schwerkraft	wiederholt	ca. 8 Min.		—	ZIMMERMANN (2): positiver Geotropismus.	
Plagiotrope Nebenwurzeln, z. B. Concordia-Erbsen	Schwerkraft	wiederholt	ca. doppelt soviel als b. Hauptwurzeln	(+?)	—	LUNDEGÄRDH (3 u. 4): positiver Geotropismus; RAWITSCHER (1): wandernde Epinastie; (3): positiver Geotropismus; v. ÜBISCH: positiver Geotropismus	
Ausläufer a) <i>Ranunculus repens</i>	(innere Symmetrie und) Schwerkraft	wiederholt	1 bis 2 St.	+	—	ZIMMERMANN (2): pos. Geotropismus.	
b) <i>Fragaria vesca</i>			1 bis 2 St.	+	+	ZIMMERMANN (2): pos. Geotropismus.	
Kraut. Seitenzweige a) <i>Coleus</i>	Schwerkraft	wiederholt	1 bis 2 Tg.	(+?)	(+?)	LUNDEGÄRDH (5): pos. Geotropismus.	
b) <i>Tradescantia viridis</i>	innere Symmetrie und Schwerkraft	einmal?	6 bis 8 Tage	+	+	RAWITSCHER (1): Epinastie.	
Verholzende Seitenzweige a) <i>Fagus silv.</i>	innere Symmetrie und Schwerkraft	wiederholt?	wiederholt? einmal? nach Austreiben der Knospe einmal? Knospenzustand.	genauere Zeiten un- sicher aber jedenfalls mehrere Tage	(+?)	+	BARANETZKI (2): Autotropismus;  LUNDEGÄRDH (5): positiver Geotropismus.
b) <i>Picea exc.</i>		einmal?					
c) Linde ( <i>Tilia</i> )		einmal?					

zurückgehenden Bezeichnung „Exotropismus“ zwei Erscheinungen bezeichnet.

1. Die Tatsache, daß Seitenwurzeln auch bei zwangsläufiger horizontaler Ablenkung wieder in die normale, von der Hauptachse ausstrahlende Richtung zurückkehren, dadurch daß die Basis der Seitenwurzeln sich nach Aufhören der Zwangslage wieder gerade streckt. Dies Problem (bzw.

<sup>1)</sup> Ähnlich fortschreitende Reihen auch bei der Reaktionszeit und Nachwirkungszeit der eingeleiteten Reaktion.

die Frage, ob dabei Autotropismus oder „Exotropismus“ wirkt) berührt uns hier nicht.

2. Die (veränderliche) plagiotope Einstellung der wachsenden Spitze. Wenn hier ZEHENDNER die aufwärts wirkende geonegative Tendenz Exotropismus nennt, so ist das eigentlich nur ein anderer Name für Hypnastie. Meine oben (S. 180, Anm. 2) gegebenen Ausführungen über Epinastie beziehen sich daher auch auf den Exotropismus. Jedenfalls ist keine Rede davon, daß bei Seitenwurzeln die Hauptachse die geonegative Tendenz richtet; sondern diese Tendenz wird unzweifelhaft von der Schwerkraft gerichtet. Die als Beleg vorgebrachten (übrigens durchaus nicht neuen) Dekapitierungsversuche von ZEHENDNER beweisen lediglich, daß von der Hauptachse ein tonischer Reiz ausgeht (vgl. unten S. 193).

Einen erheblichen quantitativen Unterschied weisen jedoch die Nebenwurzeln gegenüber oberirdischen Organen auf. Das Verhältnis der Präsentations-, Reaktions- und Nachwirkungszeit liegt hier gerade umgekehrt; bei den Nebenwurzeln beträgt z. B. die Reaktionszeit der geopositiven Tendenz weniger als eine Stunde, die der geonegativen 2—5 Stunden, und entsprechend verhalten sich die Nachwirkungszeiten (LUNDEGÅRDH [1917]). Die geonegative Tendenz ist also in den Nebenwurzeln die trägere, während bei oberirdischen Organen sich bisher durchweg die geopositive Tendenz träger erwiesen hat.

Über andere quantitative Beziehungen der beiden Krümmungsimpulse in den verschiedenen Reizlagen sagt Abb. 17 d einiges aus. Wir sehen hier aus der asymmetrischen Anordnung zur Horizontalen, daß für die Gesamtheit der geotropischen Krümmungsimpulse irgendeine Abweichung vom Sinusgesetz herrschen muß. LUNDEGÅRDH und v. UBISCH führen sie auf einen polar differenzierten Geotonus der „Längskraft“ zurück — ähnlich wie das oben für die Ausläufer ausgeführt wurde. Nach v. UBISCH ist die Längskraftwirkung an Nebenwurzeln auch besonders stark, viel stärker als bei Hauptwurzeln. Ob aber durch die Längskraft der positive oder der negative Geotropismus beeinflußt wird, steht noch nicht fest<sup>1)</sup>.

Als *Gegentyp* für morphologisch dorsiventrale Organe sei *Tradescantia „viridis“*<sup>2)</sup> nach RAWITSCHERS (1 u. 3) Untersuchungen erwähnt. Die Laubsprosse zeigen durch ihre asymmetrische Blattform eine ausgesprochene (wohl autonome) morphologische Dorsiventralität. Dieser morphologischen Dorsiventralität entsprechend, kehren sie infolge von

<sup>1)</sup> Über die einzelnen Berechnungen muß daher auf die Originalarbeiten von LUNDEGÅRDH und v. UBISCH verwiesen werden. Gegen die Berechnung von G. v. UBISCH habe ich das Bedenken, daß der Geotonus der Längskraft als Krümmungsimpuls in Rechnung gesetzt ist. Die grundsätzliche Feststellung, daß drei Georeaktionen: positiver, negativer Geotropismus und Geotonus den plagiotropen Wuchs der Nebenwurzeln bestimmen, wird jedoch durch diesen Einwand nicht berührt.

<sup>2)</sup> Eine anthocyanarme Spielart von *Tradescantia fluminensis* (VILL).

Geotorsionen regelmäßig eine bestimmte Seite, die morphologische Oberseite, nach oben. Ferner entdeckte SCHUMACHER an der *Tradescantia*-Sproßachse eine Entfaltungsepinastie bei der Entwicklung jedes einzelnen Internodiums (vgl. die Experiment-Beschreibung bei RAWITSCHER [1]).

Typisch für dorsiventrale Organe zeigt *Tradescantia* die schwere Beeinflussungsfähigkeit der geopositiven Tendenz durch die Schwerkraft. Es gelingt zwar auch hier nach mehreren Tagen Flankenlage, einen entsprechenden positiven Geotropismus zu induzieren (ZIMMERMANN [4], S. 554). Aber für eine normal gewachsene *Tradescantia* ist die geopositive Tendenz, wie RAWITSCHER (1) nachwies, innerhalb eines Versuchstages (8—20 Stunden) als inhärenter<sup>1)</sup> Krümmungsimpuls konstant und unabhängig von der Angriffsrichtung der Schwerkraft.

Diese konstante Inhärenz konnte RAWITSCHER (1) mit Hilfe einer von KNIEP (1) ausgearbeiteten Methode am intermittierenden Klinostaten nachweisen und zu quantitativen Untersuchungen ausnutzen. Bezeichnen wir nach RAWITSCHER die geopositive Tendenz mit  $E$  und die antagonistische geonegative Tendenz mit  $G$ , so haben wir für die normale Gleichgewichtslage (Ablenkungswinkel  $\epsilon = 20'$ ) die Gleichung:  $E = G \times \sin \epsilon$ .

Wir können nun mit Hilfe des intermittierenden Klinostaten (antagonistische Flankenreizung und Reizung in Horizontallage) den geonegativen Impuls in fast allen geotropischen Reizlagen durch Verminderung der Reizzeiten so regulieren, daß er den inhärenten geopositiven Impuls kompensiert. Die Versuchsergebnisse haben die Inhärenz der geopositiven Tendenz<sup>2)</sup> in allen Reizlagen gut bestätigt.

Wenn wir in den verschiedenen Reizlagen — ohne Mitwirkung des intermittierenden Klinostaten — reizen, erhalten wir ein Überwiegen der geopositiven oder geonegativen Tendenz (bzw. eine Addition beider), wie Abb. 17 c zeigt. Bemerkenswert ist die symmetrische Anordnung der labilen Gleichgewichtslage ( $-70^\circ$ ) zur stabilen ( $+70^\circ$ ), was gleichfalls auf eine weitgehende Gültigkeit des Sinusgesetzes der geonegativen bzw. auf die Konstanz der inhärenten geopositiven Tendenz hinweist.

Durch intermittierende Flankenreizung (also senkrecht zur in-

<sup>1)</sup> Bereits DE VRIES (1) hatte diese Inhärenz der geopositiven Krümmungstendenz bei morphologisch dorsiventralen Organen festgestellt und hierauf den Begriff der Epinastie gegründet.

<sup>2)</sup> Unter der 1925 von RAWITSCHER bewiesenen Voraussetzung der Gültigkeit des Sinusgesetzes für den negativen Geotropismus. Einzelne Bedenken, die — wie ich selbst betonen möchte — für das RAWITSCHERSCHE Objekt wohl nur in beschränktem Umfang in Frage kommen: siehe ZIMMERMANN (2 u. 3).

härenten geopositiven Tendenz) konnte RAWITSCHER (1) zeigen, daß der negative Geotropismus bei solcher Versuchsanordnung dem *Sinusegesetz* gehorcht.

Wie weitgehend an der geopositiven Tendenz von *Tradescantia* die autonome Entfaltungsepinastie und der positive Geotropismus beteiligt ist, ist noch nicht entschieden.

**Blätter.** Demselben Plagiotropietyp wie die *Tradescantia*-Zweige mit ausgeprägter morphologischer Dorsiventralität und nachhaltig inhärenter geopositiver Tendenz gehören nach den Untersuchungen von KNIEP (1) die Laubblätter an. Es kann darum auf eine eingehendere Beschreibung hier verzichtet werden. Auch hier ist an der geopositiven Tendenz nach KNIEP zum Teil ein positiver Geotropismus mitbeteiligt. Die Laubsprosse stehen in ihrem plagiotropen Verhalten nach den Untersuchungen LUNDEGÅRDHS (5) wohl im allgemeinen zwischen den Ausläufern und den *Tradescantia*-Zweigen.

### 3. Wechsel der plagiotropen Gleichgewichtslage.

Bei den plagiotropen Organen ist die Gleichgewichtslage, d. h. das Kräfteverhältnis zwischen der geonegativen und der geopositiven Krümmungskomponente, keineswegs konstant. Vielmehr gibt es eine große Zahl tonischer Reize, die sie verschieben können. Diese Erscheinungen leiten natürlich bereits über zu den Wechselgeotropismen bzw. sie sind mit ihnen identisch<sup>1)</sup>.

Was das Ausmaß der Bewegung anbelangt, so kann es sich entweder nur um eine Verschiebung des Kräfteverhältnisses oder um eine völlige Unterdrückung der geonegativen bzw. der geopositiven Komponente handeln. Dementsprechend nehmen die plagiotropen Organe entweder eine andere plagiotrope Lage ein, oder sie werden orthotrop.

Als tonische Reize, die den Wechsel des Kräfteverhältnisses herbeiführen, kommen in Frage:

Äußere Faktoren, wie Licht, Temperatur, chemische Stoffe, Feuchtigkeit, Schwerkraft (letztere tonisch?).

Innere Faktoren, wie Alter, Wundreize oder sonstige Beeinflussung anderer Pflanzenteile u. a. m.

#### a) Wechsel auf äußere Faktoren hin.

**Licht.** Beim Hahnenfußausläufer senkt sich die plagiotrope Gleichgewichtslage infolge allseitiger Beleuchtung (ZIMMERMANN [1]). Es handelt sich dabei nicht etwa um eine Äußerung des (noch dazu positiven) Phototropismus, sondern um einen tonischen Reiz, der die positive Tendenz gegenüber der negativen relativ steigert. Wie sich das im einzelnen abspielt, ist noch unbekannt. Abb. 16 c zeigt wenigstens

<sup>1)</sup> Es sei darum auch auf die entsprechenden Abschnitte unter ontogenetisch bedingten Wechselgeotropismen und Nyktinastie sowie die Zusammenfassung S. 206 verwiesen.

im Prinzip, daß jede relative Änderung des Kräfteverhältnisses zwischen den beiden antagonistischen Krümmungsimpulsen, z. B. die Abschwächung des negativen Geotropismus, zu einer Verschiebung der Gleichgewichtslage führt.

Eine große Reihe ähnlicher Beobachtungen liegen bereits für andere plagiotope Organe vor. Sie gehen auf STAHL (1) und OLTMANNs zurück. Namentlich die Rhizome zeigen bei Beleuchtung durchweg eine relative Verstärkung der geopositiven Tendenz<sup>1)</sup>. Bei *Lysimachia nummularia* entspricht nach OLTMANNs „offenbar jeder Lichtintensität eine bestimmte Lage des Sprosses“. Neuerdings hat besonders TURESSON eine entsprechende Lichtwirkung an oberirdischen Sprossen festgestellt. Er zeigte nämlich, daß Strandpflanzen bei starker Beleuchtung aus einer Lage schräg aufwärts in eine plagiotope Horizontallage übergehen. Bemerkenswert ist hierbei, daß verschiedene geographische Kleinrassen eine ganz verschiedene Fähigkeit haben, auf solche phototonische Reize zu reagieren.

Sehr kompliziert ist offenbar die Umstimmung des plagiotropen Wuchses in seiner Abhängigkeit von Jahreszeit und Licht gleichzeitig. So erwähnen z. B. OLTMANNs (l. c. S. 24) und KLEBS ([2], S. 91), daß zwar im Frühjahr plagiotope Ausläuferenden durch Verdunklung orthotrop gemacht werden können, daß das selbe Experiment aber im Sommer wirkungslos verläuft. Hier stehen wir noch vor völlig ungelösten Problemen der Faktorenverschlingung.

*Temperatur.* Diese Fälle schließen sich eng an die der Lichtwirkung an. So hat z. B. LIDFORSS gezeigt, daß verschiedene Sprosse, wie *Holosteum umbellatum*, *Lamium purpureum* u. a., „psychroclin“ reagieren, d. h. bei Wärme sich negativ geotrop aufrichten und bei Kälte in eine angenähert plagiotope Gleichgewichtslage senken. *Holosteum umbellatum* wird dadurch in der Kälte plagiotrop, daß zum negativen Geo-

---

<sup>1)</sup> Allerdings ist bei den Rhizomen selbst sowie den meisten in diesem Abschnitt genannten plagiotropen Organen noch nicht festgestellt, daß der Plagiotropismus auch hier durch den Antagonismus zweier Krümmungsimpulse bedingt ist. Ferner geht auch nicht immer aus den Experimentalnotizen einwandfrei hervor, daß es sich um tonische und nicht etwa tropistische Lichtreize handelt. Die Analogie der Erscheinung mit günstiger analysierbaren plagiotropen Vorgängen gestattet aber wohl den Vergleich.

In die Literatur ist vielfach die Angabe von HEINRICHER übergegangen, daß das im Boden „mehr oder minder wagrecht wachsende“ Rhizom von *Tozzia* „für die Schwerkraft so gut wie unempfindlich“ sei. HEINRICHER erwähnt jedoch zur Stütze dieser Auffassung lediglich die Beobachtung, daß das Rhizom gelegentlich „in beliebiger Richtung“ wachse. Wir haben also zur Zeit keinen Grund zur Annahme, daß sich *Tozzia*-Rhizome anders verhalten als andere Kriechsprosse. Überdies hat HEINRICHER selbst eine geotropische Umstimmung an diesen Rhizomen gefunden; denn der angelegte Laubsproß wendet sich „negativ geotropisch nach aufwärts zum Licht“.

tropismus ein (nach LIDFORSS von der Schwerkraft gerichteter) positiver Geotropismus kommt. Wie üblich klingt der inhärente positive Geotropismus bei Flankenstellung usw. länger nach als der negative. Doch ist die physiologische Dorsiventralität durch veränderte Angriffsrichtung der Schwerkraft ziemlich leicht umkehrbar.

Der Wechsel zwischen der geonegativen und der plagiotropen Orientierung findet im allgemeinen zwischen 6 und 12° C statt, und zwar entspricht (*ceteris paribus*) einer bestimmten Temperatur ungefähr ein bestimmter Neigungswinkel. Bei besonders niedriger Temperatur zeigen die Sprosse von *Holosteum umbellatum* sogar schräg abwärts.

Ähnliche Verhältnisse hat LIDFORSS auch für einige Kompositen nachgewiesen, sowie früher schon CZAPEK (2) und VÖCHTING (7) für andere Pflanzen. Vermutlich dürften ferner eine Anzahl Fälle von Spalierwuchs alpinen und arktischer Pflanzen (z. B. *Salix herbacea*, *Saxifraga oppositifolia*), sowie eine Reihe (durch Temperaturwechsel ausgelöster) nyktinastischer Bewegungen hierher zu rechnen sein, z. B. die Senkung von Leguminosenblättern bei Temperaturabnahme (KOŠANIN [1]).

*Chemische Reize.* NELJUBOW (1 u. 2) hat gezeigt, daß Keimspresse in verunreinigter Luft (Äthylen, Acetylen, „Laboratoriumsluft“) ihren negativen Geotropismus verlieren und plagiotrop werden<sup>1)</sup>. Plagiotope oberirdische Organe reagieren überhaupt auf Narkotika im allgemeinen mit einer Senkung, d. h. einem relativen Dominieren der geopositiven Krümmungskomponente. KOŠANIN, WÄCHTER und SÜSSENGUTH haben z. B. solche „chemonastische“ Senkung bei Blättern beschrieben (vgl. auch die folgenden Angaben unter „Wasser“)<sup>2)</sup>.

*Wasser.* An Nebenwurzeln von *Gnaphalium polycephalum* zeigte z. B. GUHMANN, daß der Winkel der Gleichgewichtslage sehr stark vom Wassergehalt des Erdreiches abhängt. Bei ungünstigen Wasser-Verhältnissen<sup>3)</sup> dominiert der positive Geotropismus und führt die Nebenwurzeln in tiefere Regionen. Andererseits ist schon wiederholt beobachtet worden, daß Hauptwurzeln, die nicht im Erdreich, sondern in feuchter Luft wachsen, besonders leicht plagiotrop werden. Vielfach spielen bei solchen Änderungen des plagiotropen Gleichgewichtswinkels (namentlich am natürlichen Standort) auch die im Wasser gelösten Substanzen eine maßgebende Rolle.

<sup>1)</sup> Hierdurch erklären sich viele Beobachtungen über Nutationen sowie einige ältere umstrittene Angaben, derentwegen auf NELJUBOW z. B. 1911 verwiesen werden muß. Nach O. RICHTER gibt es allerdings auch autonome Nutationen in diesen Fällen.

<sup>2)</sup> Die Senkung wird allerdings namentlich bei nyktinastisch reagierenden Blättern und starker Dosis der Narkotika durch eine Lähmung maskiert. In selteneren (noch wenig analysierten) Fällen nyktinastisch reagierender Blätter kommt es auch zu einer Hebung.

<sup>3)</sup> Entscheidend soll die durch den Wassergehalt bestimmte Luftzufuhr sein.

*Glechoma*-Ausläufer werden nach KLEBS ([2] S. 93) bei Kultur unter Wasser orthotrop, sowohl im Hellen wie im Dunkeln. Bemerkenswerterweise verlieren sie dabei ihren morphologischen Charakter als Ausläufer nicht. „Wasser“ stellt in diesem Versuch wohl einen Komplexfaktor (veränderte Sauerstoffspannung usw.) dar. Welches Einzelmoment die geotropische Umstimmung auslöst, ist unbekannt.

*Schwerkraft.* Die Schwerkraft selbst, bzw. die Ausgangslage eines Organs, hat gleichfalls einen großen Einfluß auf den plagiotropen Gleichgewichtswinkel. Es ist für viele Objekte schon festgestellt, daß orthotrope Organe, die sehr stark aus ihrer Ruhelage abgelenkt werden, plagiotrop weiterwachsen. BARANETZKI (2) und LUNDEGÅRDH (5) beschreiben z. B. solche Fälle für Sprosse. Für Keimwurzeln zeigte u. a. PORODKO, daß der plagiotrope Gleichgewichtswinkel (abgesehen von Rasseeigentümlichkeiten und tonischen Kultureinflüssen) sehr stark von der Ausgangslage abhängt. Er fand folgende Korrelation:

Ausgangslage	Plagiotrope Gleichgewichtslage
Lotrecht normal	0—15°
Invers lotrecht	60—75°
Horizontal (Keimsproß seitwärts)	45—60°

Es läßt sich auch bei diesen plagiotropen Hauptwurzeln leicht zeigen, daß in der plagiotropen Gleichgewichtslage zum normalen positiven Geotropismus ein antagonistischer negativ geotroper Krümmungsimpuls getreten ist (ZIMMERMANN [1] S. 451, vgl. auch [3] S. 48). Die plagiotropen Hauptwurzeln entsprechen also völlig den Nebenwurzeln.

Es ist mir zweifelhaft, ob dies Plagiotropwerden durch einen tonischen Schwerkraftreiz bewirkt wird. Wahrscheinlicher ist mir bei Wurzeln — wegen der analogen „Umstimmung“ bei erhöhten Schleuderkräften (vgl. unten S. 205) —, daß es sich auch hier um den lang anhaltenden tropistischen Reiz handelt, der die geonegative Komponente erzeugt.

Anschließend hieran sei bemerkt, daß es überhaupt sehr schwer ist, unter den orthotropen Organen (selbst die klassischen Objekte wie Keimwurzeln von *Vicia Faba*, *Lepidium*, Haferkoleoptilen usw. nicht ausgenommen!) ein Exemplar zu finden, das mathematisch genau orthotrop wächst. Es erscheint mir darum nicht ausgeschlossen, daß man einmal dazu gelangen wird, den Orthogeotropismus als einen mit wechselnder Exaktheit ausgebildeten Sonderfall des Plagiogeotropismus aufzufassen.

#### b) Wechsel auf innere Faktoren hin.

*Ontogenie.* Das zunehmende Alter macht sich beim Hahnenfußausläufer mit einer relativen Verstärkung der geopositiven Tendenz (d. h., wie ich vermute, mit einer absoluten Abschwächung des negativen Geotropismus) bemerkbar. Der Ausläufer senkt sich (wie eingangs, S. 179, erwähnt) mit einer „Spannbeuge“ abwärts (vgl.

auch Abb. 15). Ganz ähnliche Änderungen des plagiotropen Gleichgewichtswinkels sind außerordentlich weit verbreitet. Es sei nur an die Seitentriebe der Kiefer erinnert, die in ihrer Jugend schräg aufwärts wachsen und sich im Laufe ihrer Entwicklung abwärts bewegen (LUNDEGÅRDH [5]), ferner an die Trauerbäume, bei denen vielfach eine plagiotope Einstellung durch den dominierenden positiven Geotropismus abgelöst wird (VÖCHTING [1], ZIMMERMANN [2]).

*Individuelle Eigenheiten* (vielfach vermutlich erblicher Natur). Gerade die Trauerbäume sind hierfür ein gutes Beispiel, daß wir Mutationen mit sehr stark abweichender plagiotroper Reaktionsfähigkeit kennen. In etwas schwächerem Grade sind solche individuellen Verschiedenheiten des plagiotropen Gleichgewichtswinkels z. B. für die (normale) Fichte charakteristisch und bedingen hier (zusammen mit der verschiedenen Verzweigungsfähigkeit), daß fast jede Fichte ein anderes „Gesichte“ hat. Den Einfluß der verschiedenen plagiotropen Neigungswinkel (als erblichen Artcharakter) auf die Baumform haben namentlich BARANETZKI (2), WIESNER (4) und LUNDEGÅRDH (5) dargestellt. (Wegen des plagiotropen Charakters von Kleinrassen vgl. oben S. 190, Abschn. 2, Schluß.)

*Korrelationswirkungen anderer Organe.* Wie bereits erwähnt, sind vor allem die Seitenorgane plagiotrop. In vielen Fällen bestimmt die Hauptachse diesen plagiotropen Charakter der Seitenorgane.

Einmal gelingt es, orthotrope Organe durch seitliche Implantation in andere orthotrope Organe plagiotrop zu machen (VÖCHTING 1892, S. 125: Wurzeln von *Beta vulgaris*).

Dann aber werden umgekehrt plagiotope Seitenorgane fast allgemein orthotrop, wenn man sie von der Hauptachse entfernt und z. B. als Stecklinge oder als Pfropfreiser weiterwachsen läßt. (Über Ausnahmen vgl. GOEBEL [5]).

Von der Hauptachse geht also unzweifelhaft ein tonischer<sup>1)</sup> Reiz aus, welcher das Kräfteverhältnis von negativem und positivem Geotropismus in den Seitenorganen reguliert. Über die Natur dieses Reizes ist wenig bekannt; es liegt nahe, einen hormonalen Charakter anzunehmen. (Vgl. GOEBEL [5 und 8]).

Man braucht übrigens die plagiotropen Seitenorgane vielfach durchaus nicht völlig von der Hauptachse zu entfernen, um sie (mehr oder minder angenähert) orthotrop zu machen; es genügt in der Regel, das Wachstum der Hauptachse durch *Verwundung*, *Eingipsen* usw.

<sup>1)</sup> Diese tonische Wirkung der Schwerkraft hat schon wiederholt Anlaß zu Mißverständnissen gegeben, wenn die Autoren sich mit zweideutigen Ausdrücken wie „innere Kräfte der Hauptachse“ usw. begnügten. Gerade hier müßte meines Erachtens immer unzweideutig zum Ausdruck gebracht werden, ob diese „inneren Kräfte“ richtend oder nicht richtend (tonisch) auf die Reizprozesse der Seitenorgane einwirken.



zu verhindern. Dies begünstigt die Annahme, daß die fraglichen Reizstoffe während des Wachstums in der Hauptachse gebildet werden.

Bei der Dekapitation oder andersartiger Wuchsschädigung der Hauptwurzeln erhalten z. B. die nächstgelegenen Nebenwurzeln einen tonischen Reiz, der den geopositiven Impuls gegenüber dem geonegativen relativ verstärkt; die Nebenwurzeln wachsen mehr oder minder angenähert positiv geotropisch abwärts (z. B. BRUCK, NORDHAUSEN, GOEBEL [5], ZEHENDER).

Der ganz entsprechende Vorgang ist bei Seitensprossen namentlich der Coniferen vielfach beschrieben. Wird der Gipfeltrieb eines jungen Baumes (z. B. einer Fichte) durch Wind, Wildverbiß u. dgl. zerstört, so richten sich die nächstgelegenen Seitenäste negativ geotropisch auf, d. h. der geonegative Impuls wird gegenüber dem geopositiven durch einen tonischen Reiz<sup>1)</sup> von der Hauptachse aus gefördert. Z. B. WIESNER (4) hat auf eine ganze Reihe ähnlicher Fälle aufmerksam gemacht. Auch Blätter reagieren wie Seitensprosse (BÄSSLER). Ja selbst bei den Kryptogamen kommen ähnliche Erscheinungen vor. So beobachtete J. RICHTER, daß die plagiotropen Seitentriebe von Chara sich aufrichten, wenn der Haupttrieb zerstört ist.

Zu solchen tonischen Reizen von einem benachbarten verwundeten Organ her dürfte auch ein großer Teil der sogenannten traumatonastischen Krümmungen gehören (MOLISCH, HEILBRONN) u. a., auch das RUMPHIUS-Phänomen (GOEBEL [7 u. 8]). Immer handelt es sich in diesen Fällen um eine Förderung der („inhärenten“) geopositiven Komponente gegenüber der geonegativen.

Versuchen wir einen gemeinsamen Kern aus all diesen Veränderungen der plagiotropen Gleichgewichtslage durch tonische Reize herauszuschälen, so dürfte für die oberirdischen Organe eine *Schwächung* des betreffenden Organs fast durchweg eine (relative? oder, wie ich vermute, absolute) *Verminderung des negativen Geotropismus* bedeuten, so daß der positive Geotropismus stärker in Erscheinung tritt. Daß eine solche Verschiebung des antagonistischen Kräfteverhältnisses zu einer Verschiebung der plagiotropen Gleichgewichtslage führen kann, illustriert Abb. 16 c. Die tonischen Reize dürften auch hier stofflicher Natur sein. Ob es sich um Stoffe des normalen Stoffwechsels handelt, wie vielfach vermutet wurde, ist nicht erwiesen, aber auch nicht widerlegt. Jedenfalls vermag eine außerordentlich große Anzahl primärer Reize das plagiotrope Gleichgewicht zu verschieben, wie diese Übersicht zeigt.

#### 4. Die erstmalige Einstellung plagiotroper Organe.

Voraussetzung für einen plagiotropen Wuchs entsprechend den vorgeschilderten Fällen ist natürlich, daß das betreffende Organ überhaupt

<sup>1)</sup> Bzw. Ausbleiben eines solchen tonischen Reizes.

in eine geotropische Reizlage kommt. Das geschieht auf sehr verschiedene Weise:

- a) Durch die *Stellung* der jungen Organanlage  $\pm$  senkrecht zur vertikalen Hauptachse, z. B. bei den Seitenwurzeln (vgl. G. v. UBISCH).
- b) Durch eine *autonome Entfaltungsbewegung* (echte Epinastie), z. B. bei jungen Erdbeerausläufern (ZIMMERMANN [2]) und besonders stark ausgeprägt bei dorsiventralen Organen, wie Blättern (LUNDEGÅRDH [5], ZIMMERMANN [2]), *Tradescantia*-Sprossen (RAWITSCHER [1]).
- c) Durch *Phototropismus*, ein sehr häufiger (u. a. von CZAPEK [3] behandelter) Fall, z. B. bei jungen Blütenständen (Önotheren nach GESCHER, positiver Phototropismus) oder bei Epheuschwebsprossen (negativer Phototropismus) nach SACHS (5).

Namentlich bei ausgeprägt (morphologisch) dorsiventralen Organen wie etwa *Tradescantia*-Zweigen und -Blättern sorgen dann *Geotorsionen* dafür, daß meist die morphologische Oberseite auch angenähert zur physikalischen Oberseite wird und so die geopositive Tendenz in gleicher Richtung wirkt wie die autonome Entfaltungsbewegung.

Diese gleichsinnige richtende Wirkung von Licht, autonomen Symmetrieverhältnissen usw. mit der geopositiven Tendenz hat die begrifflichen Schwierigkeiten erheblich vergrößert, wie ein Blick auf die Plagiotropieliteratur zeigt. Vielfach hat man all diese verschiedenen Krümmungstendenzen als „Epinastie“ zusammengefaßt. Ich glaube aber, wir müssen auch hier bestrebt sein, die verschiedenen gleichsinnig wirkenden Krümmungstendenzen gesondert zu analysieren, wie wir das bei anderen Tropismen etwa einem gleichsinnig wirkenden Traumatotropismus und Phototropismus für selbstverständlich erachten.

Daß eine „Epinastie“ direkt durch das Licht gerichtet werde, ist bisher noch nicht nachgewiesen.

## B. Wechselgeotropismen.

### I. Nyktinastische Bewegungen („Schlafbewegungen“) <sup>1)</sup>.

Auf die engen Beziehungen zwischen plagiotropen und nyktinastischen Erscheinungen wurde schon oben (S. 189) hingewiesen.

<sup>1)</sup> Um die Darstellung nicht über Gebühr auszudehnen, mußte ich sie beschränken:

a) ganz allgemein auf nyktinastische Variations-Bewegungen der Laubblätter, da bei anderen Organen das Mitwirken von Georeaktionen meines Wissens noch nicht festgestellt ist;

b) auf das Problem der einmaligen Bewegung (unter Verzicht auf das Rhythmikproblem). Das scheint mir derzeit auch für unseren Zusammenhang sehr wohl möglich, weil wir hier ja nur das behandeln, was man „den Mechanismus“ der Bewegung genannt hat. Wir haben aber zur Zeit keine Anhaltspunkte dafür, daß der Mechanismus der Bewegung anders abläuft, ob durch Licht, Temperatur, Verwundung („RUMPHIUS-Phänomen“) oder inhärentem Rhythmus ausgelöst wird. Für umstrittene Fälle habe ich mich begnügt, den auslösenden Reiz als Komplexfaktor „Beschattung“ (Licht- und Temperaturabnahme) zu charakterisieren. (Näheres vgl. JOST [5] und

Die Analyse der Schlafbewegungen leidet unter der großen Schwierigkeit, daß es sich — wenigstens beim naturgegebenen Vorgang — um sehr komplexe Erscheinungen handelt. Neben der eigentlichen nyktinastischen Bewegung, bei der das Licht, bzw. die Temperatur nur auslösend wirkt, handelt es sich nämlich durchweg um tropistische Lichtwirkungen, die sich zu den eigentlichen nastischen addieren. Es reagieren ja vermutlich sämtliche nyktinastischen Blätter diaphototrop, d. h. sie stellen ihre Blattflächen senkrecht zur Einfallrichtung eines nicht allzu intensiven Lichtes. Da in der Natur die Blätter — z. B. die üblicherweise verwendeten Keimblätter — Oberlicht erhalten, bedeutet der Beleuchtungswechsel natürlich auch eine phototropische Bewegung, die die nyktinastische maskiert. Dazu kommt noch, daß eine Reihe von beliebten Versuchspflanzen seismonastisch reagieren. Vielfach wurde in der Experimentalanalyse hierauf nicht genügend Rücksicht genommen, wodurch sich eine Reihe von Widersprüchen erklären. Ich führe als Beispiel nur LEPESCHKIN an, der an *Phaseolus*-Blättern eine Senkung auf einmalige Verdunklung behauptet, während nach den PFEFFERSCHEN (7) Untersuchungen dasselbe Objekt seine Blätter als Nachwirkung der morgendlichen Beleuchtung senkt. LEPESCHKIN hat wohl in erster Linie den Rückgang der diaphototropischen Lichtstellung auf Verdunklung gesehen. Es leuchtet darum wohl ohne weiteres ein, daß eine große Anzahl von Versuchen nur mit Vorsicht zu berücksichtigen sind.

*Typus:* Die Bewegungen des Gelenkes an der Blattflächenbasis eines Primärblattes von *Phaseolus multiflorus* (Feuerbohne).

Die normale Tagesbewegung gibt Abb. 18 schematisch wieder. Bei Tage steht die Blattfläche (angenähert) horizontal. Gegen Abend (oder bei Beschattung) senkt sie sich vertikal abwärts. Die Bewegungen spielen sich in einem durch seine dunklere Färbung und seine Anatomie ausgezeichneten Gelenk ab. (Abb. 20.) Es sind Variationsbewegungen, d. h. sie verlaufen ohne bleibendes Wachstum, lediglich durch Veränderung der osmotischen Zustandsgrößen.

### Analyse der Bewegungen.

Es ist nicht üblich und wirkt daher wohl befremdend, daß Schlafbewegungen als Georeaktionen behandelt werden. Wir haben jedoch bei den nyktinastischen Bewegungen von *Phaseolus*-Blättern unzweifelhaft Äußerungen des plagiotropen Wuchses bzw. seiner Veränderung vor uns. Und zwar können wir wieder (nach der bisherigen Literatur sowie nach eigenen Untersuchungen) das antago-

die dort zitierte Literatur.) Selbstverständlich bleibt es ein Forschungsziel, auch die Einwirkung der auslösenden Reize auf die nyktinastische Bewegungsmechanik im einzelnen zu analysieren;

c) bei *Phaseolus multiflorus* auf das bezeichnete Gelenk an der Basis des Blattgrundes. Es befindet sich nämlich auch an der Basis des Blattstiels ein nyktinastisch reagierendes Gelenk. Das betreffende Blatt ist daher entsprechend der üblichen experimentellen Anordnung mit horizontal festgehaltenem Blattstiel zu denken.

Schließlich mußte das Problem der vorübergehenden und der dauernden Einstellung auf den tonischen Reiz hin übergangen werden.

nistische Gegenspiel einer geopositiven und geonegativen Krümmungstendenz feststellen.

Welcher Natur sind nun diese beiden antagonistischen Krümmungstendenzen? Die Antwort geben uns prinzipiell dieselben Experimente wie beim Hahnenfußausläufer.

Zunächst läßt sich (entsprechend der Umkehr der Gleichgewichtslage beim Ausläufer) der *Sinn einer nyklinastischen Bewegung umkehren bzw. verändern*, dadurch, daß man das Blattgelenk umkehrt bzw. auf

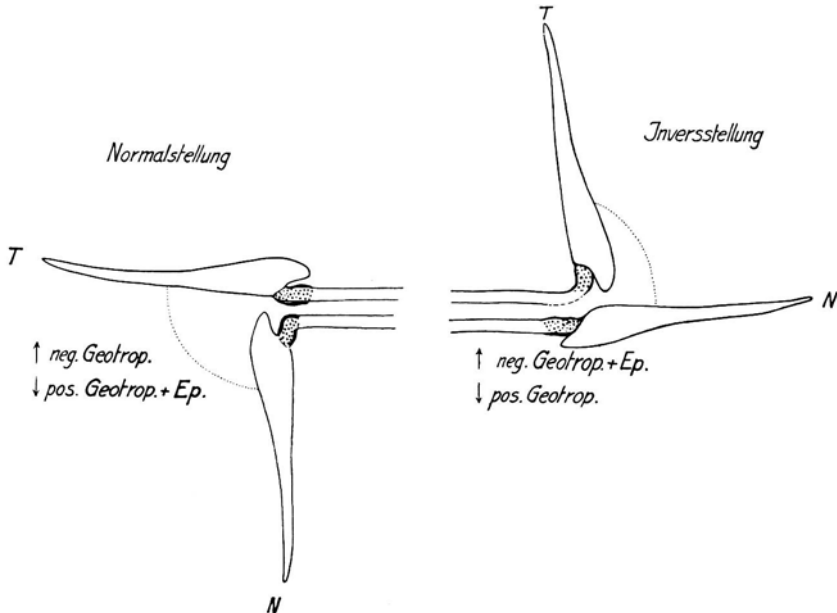


Abb. 18. Schema von Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus*.  
T = Tagstellung, N = Nachtstellung. Gelenke: punktiert.

die Seite legt<sup>1)</sup>. Die Richtung der Bewegung wird durch die Angriffsrichtung der Schwerkraft bestimmt. Auch in der Inversstellung senkt sich das Blatt gegen Abend erdwärts und hebt sich am Morgen wieder (Abb. 18), wie schon die früheren Untersucher (vgl. PFEFFER [2]) feststellten. Allerdings sind (worauf wir noch zurückkommen) die Tag- und Nachtstellung bei Inverslage nahezu um 90° nach oben verschoben. In Übereinstimmung damit klingt die Schlafbewegung bei Rotation an der horizontalen Klinostatenachse ab (FISCHER).

Auch im einzelnen finden wir die gleichen Komponenten wieder, die

<sup>1)</sup> Z. B. SACHS ([1] S. 165), PFEFFER (2), R. STOPPEL (1 u. 2); die letzteren Untersuchungen sind für unsere Frage besonders beweisend, da sie bei völligem Lichtabschluß durchgeführt sind.

sich bei anderen plagiotropen Organen feststellen ließen: negativen und positiven Geotropismus sowie eine Epinastie.

1. Legt man ein Gelenk von *Phaseolus multiflorus* auf irgendeine zuvor nicht geotropisch gereizte Seite, z. B. mit einer Seitenflanke horizontal, so richtet sich das Blatt durch eine *negativ geotropische* Variationsbewegung recht deutlich auf (wie bereits durch PFEFFER [2] festgestellt ist).

2. Den *positiven Geotropismus* erkennen wir, genau wie bei anderen plagiotropen Organen, auch in dieser Flankenstellung als „Zurückschlagen“, d. h. als eine Abwärtskrümmung gegen die Unterseite der vorangehenden Gleichgewichtslage. Das gleiche tritt in jedem Falle auf, in dem die Schwerkraft aufhört, in der bisherigen Richtung zu wirken (z. B. bei Rotation auf der horizontalen Klinostatenachse). Daß dieses Zurückschlagen mindestens teilweise auf positivem Geotropismus beruht, ist deshalb wahrscheinlich, weil die Richtung des Zurückschlagens durch die Schwerkraft festgelegt ist. Auch Pflanzen, die in inverser Stellung ihre Schlafbewegungen ausführen, schlagen stets gegen die physikalische Unterseite der vorangehenden Gleichgewichtslage (Tagstellung) zurück.

3. Eine *Epinastie* spielt als dritte Komponente mit. Entwickelt sich ein Blatt auf dem Klinostaten, so senkt sich die Blattspreite durch eine autonome Entfaltungsbewegung um durchschnittlich 70–80° abwärts in „Halbschlaf“ (wie FISCHER diese Stellung bezeichnet hat).

Es wirken also normal und in Inversstellung diese drei Krümmungsimpulse antagonistisch gegeneinander. Da die Epinastie allein nicht zur Ausführung nyktinastischer Bewegungen genügt (diese bleiben ja bei Klinostatenrotation aus)<sup>1)</sup>, so dürfte auch bei den Bohnenblättern eine Veränderung des Kräfteverhältnisses zwischen negativem und positivem Geotropismus zur veränderten Lage im Raume führen. Genau wie bei den entsprechenden Problemen der nyktinastischen Bewegung von Hahnenfußausläufern ist es aber wegen fehlender experimenteller Grundlagen derzeit müßig, über die Möglichkeiten zu diskutieren, wie sich eine solche Verschiebung des Kräfteverhältnisses abspielen mag.

Leider können wir derzeit auch noch nicht die mutmaßlichen Beziehungen zwischen der Induktion der geotropischen Krümmungstendenzen und den *osmotischen Veränderungen* scharf fassen. In einem Gelenk von *Phaseolus* herrscht nämlich übereinstimmend mit der In-

<sup>1)</sup> Bei sehr inkonstanten Versuchsbedingungen (Feuchtigkeitsschwankungen) konnte ich allerdings auch an Blättern, die sich am Klinostaten entfaltet hatten, neben unregelmäßigen Schwankungen sehr schwache Schlafbewegungen feststellen. Ich erwähne diesen Versuch, weil sich auch in der Literatur gelegentlich solche den Resultaten von FISCHER u. a. widersprechende Angaben finden (z. B. SÜSSENGUTH, ohne nähere Angabe der Versuchsbedingungen). Bei meinem Objekt (*Phaseolus vulgaris*) erfolgte die Senkung durchweg mit einer Zunahme der relativen Luftfeuchtigkeit. Da sich aber auch die Temperatur und Beleuchtung entsprechend der mir zur Verfügung stehenden Apparatur änderte, ist der Versuch mehrdeutig.

duktion der geotropischen Krümmungsimpulse ein osmotisches Gefälle, das gleichfalls durch die Angriffsrichtung der Schwerkraft gerichtet wird, wie die KERSTAN entnommene Abb. 19 a und b zeigt<sup>1)</sup>. Bei Rotation an der horizontalen Klinostatenachse wird das Gelenk auch in bezug auf die osmotischen Werte bei Grenzplasmolyse radiär symmetrisch (Abb. 19c). Es ist wohl sicher zu vermuten, daß dies osmotische Gefälle irgendwie in die Mechanik der nyktinastischen Variations-

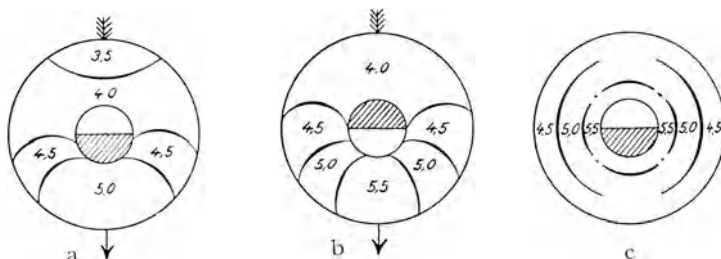


Abb. 19 a—c. Schema des Gelenkquerschnittes (nach KERSTAN) von *Phaseolus multiflorus*. a Normalstellung, b Inversstellung, c nach Klinostatenrotation. Die Zahlen bezeichnen die osmotischen Werte bei Grenzplasmolyse (Salpeterwerte).

bewegungen eingreift. Die Erklärungsschwierigkeiten kommen vorwiegend daher, daß die Mechanik der Variationsschlafbewegungen überhaupt noch ungeklärt ist.

Sichergestellt ist wohl nur, daß die Expansion der antagonistisch wirkenden Flanken durch eine turgeszente Abrundung der senkrecht zur Bewegungsrichtung gestreckten Schwellzellen im Gelenk erfolgt (Abb. 20 gibt den analogen Gelenkbau für ein anderes Objekt wieder). Wachstumsänderungen sind im allgemeinen beim ausgewachsenen Gelenk von *Phaseolus* nicht mit den Schlafbewegungen verknüpft.

Der Kernpunkt der ganzen Schwierigkeiten liegt wohl darin, daß wir noch nicht sicher sagen können, wodurch die Turgeszenzänderungen im Schwellparenchym bewirkt werden. Einmal steht die Frage immer noch zur Diskussion, ob die Ober- oder die Unterseite eines Gelenkes bei der Bewegung „aktiv“ ist (vgl. JOST [5], S. 371). Vermutlich reagieren verschiedene Pflanzen auch hier verschieden. Während bei *Phaseolus* die Versuche PFEFFERS, WIEDERSHEIMS mehr für eine aktive Oberseite sprechen, sind nach BROUWER die Unterseiten des Gelenkes von *Canavalia ensiformis* aktiv. Dann sind auch die Zellveränderungen noch unbekannt, die unmittelbar die Turgeszenzänderungen bewirken. HILBURG hat keine Veränderungen der osmotischen Werte bei Grenzplasmolyse während der Schlafbewegungen beobachten können. Auch die Angaben KERSTANS über

<sup>1)</sup> Ähnliche Feststellungen für andere Gelenke: SPERLICH (1). Eine Revision — auch der rein experimentellen Daten — scheint mir allerdings erwünscht.

derartige Veränderungen sind nach LEPESCHKIN hinfällig, weil sie erst als sekundäre Veränderungen im Gefolge der Gelenkbiegung aufzufassen sind. Andererseits sind auch die Annahmen LEPESCHKINS, daß eine ungleiche Permeabilitätsänderung ohne Veränderung des osmotischen Wertes bei Grenzplasmolyse zu einer Bewegung führen soll, schon aus theoretischen Gründen (vgl. HÖFLER, S. 288) unhaltbar (vgl. hierzu auch PFEFFER [8], S. 277 Anm. und JOST [5], S. 373)<sup>1)</sup>. Worauf könnten nun also die Erzeugung der beträchtlichen Expansionskräfte beruhen, die bei *Phaseolus vittelinus* nach PFEFFER (1911, S. 260) mindestens 7,64 Atmosphären und bei *Flemingia*

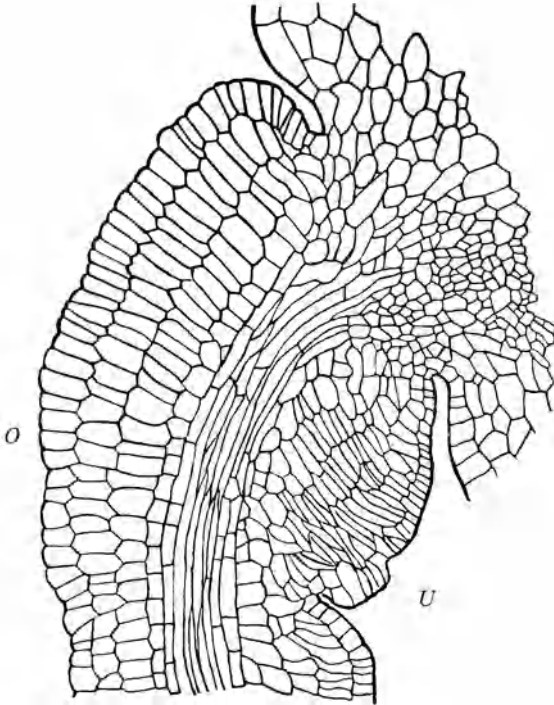


Abb. 20. Fiedergelenk vom *Biophytum sensitivum* längs in Schlafstellung.  
 O = die Oberseite im Expansionszustand,  
 U = die Unterseite im Kompressionszustand.  
 (Nach SÜSSENGUTH.)

*congesta* sogar 9,5 Atmosphären betragen? Nur eine einzige Annahme scheint mir derzeit möglich zu sein: daß analog wie beim normalen negativen Geotropismus (siehe oben S. 144) Änderungen der Zellsaugkraft durch Veränderungen der Membrandehnungsfähigkeit auch diese Variationsbewegungen herbeiführen. Doch fehlen zur Zeit positive Angaben in dieser Richtung.

Ähnliche Beeinflussung der Schlafbewegung durch die Schwerkraft ist wiederholt beschrieben worden (FISCHER l. c., FABER, SCHLOSS-WEIL;

<sup>1)</sup> Zu SÜSSENGUTHS Hypothese vgl. JOST (5), S. 374 Anm. 26.

vgl. auch GOEBEL [8] S. 500f. über Bewegungen der sensitiven Pflanze *Biophytum somnulentum*.)

Neben diesen nyktinastischen Schlafbewegungen, die *sehr leicht durch die Schwerkraftrichtung umgerichtet* werden können, wie bei den Bohnenblättern, gibt es andere, bei denen das *sehr schwer oder gar nicht* (z. B. *Mimosa pudica*, vgl. weitere Beispiele FISCHER) möglich gewesen ist. Wie ich bereits früher (2) angemerkt habe, steht es infolge der relativ kurzen Versuchsdauer noch offen, ob die Richtung der nyktinastischen Bewegungen in diesen Fällen wirklich autonom oder durch die Angriffsrichtung der Schwerkraft relativ stabil inhärent festgelegt ist.

## 2. Ontogenetisch bedingte Wechselgeotropismen.

(„Umstimmungs“bewegungen.)

### a) Florale Bewegungen.

*Typus:* Die Wechselgeotropismen der Mohnblüte (*Papaver Rhoeas*).

Wir können bei der normalen Entwicklung drei Stadien unterscheiden: Die jüngsten Blütenknospen stehen vertikal oder mindestens sehr steil aufwärts. Im zweiten Stadium wird der Knospensiel in seinem apikalen Teil abwärts gebogen, wobei sich die Krümmungszone apikalwärts schiebt. Im Verlauf des dritten Stadiums, das der Blütenentfaltung unmittelbar vorangeht, streckt sich der Stiel wieder gerade, so daß die Blüte nun wieder vertikal aufwärts schaut.

Die Stellung der Blütenknospe auf dem ersten Stadium ist durch negativen Geotropismus des Stieles bedingt. Eine schwache Neigung von der Mutterachse weg, die z. B. VÖCHTING (3) feststellte, geht wohl auf die Knospenanlage als Achselsproß zurück; möglicherweise spielt in späteren Entwicklungsstadien schon ein schwacher positiver Geotropismus mit. Jedenfalls bestimmt diese Neigung meist die Richtung des positiven Geotropismus.

Das zweite Stadium bzw. die Abwärtskrümmung war früher der Gegenstand scharfer Gegensätze<sup>1)</sup>, vor allem zwischen VÖCHTING (3) und WIESNER (z. B. 4). WIESNER, der ähnliche Auffassungen wie früher SACHS und DE VRIES vertrat, bezeichnete die Abwärtskrümmung des apikalen<sup>2)</sup> Blütenstielteiles als aktive Lastkrümmung, als Epinastie. VÖCHTING dagegen (auf FRANK fußend) sprach das Abwärtskrümmen als positiven Geotropismus an. Wenn wir die Nomenklaturfrage (die hier wie in all den verwandten Fragen eine meist unerkannte aber sehr bedeutsame Rolle spielt) beiseite lassen, so dreht sich eigentlich alles um den *Suszeptionsvorgang*. Besteht die primäre Suszeptionsphase in einer Durchbiegung des Knospenstieles infolge des ansehnlichen

<sup>1)</sup> Näheres zur Geschichte dieser Fragen: BANNERT und H. SCHULZ.

<sup>2)</sup> Der basale Abschnitt behält sein negativ geotropisches Reaktionsvermögen.



Knospengewichtes (WIESNER) oder verläuft die Suszeption auch ohne solches Durchbiegen, ähnlich wie wir das beim „echten“ Geotropismus vermuten. Die Experimente von VÖCHTING, FÜNFSTÜCK, sowie neuerdings auch von BANNERT, MÖBIUS, H. SCHULZ und FITTING (6) sprechen durchweg gegen WIESNER. Auch wenn wir das Knospengewicht durch Gegenzug ausgleichen, kommt es zu einer geopositiven Krümmung.

Aber in irgendeiner Form ist die Knospe an der geopositiv veränderten Reaktionsfähigkeit des Knospenstieles beteiligt. Schneiden wir die Knospe ab, oder entfernen wir sogar nur den Fruchtknoten, so streckt sich der Schaft frühzeitig gerade (zuletzt H. SCHULZ l. c.), er verliert also seine positiv geotropische Reaktionsfähigkeit. Erst FITTING (6) hat wohl endgültig nachgewiesen, daß der Fruchtknoten nicht als Suszeptionsorgan in Frage kommt, sondern, daß der Blütenschaft allein den Schwerereiz suszipiert<sup>1)</sup>. Vom Fruchtknoten geht also irgendein (uns noch unbekannter) tonischer Reiz aus, der die Reaktionsfähigkeit des Stieles geopositiv „umstimmt“, „umschaltet“ oder wie man diesen mit Worten nur zu umschreibenden Vorgang nennen will. Es liegt nahe, bei diesem tonischen Reiz an Hormone (Reizstoffe) zu denken, zumal SÖDING (2) für Infloreszenzen die Erzeugung von Wuchshormonen, die über Schnittflächen hinweg in den Stiel diffundieren können, festgestellt hat.

Gerade die Umstimmungsprozesse bei *Papaver* zeigen aber besonders deutlich, wie zum Ablauf eines biologischen Prozesses stets die bestimmte Konstellation einer Reihe von Faktoren nötig ist. So bedarf es zur geopositiven Reaktion des Knospenstieles nicht nur des einseitigen Schwerereizes auf den Knospenstiel und nicht nur des tonischen Reizes, der vom sich entwickelnden Fruchtknoten ausgeht. Nach FITTINGS (6) Untersuchungen ist auch eine bestimmte Licht(menge?), die Intaktheit der Pflanze (Lichtverminderung und Verwundung hemmen die geopositive Reaktionsfähigkeit) und wahrscheinlich noch eine ganze Reihe mitwirkender Faktoren notwendig.

3. Beim dritten Stadium, dem Wiederaufrichten der Knospe, spielt sicher neben dem negativen Geotropismus auch Autotropismus mit (H. SCHULZ).

Die Zahl der durch die ontogenetische Entwicklung bedingten Blütenbewegungen ist ungeheuer<sup>2)</sup>, wohl die Mehrzahl der Blütenstände Blüten und Blütenteile ist zu ihnen fähig. Neben den präfloralen Umstimmungen, für die die Mohnknospe ein typisches Beispiel ist, spielen auch postflorale eine große Rolle. Hierbei kann der Befruchtungsakt eine sehr große Rolle (z. B. verschiedene Scrophulariaceen und

<sup>1)</sup> Nachdem H. SCHULZ die Mitbeteiligung des Knospenschaftes an der Suszeption sicher gestellt hatte.

<sup>2)</sup> Vgl. z. B. GOEBEL (8) und HANSGIRG.

*Althaea rosea* nach E. M. SCHMITT, ferner *Tussilago Farfara* nach K. ZOLLIKOFER [3]) oder höchstens eine unbedeutende Rolle (*Tropaeolum* nach OEHLKERS) spielen. Auch hier können wieder neben dem tonischen, durch die Befruchtung ausgelösten, Reiz andere äußere und innere Reize-tonisch mitwirken. Manchmal wie bei *Tropaeolum* ergeben sich ausgeprägte Korrelationen zwischen der Umstimmung und den Wachstumsvorgängen, in anderen Fällen wie bei *Tussilago* fehlen aber solche, so daß die ganze Frage der Umstimmung sicher äußerst komplizierter Natur sein dürfte und ihre „Lösung“ wohl erst nach Kenntnis der geotropischen Reizreaktionskette zu erwarten ist.

Für die meisten Fälle der Blütenumstimmungsbewegungen, die bisher überhaupt genauer untersucht sind, ist nachgewiesen, daß die betreffende geopositive oder geonegative Reaktionsfähigkeit ein Geotropismus ist, d. h. daß die Schwerkraft eine von ihr gerichtete Reizkrümmung auslöst. Sehr häufig handelt es sich allerdings streng genommen, nicht um einen wirklichen Orthogeotropismus sondern um Plagiogeotropismus<sup>1)</sup>. Die Umstimmung beruht wahrscheinlich also auch hier darauf, daß ähnlich wie beim alternden Hahnenfußausläufer das Kräfteverhältnis zwischen positivem und negativem Geotropismus verschoben wird. Solche Beispiele einer veränderten plagiotropen Einstellung sind z. B. genau genommen die oben erwähnten Blütenstielbewegungen der Scrophulariaceen, ferner auch die Bewegungen von *Hydrangea*-Blüten, welche NOACK beschreibt.

Daneben gibt es aber auch eine geringe Anzahl von Fälle, bei denen die Schwerkraft mindestens auf den späteren Stadien, den Stadien der (hier meist geopositiven) Krümmung, nicht mehr richtend eingreifen kann. Die *geopositive Krümmung* geht hier auf eine *inhärente Tendenz*, die meist als Epinastie bezeichnet wird, zurück (Geraniaceen nach BANNERT und SCHWIECKER; die spirale Einrollung des Fruchstieles von Cyclamenarten [vgl. z. B. KOŠANIN [2] und GOEBEL [8], hier auch eine Reihe ähnlicher Beispiele]). Die relative kurze Versuchsdauer, die bisher wohl in all diesen Fällen angewendet wurde, läßt die Frage aber unentschieden, ob die Inhärenz der geopositiven Tendenz eine sehr frühzeitige und sehr stabile positive geotropische Induktion oder eine wirklich autonome Entfaltungsbewegung ist<sup>2)</sup>.

Zur Entscheidung dieser Frage müßte man völlig embryonale Anlagen

<sup>1)</sup> Vgl. z. B. bei GOEBEL (8), S. 153 die zur Horizontallage führenden „Nutationen“ der *Lysimachia barystachys*.

<sup>2)</sup> Für *Cyclamen neapolitanum* ist mir die Induktion der geopositiven Tendenz durch die Schwerkraft vor der Blütenentfaltung nach eigenen Beobachtungen äußerst wahrscheinlich. Nur auf den späteren präfloralen und postfloralen Studien ist der Fruchstiel ageotropisch, die einmal inhärente Krümmungstendenz hält aber außergewöhnlich lange an. Die Richtung der Einkrümmung fällt normalerweise auch hier mit der Lotrechten zusammen, ist aber von der Symmetrie der Blüte unabhängig!

der einseitigen Schwerkraftwirkung entziehen, während man bisher regelmäßig von Pflanzen ausging, deren Blüten- bzw. Infloreszenzstiele bereits vor dem Versuchsbeginn längere Zeit einer einseitigen Schwerkraftwirkung ausgesetzt waren.

Vielfach zeigen die einzelnen Abschnitte der Blütenstiele ein verschiedenartiges geotropisches Verhalten. Hierdurch können dann die mehr oder minder komplizierten Krümmungen zustande kommen, für die *Cobaea scandens* (SCHOLTZ) und *Tropaeolum* (OEHLKERS) als Beispiel angeführt seien.

#### b) Sonstige Wechselgeotropismen.

Für *vegetative Sprosse* sind gleichfalls eine Reihe derartiger Fälle von geotropischer „Umstimmung“ im Laufe der Ontogenie bekannt. Sehr häufig reagieren z. B. noch kräftig wachsende Sproßspitzen positiv geotrop, während die älteren Teile negativ reagieren. Für das apikale Ende junger Hypokotyle wies z. B. SPERLICH (2) ein solches Verhalten exakt nach. Ferner ist ja allgemein bekannt, daß die Endtriebe der *Vitis-Ampelopsis*- usw. Arten erdwärts schauen. Auch hier ist positiver Geotropismus nachgewiesen (SCHOLTZ). Gewiß gehören noch eine große Anzahl ähnlicher Fälle bei *Phanerogamen*-Sprossen hierher, wenn auch die reizphysiologische Analyse in den meisten Fällen aussteht. In ganz gleicher Weise wie bei den Blütenumstimmungsbewegungen wirken übrigens auch bei diesen Sproßumstimmungsbewegungen neben inneren (mit dem Alter wechselnden) tonischen Reizen äußere tonische Reize (wie Licht usw.) mit. (Für *Mercurialis perennis* vgl. z. B. GOEBEL [8] S. 17.)

*Blattorgane* zeigen desgleichen ganz analoge, mit dem Alterszustand wechselnde, geotropische Stimmungen. Hier wären die zahlreichen Bewegungen der Blütenteile insbesondere der Staubblätter, der Griffel<sup>1)</sup> usw. zu nennen, die Bewegungen des sich entfaltenden *Nepenthes*-Blattes (STERN) der vorübergehende positive Geotropismus von manchen Kotyledonenstielen (COPELAND [3]) und viele andere mehr.

Selbst unter den *Kryptogamen* finden wir ganz entsprechende Wechselgeotropismen, wie der positive Geotropismus mancher Farnblattspitzen. Ein besonders anschauliches Vergleichsbeispiel ist der negative Geotropismus des jungen Sporogons von *Funaria hygrometrica*, der beim Heranreifen der Kapsel durch einen positiven Geotropismus der apikalen Teile abgelöst wird (HERZFELDER).

Auch auf *mehr oder minder feststellbare innere und äußere Reize* hin antwortet die Pflanze nicht selten mit einer Veränderung der geotropischen Reaktionsfähigkeit.

Wir erwähnten bereits (S. 189 ff.), daß normalerweise orthogeotrop reagierende Organe plagiotrop werden können: durch chemische Einflüsse, durch abnorme Lage im Raum usw., ebenso daß umgekehrt normalerweise plagiogeotrope Organe durch Dekapitation usw. der Hauptachse oder durch

<sup>1)</sup> Literatur und Beispiele vgl. KLERCKER, GOEBEL (8) und TROLL.

sonstige Einflüsse ihre plagiotope Reaktionsfähigkeit ganz oder teilweise einbüßen und orthotrop werden. Hier sind daher nur noch das *Umschlagen zwischen beiden Orthogeotropismen* zu besprechen.

Solche Umstimmungsvorgänge beschreibt z. B. auch SPERLICH<sup>1)</sup> an Kartoffeltrieben, bei denen der normale negative Geotropismus als Folge eines wiederholten Austreibens (Wasserverlust?) schließlich einem positiven Geotropismus Platz macht.

Besonders bemerkenswert ist aber der Wechsel der geotropischen Reaktionsfähigkeit auf eine *verstärkte Intensität des Schwerereizes* hin<sup>2)</sup>. Läßt man (nach JOST und WISSMANN) sehr starke Schleuderkräfte auf Wurzeln (*Helianthus*, *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus*) einwirken, so wird die positive Reaktion allmählich abgelöst durch eine negative (Innenkrümmung).

Für *Phaseolus multiflorus* ergab sich z. B. folgender Prozentsatz von negativer Reaktion:

		Einwirkungsdauer in Minuten		
		20	30	60—120
Schleuderinten- sität in g	14			4 vH
	21			24 "
	55		12 vH	55 "
	88			
	106		24 "	
	135		48 "	
	172		60 "	80—90 vH
	177	0 vH		
	240	4 "		
	542	75 "		

Man sieht also eine parallele Zunahme der negativen Reaktionsfähigkeit mit Steigerung der Reizmenge, wenn auch eine Formulierung eines Reizmengengesetzes noch nicht möglich ist. Die negative Reaktion kennzeichnete sich als echte Reizwirkung dadurch, daß sie auch als Nachwirkung auf der horizontal rotierenden Klinostatenachse auftrat.

LUNDEGÄRDH (8) hat wenigstens eine Abschwächung der positiven Krümmung durch den negativen Geotropismus bei schwächeren Schleuderkräften beobachtet. Bei Schleuderintensitäten, die gerade so stark sind, daß sich positiver und negativer Geotropismus die Wage halten, reagiert eine Wurzel im Grunde plagiotrop! Die negative Reaktion tritt auch bei dieser Versuchsanordnung etwas weiter basalwärts auf als die positive Reaktion.

Die *Analyse der Reizreaktionskette* ist auch hier nur bruchstückweise geglückt.

<sup>1)</sup> Vortrag, gehalten auf der Generalversammlung der Deutschen Botanischen Gesellschaft (1926).

<sup>2)</sup> JOST und STOPPEL, LUNDEGÄRDH (6), JOST und WISSMANN.

Für den Suszeptionsvorgang nehmen JOST und WISSMANN auch in diesem Falle eine Verlagerung von Zellbestandteilen (dem Zug der Schwere folgend) an. Und zwar soll es sich entsprechend den zwei antagonistischen Reaktionen um zwei *Geosuszeptoren* handeln, um einen leichter beweglichen (z. B. grobkörnigen), der den positiv geotropischen Reizreaktionsprozeß auslöst und um einen schwerer beweglichen (z. B. feinkörnigeren) Geosuszeptor für den negativen Geotropismus, der erst bei großen Reizmengen soweit umgelagert wird, daß es zu einer direkt sichtbaren negativen Reaktion kommt.

Das Bild zweier Suszeptoren wird zweifellos unseren derzeitigen Kenntnissen gerecht. Ich habe (2) darauf hingewiesen, daß man das Bild zweier Geosuszeptoren auch ohne weiteres auf die plagiotropen Organe übertragen kann, z. B. auf plagiotope Hauptwurzeln und Nebenwurzeln. Auch hier findet man ja, wie erwähnt, bei ausreichenden Reizmengen einen negativen Geotropismus, der allerdings durch den antagonistischen positiven Geotropismus zunächst verdeckt wird<sup>1)</sup>.

Als zweite Phase des Suszeptionsvorganges denken sich JOST und WISSMANN entsprechend den „Ionentheorien“ (siehe oben S. 130) eine Verschiebung der an die Geosuszeptoren gebundenen Elektrizitätseinheiten.

Sekundäre Einflüsse, wie Injektion von Wasser in die Interzellularen während des Schleuderns kommen nach den Autoren als Suszeption nicht in Frage.

Über Zwischenglieder der Reizreaktionskette bis zur motorischen Phase ist nichts bekannt. Für diese letztere wäre zu erwähnen, daß die negative Reaktion mehr basalwärts, in die Hauptwachstumszone, verschoben ist als die positive Reaktion. Bedeutsam ist auch die Verstärkung der negativen Reaktion bei Dekapitation.

Für Sprosse ist eine Umstimmung der Reaktion auch bei sehr hohen Schleuderkräften (bis 1200 g und 20 Minuten) nach JOST und WISSMANN nicht geglückt.

### C. Zusammenfassende Betrachtung über homogen zusammengesetzte Georeaktionen.

Die gesamten homogen zusammengesetzten Geotropismen zeigen so viel gemeinsame Züge, daß ich lange schwankte, ob es zweckmäßig sei, sie in den drei traditionellen Gruppen (Plagiogeotropismus, Nyktinastie, Umstimmung der geotropischen Reaktionsfähigkeit) gesondert zu besprechen. Es seien daher hier wenigstens noch zusammenfassend die gemeinsamen Hauptpunkte betont.

<sup>1)</sup> Diese Versuche schließen darum als Versuche mit niederen Reizintensitäten direkt an die oben zitierten von JOST usw. an. Auch bei den plagiotropen Haupt- und Nebenwurzeln ist ja der negative Geotropismus schwieriger zu induzieren und klingt langsamer ab, als der positive, was sich mit dem Bild eines feinkörnigen Geosuszeptors sehr wohl verträgt.

Den homogen zusammengesetzten Georeaktionen, die wir besprochen haben, ist gemeinsam, daß *negativer und positiver Geotropismus* aneinander *gekoppelt* auftritt. Die so bunte Mannigfaltigkeit der in Frage kommenden Erscheinungen beruht fast ausschließlich auf dem verschiedenen Kräfteverhältnis der beiden antagonistischen Geotropismen.

Wir sprechen von *Plagiogeotropismus*, wenn das gegenseitige Kräfteverhältnis wenigstens in der Gleichgewichtslage einigermaßen *konstant* ausgeglichen ist.

Wir sprechen von *nyktinastischen Bewegungen*, wenn das Kräfteverhältnis im Zusammenhange mit dem *Tagesrhythmus* sich *ändert*.

Wir sprechen von *Umstimmungsvorgängen* (z. B. den präfloralen und postfloralen Blütenbewegungen), wenn das Kräfteverhältnis durch *ontogenetische* Veränderungen oder durch andersartige äußere und innere Reize verändert wird.

Aber diesem traditionellen Schema fügen sich die Einzelfälle vielfach sehr schlecht ein. Z. B. mußten wir die Veränderung des Kräfteverhältnisses zwischen positivem und negativem Geotropismus auf eine tonische Lichtwirkung hin an drei verschiedenen Stellen besprechen: Nicht nur bei der Nyktinastie, sondern auch beim Plagiogeotropismus (S. 189) und bei den Blütenumstimmungsbewegungen (S. 202). In gleicher Weise erwies sich in allen drei Gruppen das Kräfteverhältnis der beiden antagonistischen Geotropismen von Entwicklungszuständen abhängig. Neben den „typischen“ Umstimmungsvorgängen wie sie bei den präfloralen und postfloralen Blütenbewegungen auftreten, finden wir prinzipiell dieselbe Erscheinung beim besprochenen Typus der Plagiotropie, dem Hahnenfußausläufer („Spannbeuge“ des alternden *Interodiums* S. 179) und — wie hier nachgetragen sei — auch bei Organen, die Schlafbewegung zeigen.

Weiter ist fast allgemein<sup>1)</sup> der positive Geotropismus träger als der negative. Er ist schwerer induzierbar, klingt aber auch länger nach als dieser. Das kann man entweder (wie das JOST und WISSMANN tun)<sup>2)</sup> darauf zurückführen, daß der Geoszeptor für den trägeren Geotropismus schwerer beweglich ist; man kann aber auch an eine Abhängigkeit des positiven Geotropismus vom negativen (in Form einer Seitenkette zur negativen Reizreaktionskette) denken. Die letztere Auffassung würde den positiven Geotropismus in eine gewisse Verwandtschaft zum Autotropismus bringen.

Auch die Faktoren, die das Bild innerhalb der drei Gruppen mannigfaltig gestalten, sind vielfach die gleichen. So treten zu den Geo-

<sup>1)</sup> Wenigstens für oberirdische Organe, für unterirdische liegen die Verhältnisse durchweg umgekehrt.

<sup>2)</sup> Allerdings entsprechend dem Versuchsobjekt (Wurzeln!) mit gerade entgegengesetzten Verlagerungszeiten wie bei Sprossen.

reaktionen häufig andere Krümmungserscheinungen hinzu wie autonome Entfaltungsbewegungen, Phototropismen<sup>1)</sup> usw. Bemerkenswert ist, daß gerade diese Begleitbewegungen in sehr zahlreichen Fällen die Ebene, in der die Geotropismen sich auswirken können, normalerweise festlegen<sup>2)</sup>. Ferner fällt uns in allen drei Gruppen der homogen zusammengesetzten Geotropismen auf, daß namentlich für den positiven Geotropismus Präsentations- und Nachwirkungszeit außerordentlich stark wechseln kann; von Geotropismen, deren Labilität dem Wurzelgeotropismus außerordentlich nahe kommt bis zu derart stabil inhärenten, daß man sie ohne eingehende Untersuchung für eine Epinastie halten möchte (Tabelle S. 186 sowie Text S. 201 und 204).

Von allgemeinerem reizphysiologischem Interesse scheint mir aber vor allem die Tatsache selbst zu sein, daß immer mehr Fälle von negativem und positivem Geotropismus im selben Organ bekannt werden. Sollte sich die Auffassung bestätigen, daß ganz allgemein der Plagiogeotropismus auf einem Antagonismus beider Orthogeotropismen beruht (sicher nachgewiesen ist das ja erst für einige Seitenzweige, Ausläufer, Seitenwurzeln), so stehen wir dem Faktum gegenüber, daß in der Natur viel häufiger beide Orthogeotropismen im selben Organ vorkommen als einer allein. Das aber scheint mir für die Frage nach der Natur des Geotropismus außerordentlich bedeutungsvoll. Es ist ja nicht zu verkennen, daß die allgemeine Richtung der Lebensforschung immer mehr dazu geführt hat, solchem Gegenspiel der Lebensprozesse eine erhöhte Bedeutung beizulegen. Im Zusammenhang mit unserer Frage sei nur auf PÜTTER verwiesen, der die gesamten Reizvorgänge (einschl. Geotropismus der Pflanzen) aus einem derartigen Gegenspiel zweier antagonistischer (zunächst Stoffwechsel-) Vorgänge zu verstehen sucht. Auch die rhythmischen Erscheinungen, wie sie z. B. für die nyktinastischen Bewegungen sichergestellt und für den „normalen“ Geotropismus von BRAUNER (2) vermutet sind, lassen sich am leichtesten aus einem solchen Antagonismus verstehen. Daran ändert nichts, daß z. B. die speziellen Vorstellungen und Formeln PÜTTERS für den Geotropismus wegen des völligen Umschlagens von positivem zu negativem Geotropismus unanwendbar sind, daß auch nach JOST (8) und GRADMANN (5) das Zahlenmaterial, auf das sich BRAUNER stützt, unzulänglich ist — die Tatsachen des Kräfteantagonismus selbst und die Analogien zu physikalisch-chemischen Prozessen (Massenwirkungsgesetz,

<sup>1)</sup> Genau genommen handelt es sich also bei diesen „homogen“ zusammengesetzten Georeaktionen um „heterogen“ zusammengesetzte.

<sup>2)</sup> Man könnte bei diesen „Einstellungskrümmungen“ in Analogie zu den entsprechenden Vorgängen beim Windkreisen von „Vorläuferkrümmungen“ sprechen.

LIESEGANGSche Ringe usw.) sind allzu auffällig, um übersehen werden zu können.

Wir wollen jedoch die Diskussion dieser Fragen, trotzdem sie an die grundlegendsten Probleme der Reizphysiologie rühren, hier nicht fortsetzen, da die Verhältnisse noch kaum spruchreif sind<sup>1)</sup>. Es scheint mir nur nötig darauf hinzuweisen, daß gerade diesen Wechselbeziehungen der Geotropismen eine erhöhte Bedeutung zukommt.

#### IV. Heterogen zusammengesetzte Georeaktionen.

Bei den „heterogenen“ Kombinationen einer Schwerkraft, d. h. bei Kombinationen einer Georeaktion mit einer nicht durch die Schwerkraft gerichteten Krümmung wollen wir uns auf einige Fälle beschränken, für die ein prinzipielles Interesse vorliegt oder bei denen die Vergesellschaftung für die betreffende Pflanze charakteristisch ist. Einige weitere Fälle haben wir bereits erwähnt z. B. die Einstellungskrümmungen bei Plagiogeotropismus und den Wechselgeotropismen (S. 194, 201).

##### A. Geotropismus und Phototropismus.

Daß sich ein *antagonistischer* geotropischer und phototropischer Krümmungsimpuls zu einer Gleichgewichtslage kompensieren können, hatte bereits GUTTENBERG (1) bewiesen. Eine Dauerbeleuchtung mit 0,0475 Lux<sup>2)</sup> genügt, um bei der Haferkoleoptile den geotropischen Impuls der Horizontallage zu kompensieren. Infolge des rascheren Ablaufs der geotropischen Reizreaktionskette kommt es allerdings vor der Einstellung in die Gleichgewichtslage zu einer schwachen geotropischen Aufkrümmung. *Rechtwinklig* aufeinander angreifenden geotropische und phototropische Krümmungsimpulse führen zur errechneten Resultante. Damit waren ältere Angaben von NOLL (4) und CZAPEK (1), daß ein Phototropismus den Geotropismus aufhebe, widerlegt (vgl. unten die Angaben über die phototonischen Einflüsse); die älteren Autoren arbeiteten mit zu starker Beleuchtung. SPERLICH (3) be-

<sup>1)</sup> Es mag hier die Anmerkung eingeschaltet sein, daß wir derzeit auch keine Anhaltspunkte dafür haben, wodurch sich die „normale“ positiv und negativ geotropische Reizreaktionskette — abgesehen von der Endreaktion — unterscheidet. Die Hypothese von BOSE, daß ein „direkter“ Schwerereiz zur negativen und ein „indirekter“ zur positiven Reaktion führe, ist nicht einmal als Arbeitshypothese zu verwenden, da wir auch negative Organe mit Spitzensuszeption (Koleoptilen) und positive Organe mit diffuser Suszeptionszone (Blütenschäfte von *Papaver*) haben. Auch der Bau der Statolithenapparate ist nach TISCHLER für negativ und positiv geotropische Wurzeln gleich. Vielleicht eröffnen die Entdeckungen von SEUBERT, daß derselbe Reizstoff je nach seiner Menge wachstumsfördernd oder -hemmend wirken kann, einmal das Verständnis.

<sup>2)</sup> GUTTENBERG schreibt (l. c.) Hefnerkerzen; sinngemäß kann es sich nur um Meterkerzen (Lux) handeln.



stätigte GUTTENBERGS Resultat und erweiterte es durch Variation der Lichtmengen sowie der Massenimpulse. Eine Kompensation antagonistischer Photo- und Geowachstumsreaktionen hat KONINGSBERGER (1) beschrieben.

Es bestand jedoch bis vor einiger Zeit ein Zweifel, ob sich *gleichsinnige*, (für die makroskopische Wahrnehmung) unterschwellige phototropische und geotropische Reize addieren könnten, da RUTTEN-PECKELHARING eine solche Additionsmöglichkeit bestritten hat. BREMEKAMP (4) hat jedoch nachgewiesen, daß sich unterschwellige Tropismen sehr wohl zu einer sichtbaren Krümmung addieren, wenn man nur die verschiedenen Reaktionszeiten berücksichtigt. Die phototropische Reaktion tritt nämlich erheblich später auf als die geotropische, man muß also entsprechend früher phototropisch reizen<sup>1)</sup>. In welcher Phase sich die beiden tropistischen Reizreaktionsketten addieren, ist unbekannt.

Kompliziert werden die quantitativen Resultate über das Zusammenwirken von Geo- und Phototropismus durch die *phototonische* Beeinflussung des Geotropismus, die wir an dieser Stelle besprechen wollen. Ganz allgemein dürfte das Licht den geotropischen Reizprozeß hemmen, wenigstens soweit es sich um die vorwiegend verwendeten etiolierten negativ geotropischen Organe handelt. KRONES hat gezeigt, daß eine Vorbeleuchtung die Präsentationszeit für den Geotropismus erheblich vergrößert<sup>2)</sup>. Nach R. STOPPEL (4) wird auch der Reaktionsablauf durch Vorbelichtung verzögert. Ganz besonders eigentümlich ist aber das Auftreten „*anti-geotropischer*“, d. h. positiver Krümmungen bei negativ geotropischen Organen durch allseitige Nachbelichtung, die bereits CLARK beobachtet und BREMEKAMP (4) eingehend beschrieben hat. Auch bei Vorbelichtung kommt es gelegentlich zu solchen positiven Krümmungen. Die Analyse dieser Erscheinung ist wohl noch nicht restlos geglückt<sup>3)</sup>.

### B. Klimm- und Ausläuferbewegungen.

Die Bewegungen der Klimm- und Ausläuferpflanzen sind keineswegs so einfach, wie sie zunächst erscheinen. Vielmehr verbinden sich bei ihnen — soweit man aus den spärlichen diesbezüglichen Unter-

<sup>1)</sup> Bei Haferkoleoptilen z. B. Reaktionszeit: für Phototropismus  $1\frac{1}{2}$  Std., für Geotropismus 40 Minuten.

<sup>2)</sup> KRONES konnte dabei keine Wachstumsbeeinflussung durch das Licht feststellen (was in schroffem Gegensatz zu zahlreichen anderen Angaben steht). Er glaubt darum an eine Lichtwirkung auf den „Geotonus“, d. h. den Teil der geotropischen Reizreaktionskette der der Endreaktion vorangeht.

<sup>3)</sup> Vgl. BREMEKAMP (4). Die hier angeführte Hypothese leidet meines Erachtens unter dem Mangel ausreichender Daten, namentlich über den vermuteten Wachstumsverlauf, vgl. auch STOPPEL (4).

suchungen schließen kann — Reizreaktionen in recht charakteristischer Weise.

So kombinieren sich bei den Klimmpflanzen, wie es manche *Asparagus*-Arten sind, Plagiotropismus und Haptotropismus in höchst eigentümlicher Weise (FIGDOR [2]), NEWCOMBE). Die jungen Sprosse — auch der klimmenden Arten — sind orthotrop. Infolge ihres positiven Haptotropismus neigen sie sich gegen eine Unterlage, mit der sie zufällig in Berührung kommen. Auf diese Unterlage gestützt, wachsen sie dann plagiotrop weiter.

Bei den Ausläufern konnte ich (2) einige Beobachtungen machen über das sehr typische Zusammenwirken von Plagiotropismus, Phototropismus, Torsionen usw. Bei einem Erdbeerausläufer z. B. bringt zunächst eine autonome Entfaltungsepinastie die junge Ausläuferanlage in eine geeignete Richtung (von der Mutterpflanze weg). In dieser Richtung wächst der Ausläufer dann dank seines Plagiotropismus weiter. Dabei verleihen Phototropismus und ein verschiedenes plagiotropes Gleichgewicht in den verschiedenen Ausläuferabschnitten den Ausläuferenden die Gestalt eines wagrecht stehenden „ $\omega$ “, so daß das Vorderende wie ein Schiffsbug über die Hindernisse hinweggleitet (ZIMMERMANN [2]).

### C. Winde- und Rankenbewegungen.

Hier ist die regelmäßige Kombination der Georeaktionen mit anderen Reizvorgängen am auffälligsten.

Äußerlich haben Winde- und Rankenbewegungen das gemeinsam, daß wir bei ihnen zwei ähnliche Hauptabschnitte unterscheiden können:

Das Kreisen der freien Spitze (Abb. 21), das diese meist in Berührung mit der Stütze bringt und später

das Umfassen der Stütze durch Umwinden oder Umranken. Wir werden unsere Betrachtung auf das Kreisen beschränken, weil die späteren Stadien infolge der haptotropischen Erscheinungen undurchsichtiger werden, uns aber derzeit zur Klärung der Georeaktionsprobleme nichts beitragen.

Der Unterschied zwischen dem Kreisen der Winde- und der Rankenpflanzen liegt vor allem darin, daß bei den allermeisten *Winde-*

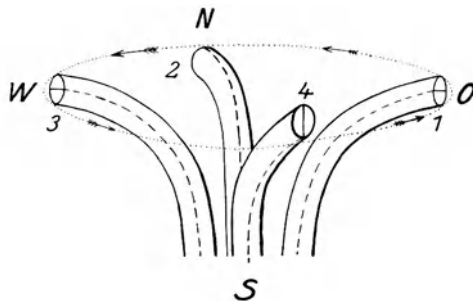


Abb. 21. Schema des Windekreisens (Linkswinder).

1, 2, 3, 4: vier aufeinanderfolgende Stadien. Die konstant dem Beschauer zugewendete Flanke ist durch eine gestrichelte Linie markiert.

*pflanzen die Richtung des Kreisens konstant ist, während diese Richtung bei den Ranken und vielleicht einigen Windepflanzen, wie Bowiea volubilis auch am gleichen Individuum wechselt.*

Ein weiterer Gegensatz zwischen Winde- und Rankenkreisen sei hier vorweggenommen. Beim Windesproß führt der im basalen Teil dominierende negative Geotropismus sowie die wenig kräftige haptotropische Fähigkeit dazu, daß das Winden nur um vertikal oder schräg aufwärts stehende Stützen möglich ist (gelegentliche Ausnahmen beschreibt z. B. TEODORESCU). Bei den Ranken ermöglicht dagegen der sehr ausgiebig und rasch wirkende Haptotropismus, daß beliebig orientierte Stützen, mit denen die Ranke in Berührung kommt, umfaßt werden.

### I. Windepflanzen.

*Typus:* Das Kreisen der Convolvulacee *Pharbitis hispida* CHOIS [= *Ipomoea purpurea* ROTH<sup>1)</sup>].

#### a) Der äußere Ablauf des Kreisens.

Wenn wir im Experiment die äußeren Bedingungen möglichst konstant halten, ist das Kreisen sehr regelmäßig<sup>2)</sup>. Abb. 21 erläutert den Vorgang wohl ohne viele Worte. Die unmittelbare Ursache des Kreisens ist eine Krümmung in einer etwas rückwärts gelegenen Zone, die fortlaufend in konstanter Richtung (links herum)<sup>3)</sup> den Windesproß umwandert. Liegt z. B. in irgendeinem beliebigen Moment das Krümmungsmaximum auf der *W*-Flanke (entsprechend der Stellung 1 Abb. 21), so wandert in der nächsten Phase (Stellung 2) die maximale Krümmung auf die *S*-Flanke (gestrichelte Linie). Es versteht sich von selbst, daß die Verlängerung der *W*-Flanke in Phase 1 eine *O*-Krümmung, die der

<sup>1)</sup> Nach WETTSTEIN (vgl. MOLISCH) wäre allerdings der Gattungsname *Ipomoea* für diese viel in Gärten gepflanzte Winde zu bevorzugen.

<sup>2)</sup> Bei etwa 20° wird ein Kreis in etwa 2 Stunden durchlaufen. Selbstverständlich besteht diese Regelmäßigkeit des Kreisens, wie jede Regelmäßigkeit physiologischer Erscheinungen nur in einem mehr oder minder angenäherten Grade. Namentlich bei Inkonzanz der Außenbedingungen z. B., wenn die Pflanzen im Freien Wind und Wetter ausgesetzt sind, kann das Kreisen sogar außerordentlich unregelmäßig werden. Auch hat es auf die Regelmäßigkeit des Kreisens einen großen Einfluß, ob durch die experimentelle Anordnung die Bewegungen der basalen Pflanzenteile mit registriert werden oder nicht. Die neueren Untersucher wie RAWITSCHER und GRADMANN haben darum all diese störenden Einflüsse möglichst auszuschalten gesucht. Es ist also eigentlich keine neue Entdeckung, wenn TEODORESCU an Hand umfangreicher (und anscheinend auch recht sorgfältiger) Beobachtungen feststellt, daß das Windekreisen unregelmäßig wird, wenn man alle Vorsichtsmaßregeln für ein regelmäßiges Kreisen außer acht läßt. (Über die ökologische Bedeutung dieser Unregelmäßigkeit vgl. S. 229.)

<sup>3)</sup> Leider wird der Drehungssinn beim Kreisen und Winden nicht einheitlich angegeben. Ich halte mich an die traditionelle Bezeichnung, die z. B. SACHS und PFEFFER angewendet haben. Der kreisende Sproß ist hierbei von oben her betrachtet (wie man es praktisch genommen auch meist macht). Links herum, heißt dann entgegen dem Uhrzeigersinn.

S-Flanke in Phase 2 eine *N*-Krümmung bewirkt. Wesentlich für den Kreisvorgang ist ferner, daß im allgemeinen am kreisenden Sproß die Lagebeziehung zwischen Spitze und Basis nicht durch Torsionen verschoben wird, wie aus Abb. 21 sofort ersichtlich ist. Das führt rein mechanisch dazu, daß die Spitze in bezug auf den Raum (bzw. den Zuschauer von der Seite) im Rhythmus des Kreisens eine Drehung vollführt (vgl. die Lage des medianen Strichs am Ende des kreisenden Organs der Abb. 21).

### b) Die Analyse der Kreisbewegung.

Die Angaben hierfür scheinen auf den ersten Blick völlig widersprechend. Ich glaube aber, daß man auch auf diesem Gebiet viel mehr Übereinstimmung in bezug auf das Gemeinsame der Resultate findet, wenn man es zunächst unterläßt, Theorien aus den Ergebnissen heraus- bzw. hineinzudeuten.

#### a) Der Zyklotropismus.

Wir gehen zunächst aus von einem *Pharbitis*-Sproß, der nicht mehr kreist, sondern geradlinig gewachsen ist, weil wir ihn auf der horizontalen Klinestatenachse ließen<sup>1)</sup>. Legen wir einen derartigen, möglichst geraden, Winde sproß (Abb. 22) auf einer beliebigen Flanke horizontal, so richtet er sich nach den übereinstimmenden Angaben wohl aller Untersucher mit seiner Spitze auf (Abb. 22, linke Kolonne). Vor allem bei *Pharbitis hispida* erfolgt (wie bereits BARANETZKI [1] und neuerdings ULEHLA<sup>2)</sup>) besonders eingehend gezeigt haben, diese Aufrichtung keineswegs geradlinig

(vgl. Abb. 22), sondern die Sproßspitze beschreibt einen (nicht ganz regelmäßigen) Halbkreis. Die Spitze biegt nämlich auf ihrem Weg aufwärts nach links<sup>3)</sup> aus. Diese Fähigkeit, auf eine horizontale

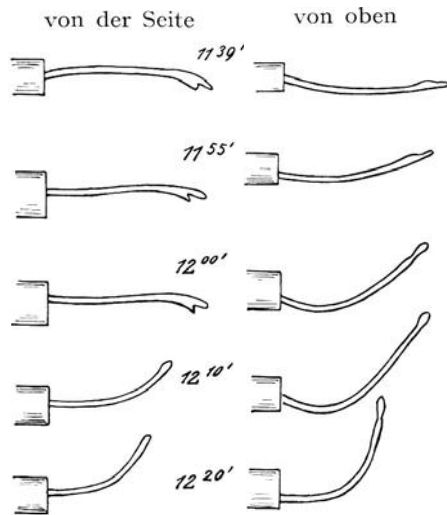


Abb. 22. 5 Stadien der „zyklotropischen“ Reaktion von *Pharbitis hispida* nach ULEHLA.

(Im Stadium: 12,00<sup>0</sup> habe ich regelmäßig eine stärkere Aufkrümmung beobachtet, als sie ULEHLA zeichnet.

<sup>1)</sup> Um das Kreisen zum Aufhören zu bringen, ist es vorteilhaft, eine Temperatur von höchstens 20—22° zu wählen (vgl. unten S. 215).

<sup>2)</sup> Nach eigenen Untersuchungen kann ich die ULEHLASchen experimentellen Angaben durchaus bestätigen.

<sup>3)</sup> Wie üblich bei Betrachtung von oben (vgl. Abb. 22, rechte Kolonne).

Reizlage hin nicht mit einer geradlinigen Aufkrümmung, sondern mit einer kreisförmigen Bewegung der Spitze zu antworten, möchte ich *Zyklogeotropismus*<sup>1)</sup> nennen. Daß es sich um einen Reizvorgang handelt, hat ULEHLA bewiesen. Die zycklogeotropische Reaktion setzt bei 21—23° nach 10—12 Minuten ein (makroskopische Beobachtung). Sie tritt aber auch als Nachwirkung auf, wenn wir den Windesproß nach horizontaler Reizung weiter rotieren lassen. Daß es sich weiterhin um einen geotropischen Vorgang handelt, zeigt die Tatsache, daß jede beliebige Flanke, wenn sie physikalische Unterseite wird, Ausgangspunkt für die Kreisbewegung werden kann. Autonom (bzw. allermindestens inhärent) festgelegt, ist jedoch der Bewegungssinn, in dem die Pflanze die Bewegung ausführt, genau so wie der geonegative Bewegungssinn eines normalen Sprosses und der geopositive Bewegungssinn einer normalen Wurzel.

Soweit die (noch nicht ausreichenden) Untersuchungen das vermuten lassen, ist allen Windepflanzen die Fähigkeit zycklogeotropisch zu reagieren eigen. Wechselnd ist das Ausmaß der seitlichen Ausbiegung auf eine einmalige Reizung hin. Bei *Pharbitis hispida* tritt die seitliche Ausbiegung (Lateralkrümmung oder Transversalkrümmung nach BARANETZKI [1] und NOLL [4]) besonders deutlich auf, ja sie geht der Aufwärtsbewegung [nach ULEHLA] um 5 Minuten voraus. Bei anderen Windepflanzen (*Bowiea volubilis* stellt wohl nach GRADMANNS [1] Untersuchungen einen extremen Gegentypus dar), finden wir erst nach wiederholtem ziemlich geradlinigem Aufrichten (bzw. Pendelbewegungen, auf die wir noch zu sprechen kommen) eine registrierbare Ausbiegung.

**β) Die „autotropen“ Nachwirkungen.** Ein bereits eingeleitetes Kreisen hört zwar (wie die meisten Untersucher festgestellt haben) nach einiger Zeit auf, sobald man die Schwerkraft nicht mehr einseitig einwirken läßt, sondern die Windepflanzen auf der horizontalen Klinostatenachse rotieren. Aber eine gewisse — für das Objekt wechselnde — Zeit geht das Kreisen weiter, z. B. nach BARANETZKI (1) bis zu 48 Stunden<sup>2)</sup>.

Auch RAWITSCHER (2) wies eine solche *Inhärenz* für kreisende Sprosse von *Calystegia sepium* nach, denen die Möglichkeit einer neuen

<sup>1)</sup> In Anlehnung an die Bezeichnung Zycklonastie (BREMEKAMP [1]). Die Bezeichnung Zycklogeotropismus soll abgesehen von den oben erwähnten Punkten einer durch die Schwerkraft gerichteten Reizbewegung keine Theorie verbergen. Ich gebrauche sie rein beschreibend, analog der Bezeichnung Plagiogeotropismus, die ja auch unabhängig von der Möglichkeit, daß es sich um einen Komplexvorgang handelt, gebraucht wird. Wenn ich RIEDE richtig verstanden habe, steht der von ihm an *Aponogeton*-Blütenständen beschriebene „Spiralgeotropismus“ dem Zycklogeotropismus von *Pharbitis* mindestens sehr nahe.

<sup>2)</sup> Die Kreisbewegungen sind allerdings — nach BARANETZKI selbst — sehr langsam und wenig regelmäßig.

geotropischen Induktion durch eine im Weg vertikalstehende Glasplatte genommen bzw. erschwert war. Neuerdings hat TEODORESCU sogar ein sehr ausgeprägtes wochenlanges Kreisen, das zu deutlichem Winden führte, am Klinostaten beschrieben. *Pharbitis hispida* vollführte nach TEODORESCU (S. 636) in 16 Tagen  $9\frac{1}{4}$  Windungen und in 21 Tagen  $12\frac{3}{4}$  Windungen.

Ich kann diese Angaben, denen man wohl zunächst wegen ihres Widerspruchs zu älteren Angaben von SCHWENDENER, BARANETZKI und NOLL etwas skeptisch gegenüberstehen wird, im Prinzip bestätigen. Ja, es zeigte sich bei meinen Untersuchungen, daß das Winden gelegentlich auf ein sehr regelmäßiges, wenn auch gegenüber normalen Pflanzen doppelt so langsames, Kreisen zurückgeht. Diese Tatsache muß zunächst einmal festgehalten werden, auch wenn eine Erklärung nicht leicht ist. Voraussetzung für ein derartig regelmäßiges Kreisen und Winden sind allerdings sehr günstige Lebensbedingungen der Windepflanze; insbesondere trat das Kreisen auf dem Klinostaten bei meinen Versuchspflanzen von *Pharbitis hispida* nur dann auf, wenn die Temperatur mindestens  $22-30^{\circ}$  zeigte; während die gleichen Versuchspflanzen, vertikal stehend, schon bei  $18-22^{\circ}$  regelmäßige Windungen ausführten. Ein derartig lang anhaltendes Kreisen läßt sich kaum als inhärente Nachwirkung mehr auffassen, andererseits ist auch noch nicht bewiesen, daß es sich wirklich um einen echten autonomen Vorgang handelt. Wissen wir doch, daß außer der Schwerkraft auch andere einseitige Reize ein Kreisen der Windepflanzen auslösen können, z. B. einseitige Lichtwirkung bei *Bowiea volubilis* (Voss)! Es wäre denkbar, daß die Fähigkeit zyklotropisch zu reagieren, den Windepflanzen nicht nur gegenüber dem Schwerreiz, sondern ganz allgemein gegenüber jedem wirklichen Reiz zukäme. Hier müßten noch neue Untersuchungen einsetzen.

Die inhärente Kreisbewegung ist eine unverkennbare Analogie zum Autotropismus. Das wird namentlich dort deutlich, wo die Kreisbewegung infolge nur geringfügiger seitlicher Ausbiegung zu einer Ellipse oder Pendelbewegung modifiziert ist (GRADMANN [I] für *Bowiea volubilis*)<sup>1)</sup>. Hier folgt auf eine einmalige (z. B. „negativ geotropische“) Krümmung ein recht nachhaltiges autotropes Pendelschwingen.

Als dritter wesentlicher Punkt für das Zustandekommen einer normalen Kreisbewegung ist noch der

**γ) Widerstand des Windesprosses gegen ausgeprägte Torsionen** zu nennen. Dieser Widerstand ist leicht nachzuweisen. Wir brauchen einen Windesproß nur (rein passiv etwa mit den Fingern) zu tordieren, und sehen, daß diese Torsion sofort vollständig (oder wenn wir durch zu starken Zwang den Sproß bereits innerlich deformiert haben, teilweise) wieder ausgeglichen wird. Mit dieser relativen Widerstandsfähigkeit des Sprosses gegen Torsionen steht dann in Einklang, daß die Kreisbewegung der Spitze nicht zu einer bleibenden Torsion an der

<sup>1)</sup> Nähere Angaben über derartige Windebewegungen vgl. die analogen Vorgänge bei der Rankenbewegung (S. 219).

Krümmungsstelle führt, sondern daß (wenigstens bei vertikaler Stellung der Basis<sup>1)</sup> die Zwangstorsion infolge des Spitzenkreises durch die in Abb. 21 angezeigte Drehung der Spitze selbst ausgeglichen wird<sup>2)</sup>.

d) **Die Vorläuferkrümmung.** Als vierter (eigentlich an erster Stelle zu besprechender) Punkt kommt für das Ingangsetzen der Kreisbewegung noch die sogenannte *Vorläuferkrümmung* in Frage, durch die das kreisende Organ in eine geneigte oder horizontale Lage übergeführt wird. Eine solche Krümmung der ursprünglich ziemlich vertikal wachsenden Spitze wird z. B. durch autonome Entfaltungsbewegungen<sup>3)</sup>, durch Phototropismus usw. bei jeder natürlich wachsenden Windepflanze ausgelöst.

Mit diesen (wohl experimentell einwandfrei gesicherten) Punkten scheint mir das Kreisen in seinen Hauptzügen (mindestens für einzelne Pflanzen wie *Pharbitis hispida*) völlig geklärt. Ich kenne auch keine Literaturangaben, die widersprechen. Zusammenfassend entsteht das Kreisen wie folgt:

1. Durch eine (autonom, phototropisch usw. ausgelöste) *Vorläuferkrümmung* kommt die anfänglich vertikale Spitze in geneigte bzw. horizontale Reizlage.

2. In der horizontalen Lage wird eine („zyklogeotropische“ vgl. Abb. 22) Krümmung, d. h. eine Kreisbewegung der Spitze eingeleitet. Bei *Pharbitis hispida* geht die seitliche Ausbiegung der vertikalen Aufbiegung etwas voraus.

3. Die *Widerstandsfähigkeit* des Sprosses gegen *Torsionen* (in bezug auf die Pflanze) führt bei vertikal stehender Basis zu einer Drehung der Spitze (im Raum). Hierdurch kommen fortlaufend neue Sproßflanken in geotropische Reizlagen. Die zweite Phase einer vorangehenden

<sup>1)</sup> Bei horizontaler Basis wird der kreisende Sproß zwangsläufig tordiert, wie das namentlich ULEHLA und RAWITSCHER (2) beschrieben haben. Für die Mechanik dieser wohl rein passiven Torsionen, die offenbar nichts direkt mit der Schwerkraft zu tun haben, sei auf AMBRONN (1884/85), NIENBURG (1911) und GRADMANN (1926 S. 271) verwiesen. Die RAWITSCHERSCHE (2) Auffassung, es handle sich um Geotorsionen, dürfte unbewiesen sein. In der zitierten Literatur sind auch die hier nicht zu behandelnden sonstigen bleibenden Torsionen analysiert.

<sup>2)</sup> Machen wir uns einmal die mechanischen Konsequenzen beim Ausbleiben der Spitzendrehung usw. klar. Normalerweise beschreibt ein gutgedeihender Windsproß einen Kreis in zwei Stunden. Innerhalb eines Tages müßten also dem Sprosse 12 Torsionen aufgezwungen werden. Dazu aber müßte ein ungeheurer mechanischer Widerstand überwunden werden. Umgekehrt bedeutet die Spitzendrehung (im Raume) bei gleichbleibender Lagebeziehung der einzelnen Pflanzenteile zueinander, sozusagen keine mechanische Arbeitsleistung.

<sup>3)</sup> Z. B. läßt sich leicht zeigen, daß Sprosse, etwa von *Pharbitis hispida*, an jedem Knoten eine autonome (auch bei dauernder Klinostatenreaktion auftretende) Entfaltungskrümmung vom entstehenden Blatt weg aufweisen (Flankennutation nach GOEBEL [8]).

zyklogeotropischen Krümmung (nämlich die eigentliche Aufkrümmung) addiert sich zur ersten Phase (nämlich der seitlichen Ausbiegung) entsprechend der neuen Reizlage.

4. Ein im Gang befindliches Kreisen geht als *inhärenter* Vorgang nach Art autotroper Pendelbewegungen noch einige Zeit auch ohne neue geotropische Reizung weiter. Diese Inhärenz der Bewegung addiert sich gleichfalls zu jeder neuen Induktion, wodurch die zu beobachtende Steigerung im Windekreisen verständlich wird.

5. Wie weit andersartig (z. B. durch Licht, Berührungsreiz oder autonom) ausgelöste zyklotropische Reaktionen mitwirken, ist noch nicht entschieden.

Auch hier wollen wir uns keineswegs darüber hinwegtäuschen, daß Worte wie Zyklogeotropismus über die Natur des Vorganges herzlich wenig aussagen. Es könnte sehr wohl eine Komplexerscheinung aus einer Vertikal-komponente (negativer Geotropismus) und Lateralgeotropismus sein. Es bleibt — abgesehen von der entscheidenden Analyse der Reizreaktionskette — außerordentlich viel zu tun, das bisher bekannte auf andere Windepflanzen auszudehnen und quantitativ auszubauen.

Wenn wir die Literatur überschauen, scheint eine derzeitige Lösung des Windeproblems im vorgezeichneten Sinne an entgegengesetzten experimentellen Ergebnissen zu scheitern. Zwei Grundauffassungen stehen sich schroff gegenüber, die autonome und die tropistische Auffassung.

Die *Autonomietheorie*, die hauptsächlich auf CH. DARWIN zurückgeht und neuerdings insbesondere durch RAWITSCHER<sup>1)</sup> vertreten wurde, nimmt an, daß die Hauptwachstumszone beim Kreisen, den „Circumnutationen“ autonom wandern, d. h. ohne Einwirken eines richtenden Außenreizes<sup>2)</sup>. Die Beweisgründe für die Autonomietheorie sind:

a) Die oben S. 214 erwähnte Inhärenz der Bewegung. Ein autonomes Kreisen ist bisher noch nicht nachgewiesen.

b) Die Beobachtungen, daß das Windekreisen auch gelegentlich am Klinostaten längere Zeit anhält (vgl. oben S. 215).

c) Der Nachweis, daß einige von der Tropismustheorie angeführten Beweise auch anders gedeutet werden können. So wurde (wohl zuerst von PFEFFER) darauf hingewiesen, daß das Aufhören des Kreisens an der horizontalen Klinostatenachse mit der allgemeinen Wachstumshemmung an Klinostaten zusammen hängen könne. BREMEKAMP hat auch solche Wachstumshemmungen nachgewiesen u. a. vor allem auch in inverser Lage des Windesprosses. Ferner ist hier die kritische Nachprüfung des BARANETZKISCHEN Transversalkrümmungsversuches durch RAWITSCHER (2) zu nennen. Abb. 23 gibt den Ablauf dieser Krümmung nach den Untersuchungen RAWITSCHERS wieder. RAWITSCHER zeigte dabei, meines Erachtens überzeugend<sup>3)</sup>, daß infolge der auftretenden Torsionen diese Transversalkrümmung eines bereits kreisenden Sprosses sehr wohl als inhärentes Fortgehen des bereits eingeleiteten Kreisens gedeutet werden könne. Die

<sup>1)</sup> Hier auch weitere Literatur und kritische Besprechungen der Ansichten.

<sup>2)</sup> Vor allem der Schwerkraft.

<sup>3)</sup> Sowohl nach den Versuchen, die Herr Prof. Dr. RAWITSCHER in Freiburg/Br. demonstrierte, sowie nach seinem Filmvortrag auf der Generalversammlung der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1926.



Inhärenz der Kreisbewegung schließt jedoch nicht aus, daß die Krümmungsimpulse in jeder Reizlage durch neue zyklotropische Krümmungsimpulse verstärkt werden könnten.

Die *Tropismentheorien*. Sie gehen im wesentlichen auf BARANETZKY (1) und NOLL zurück und sind neuerdings in etwas abweichender Form von ULEHLA und GRADMANN (1) vertreten worden<sup>1)</sup>.

Auch für die Tropismentheorien haben wir die Beweisgründe bereits erwähnt (oben S. 213 ff.). Sie beruhen vor allem in der ja allgemein anerkannten Fähigkeit der Windesprosse auf Schwerkraftreize tropistisch zu reagieren.

Die *Lateralgeotropismustheorie*<sup>2)</sup> (BARANETZKY, NOLL, ULEHLA<sup>3)</sup>). Sie gründet vor allem auf den von BARANETZKY entdeckten Erscheinungen, die wir oben Zyklotropismus genannt haben, sie legt aber einen ent-

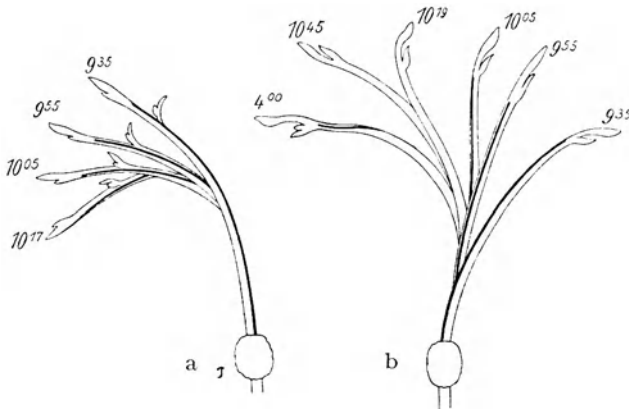


Abb. 23 a, b (nach RAWITSCHER [2]). Bohnensprosse horizontal gelegt, zeigen die sogenannten BARANETZKYSCHEN Transversalkrümmungen, die nach RAWITSCHER für diese Versuchsanordnung auf dem inhärent weitergehenden Kreisen der Spitze beruhen.

Mit dem schwarzen Strich sind die Konvexseiten der Anfangslagen (9<sup>35</sup>) bezeichnet. Die Sprosse sind so horizontal gelegt, daß die Fortsetzung der normalen Kreisbewegung den Sproß bei a aufwärts (von der Papierebene gegen den Beschauer), bei b abwärts bewegen würde.

scheidenden Nachdruck auf die (den Windesprossen eigentümliche) Lateralkomponente. Diese wird als selbständiger Reizvorgang aufgefaßt neben der Vertikalkomponente, dem negativen Geotropismus.

Da meine oben erwähnte Windeauffassung der Lateralgeotropismustheorie wohl am nächsten kommt, seien die Differenzpunkte hervorgehoben:

<sup>1)</sup> Im Grunde wird sie auch von BREMEKAMP (1) trotz einer abweichenden und eigentümlichen Ausdrucksweise (Cyclonastie) vertreten. Auch JOST und v. UBISCH bestätigen in einer nach Drucklegung erschienenen Arbeit die BARANETZKY-ULEHLASCHEN Ergebnisse und Auffassung.

<sup>2)</sup> Ich verwende die Synonyma: Transversalgeotropismus (BARANETZKI) und Horizontalgeotropismus (NOLL) nicht, weil sie mir entbehrlich erscheinen und eine Verwechslungsgefahr mit Plagiotropie-Terminis besteht.

<sup>3)</sup> Hier auch die neuere Literatur sowie ausführlicheres über die verwandten Windetheorien.

1. Scheint es mir zwar möglich aber noch nicht genügend bewiesen, daß die Lateralkomponente der (experimentell feststellbaren) zykligeotropischen Reizbewegung ein gegenüber der Vertikalkomponente selbstständiger Reizprozeß ist.

2. Lege ich größeren Nachdruck auf die Inhärenz der Bewegung, die im Grunde allerdings auch von den Anhängern der Lateralgeotropismustheorie nie bestritten, von den Anhängern der Autonomietheorie — meines Erachtens aber mit Recht — sehr stark betont worden ist.

Die *Überkrümmungstheorie* (GRADMANN [1]). Sie wird bei den Rankenbewegungen besprochen (siehe unten), da GRADMANN hier die entsprechenden Anschauungen im Prinzip ausführlichst begründet hat.

Außer diesen mehr oder minder extremen Theorien sind auch eine Reihe vermittelnder Auffassungen (NIENBURG, BREMEKAMP usw.) aufgestellt worden (Lit. vgl. ULEHLA, GRADMANN, RAWITSCHER, l. c.). Wie oben erwähnt, glaube auch ich, daß eine vermittelnde Auffassung der Wahrheit am nächsten kommt, daß also in jeder Reizlage ein tropistischer (zykligeotropischer) Krümmungsimpuls ausgelöst wird, daß dieser aber inhärent nachwirken kann<sup>1)</sup>.

## 2. Ranken.

*Typus:* Das Kreisen der Cucurbitaceenranken etwa von *Sicyos angulatus*. Der äußere Ablauf des Kreisens entspricht dem Windekreisen (s. S. 211). Nur ist der Sinn des Kreisens auch bei der gleichen Pflanze inkonstant.

Für die Analyse können wir ausgehen von den Untersuchungen GRADMANNS (2 und 5), sowie LINSBAUERS (4), die u. a. den Nachweis enthalten, daß die Kreisbewegungen der Ranken viel regelmäßiger ablaufen, als man bisher annahm — unter der Voraussetzung möglichst gleichmäßiger Außenbedingungen.

Wie beim Windekreisen stehen sich auch hier zwei Theorien gegenüber, eine Autonomie- und eine Tropismustheorie<sup>2)</sup>.

Die *Autonomietheorie* geht auch hier im Grunde auf DARWIN'S Auffassung der Circumnutationen zurück. Auch sie gründet:

a) auf dem inhärenten Weitergehen für einige Zeit nach dem Aufhören eines äußeren Reizes, und

b) auf Schwierigkeiten, den Vorgang tropistisch zu erklären. Da aber neuerdings eigentlich niemand mehr für die Autonomietheorie bei den Ranken eingetreten ist, mag der Hinweis genügen.

Die *Tropismustheorie* ist vor allem von GRADMANN (l. c.) als Über-

<sup>1)</sup> Tropistische Induktion und Inhärenz stehen natürlich auch hier ebensowenig in innerem Widerspruch wie bei dem vielfach als „Epinastie“ angesprochenen positiven Geotropismus plagiotroper Organe. Das können wir an irgendeiner kreisförmig sich bewegenden künstlichen Maschine, etwa einem Pferdekarrussell, uns klarmachen. An diesem Modell wirkt zwar gleichfalls die Antriebskraft, das Pferd, in jedem Punkte der Kreisbahn ein, trotzdem kann die Bewegung eine gewisse Zeit inhärent weitergehen, auch wenn das Pferd ausgeschaltet ist.

<sup>2)</sup> Zusammenstellung der verschiedenen Auffassungen bei GRADMANN (2).

krümmungstheorie ausgebaut worden. Seine Theorie gliedert sich in zwei Hauptpunkte:

a) Jede Krümmung einer Ranke — sei sie tropistischer Natur, sei sie passiv als Lastkrümmung — führt zu einer *Gegenkrümmung*, die (wenigstens bei schwacher Ausgangskrümmung) *stärker ist als diese*. Es ist einleuchtend, daß ein derartiges Organ auf eine einmalige Krümmung, z. B. eine negativ geotropische Aufkrümmung hin mit einer Pendelbewegung, die sich allmählich verstärkt, antwortet.

β) Vollführt eine Ranke — zur Vereinfachung nehmen wir an: mit vertikal stehender Basis — gleichzeitig zwei aufeinander senkrecht laufende *Pendelbewegungen*, so können sie sich zu einer angenähert kreisförmigen Bewegung unter bestimmten Voraussetzungen *addieren*. Diese Voraussetzungen bestehen vor allem darin, daß beide Pendelbewegungen eine Phasendifferenz von  $\frac{1}{4}$  ihres ganzen Weges (hin und her) aufweisen, so daß z. B. die Nord-Süd-Pendelbewegung die Ranke gerade dann in den Zenith führen würde, wenn die Ost-Westbewegung für sich allein gerade den größten Ausschlag nach Osten oder Westen herbeigeführt hätte. Mehrere entsprechende Pendelbewegungen würden sich, wie leicht einzusehen ist, bei entsprechender Gesetzmäßigkeit der Lagebeziehung und Phasendifferenz zu einer immer deutlicher kreisförmigen Bewegung addieren.

*Bewiesen* ist (vor allem durch GRADMANN selbst):

Zu a), daß auf eine einmalige Reizkrümmung hin (z. B. auf eine negativ geotropische Aufkrümmung infolge Horizontallegen) eine *Pendelschwingung* einsetzt. Diese Bewegung findet auch statt, wenn die Ranke nur während der Suszeptionszeit horizontal gelegt ist, und sie ihre geonegative Reaktion bereits mit vertikal stehender Basis ausführt.

Zu β) der Grundgedanke, daß zwei Pendelbewegungen — wenn sie senkrecht aufeinander stehen und wenn sie die geeignete Phasendifferenz besitzen — sich zu einer angenäherten Kreisbewegung addieren. GRADMANN hat dies — abgesehen von seinem mathematischen Nachweis (2) an nichtrankenden Keimlingen und anorganischen Modellen auf der Botanikertagung 1926 (6) überzeugend demonstriert.

*Ungelöste Probleme bzw. Schwierigkeiten* liegen dagegen meines Erachtens für die Überkrümmungstheorie vor. Zu a): Die GRADMANNschen Versuchsprotokolle zeigen keineswegs die geforderte durchschnittliche Steigerung einer einfachen Pendelbewegung. Die Ausgleichkrümmung führt zwar bei den Ranken durchweg weit über die Ruhelage hinaus, vielfach auch weiter als die anfängliche Krümmung; im allgemeinen klingen aber reine Pendelbewegungen nach einer Zeit wieder ab, wenn sie nicht in Kreisbewegungen übergeführt werden.

Zu β): Irgendeine Erklärung, weshalb beim normalen Kreisen zwei oder mehr Phasen sich gerade in den zum Kreisen notwendigen Lage-

beziehungen und Phasendifferenzen kombinieren, ergibt sich aus den GRADMANNschen Versuchen und Anschauungen nicht<sup>1)</sup>.

Beide Schwierigkeiten wären jedoch wohl behoben, wenn der Nachweis gelänge, daß mit einer Pendelbewegung das seitliche Ausbiegen, das zu einer Pendelbewegung senkrecht dazu führt, ähnlich korrelativ verbunden wäre, wie die beiden Bewegungen beim Zylogeotropismus von *Pharbitis hispida*. Doch fehlen hierzu experimentell gesicherte Daten (außer dem Nachweis GRADMANNs, daß Pendelbewegungen in Kreisbewegungen ohne sichtbare Ursache übergehen so daß auf weitere Erörterungen verzichtet sei.

Auch eine Reihe weiterer Rankenprobleme wie die Fünfphasenbewegungen (GRADMANN [3]), die Frage einer Mitwirkung von Torsionen (LINSBAUER [4], GRADMANN [5]) seien hier nur erwähnt, da es nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse nicht sicher ist, ob sie direkt etwas mit Georeaktionen zu tun haben.

## V. Ökologie der Georeaktionen.

Wir haben bisher die Georeaktionen als Einzelercheinungen am Organismus betrachtet, wir haben ihren Verlauf zu analysieren versucht, nach den wirksamen Faktoren gefahndet — kurz wir haben *Kausalanalyse* getrieben.

Es gibt aber bekanntlich noch eine zweite Möglichkeit, eine biologische Erscheinung zu betrachten: die *finale Forschung*, die Ökologie im weitesten Sinne. Sie behandelt eine Reizerscheinung, z. B. eine Georeaktion, in bezug auf das Organismusganze, in bezug auf das Leben des Organismus an seinem natürlichen Standort. Als wichtigstes Gesamtergebnis der ökologischen Forschung können wir buchen, daß sich an den Organismen eine auffallend große Anzahl nützlicher oder „zweckmäßiger“<sup>2)</sup> Einrichtungen vorfindet, d. h. von Einrichtungen, die das Gedeihen des Organismus begünstigen oder ermöglichen. Zur Abrundung unseres Bildes der Georeaktionen sei daher ihre Ökologie kurz behandelt.

Um uns nicht ins Uferlose zu verlieren, sondern um überhaupt einmal einen festen Boden für die ökologische Problematik zu gewinnen, wollen wir uns zunächst auf die Frage beschränken:

<sup>1)</sup> Zur Vergrößerung der Schwierigkeiten trägt auch zweifellos bei, daß — entsprechend den neueren Auseinandersetzungen LINSBAUER (4), GRADMANN (5) — der primäre Reizanlaß solcher Pendelschwingungen sowohl in der Natur wie im Experiment sehr komplexer Natur ist. Hängt z. B. eine Ranke horizontal ohne Unterstützung, so spielen sich bei ihrem Aufrichten zwei Prozesse ab:

a) Ein echter negativer Geotropismus (GRADMANN [5]).

b) Ein autotroper Spannungsausgleich (LINSBAUER [4]) von GRADMANN (5) bestätigt.

<sup>2)</sup> Vgl. S. 240.

Ist die Fähigkeit einer *heutigen* Pflanze, auf einen Reiz mit dieser oder jener Georeaktion zu antworten, für sie nützlich bzw. zweckmäßig?

*Ausgeschaltet* sei — wie ich nachdrücklich betonen möchte — zunächst *jedes phylogenetische Moment*. Ich möchte versuchen, hier eine „reine“ Ökologie zu geben, d. h. rein oder frei von der ferneren Frage, auf welchem Wege wohl die Fähigkeit der zweckmäßigen Georeaktion erworben ist. Infolge der Ausschaltung des phylogenetischen Moments ist es auch kein Gegenargument, daß eine andere Pflanze die betreffende zweckmäßige Einrichtung nicht besitzt.

Auch die — philosophische — Frage nach der „Zweckmäßigkeit“ als Kategorie unseres Anschauungs- und Denkvermögens wird uns nicht beschäftigen. Wir beschränken uns auf die Untersuchung zweckmäßiger Einrichtungen.

Der Verzicht, die Ökologie philosophisch oder phylogenetisch zu fundieren, mag als ein allzu radikaler Verzicht auf große Errungenschaften der letzten Jahrzehnte, als Feigheit oder als Selbstbetrug erscheinen. Trotzdem glaube ich, ein solcher Verzicht ist durchführbar und notwendig.

Durchführbar: Weil sich auch die Anhänger der verschiedensten phylogenetischen und philosophischen Richtungen — praktisch genommen — im allgemeinen sehr wohl einigen können, ob irgendeine Erscheinung, wie z. B. eine Georeaktion — ich erinnere an den positiven Geotropismus einer Keimwurzel — zu den Einrichtungen gehört, welche in der Natur das Gedeihen der Pflanze begünstigen bzw. ermöglichen.

Notwendig: Weil gerade bei den Georeaktionen unsere phylogenetischen Kenntnisse viel schlechter sind als die rein ökologischen (vgl. unten S. 229 ff.).

Die Trennung der ökologischen von der phylogenetischen Fragestellung wird namentlich in folgendem Falle sehr wichtig: GOEBEL (z. B. 1898 S. 16 und 1924) hat großen Nachdruck darauf gelegt, „daß der Faktor, dem ein bestimmtes Verhalten ‚angepaßt ist‘, gar nicht der ist, der es hervorgerufen hat“. Als Beispiel führt GOEBEL die Dorsiventralität der Farnprothallien (Geschlechtsorgane auf der Unterseite) an, eine Dorsiventralität, die bekanntlich durch das Licht bestimmt wird, während der ökologische Nutzen in der größeren Feuchtigkeit der Unterseite (Befruchtung durch Spermatozoide!) liegt. In der Natur fällt fast ausschließlich die beschattete Seite mit der physikalischen Unterseite (auf der sich das Wasser kapillar sammeln kann) zusammen. Diese Koinzidenz der beiden Faktoren: Schatten und Feuchtigkeit, sichert daher praktisch in fast allen Fällen die zweckmäßige Ausnutzung der Dorsiventralität. Für die reine Ökologie ist demnach diese Dorsiventralität eine kaum zu bezweifelnde „zweckmäßige“ Einrichtung. Nur eine phylogenetisch, insbesondere (neo)lamarckistisch orientierte Ökologie kann hier an der „Zweckmäßigkeit“ des Vorganges zweifeln<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Eine Anzahl weiterer Beispiele siehe NEGER S. 16f.

GOEBEL und seine Schüler haben z. B. wiederholt Bedenken geäußert, eine Einrichtung „zweckmäßig“ zu nennen, wenn der Faktor, für den ein bestimmtes Verhalten nützlich erscheint, nicht koinzidiert mit einem, die betreffende Erscheinung kausal bewirkenden Faktor. Ein solches Bedenken scheint mir aber nur dann gerechtfertigt, wenn man in das Wort „zweck-

Auch bei Georeaktionen finden wir analoge Fälle, auf die wir zu sprechen kommen. Die Feststellung irgendwelcher *Kausalbeziehungen* für den Ablauf einer Georeaktion, also z. B. die Feststellung, daß inhärente Symmetrieverhältnisse eine Reaktion richten, besagt weder etwas dafür noch dagegen, daß die betreffende Reaktion für die Pflanze *nützlich* ist.

Die *ökologische Beweisführung* liegt durchweg im argen. Es ist namentlich GOEBELS großes Verdienst, auf die Unhaltbarkeit vieler als „zweckmäßig“ angesehener Erscheinungen hingewiesen und die Notwendigkeit des experimentellen Arbeitens auf dem Gebiet der ökologischen Morphologie betont zu haben. Leider sind wir trotzdem noch vielfach darauf angewiesen, zur Frage, ob eine Georeaktion zweckmäßig ist oder nicht, ohne spezielle Experimente lediglich auf Grund des Reaktionsablaufs am natürlichen Standort Stellung nehmen zu müssen. Daß das ein unbefriedigender Zustand ist, sei hier ausdrücklich betont, da bei der folgenden Einzelanalyse, die nur eine Übersicht über die ganze Frage geben kann, nicht jedesmal auf diesen Mißstand hingewiesen ist.

**Geotropismus.** Für den einfachen Geotropismus liegt in den meisten Fällen die finale Beziehung klar zutage (vgl. z. B. JOST [5] S. 252).

Der positive Geotropismus ermöglicht z. B. einer Hauptwurzel das Eindringen in die Erde auf dem kürzesten Wege und damit die Verankerung und Wasserversorgung<sup>1)</sup>. Der negative Geotropismus des Sprosses schafft umgekehrt den oberirdischen Teilen die Möglichkeit, sich in Licht und Luft zu entfalten, wobei ein vertikal stehender Stamm namentlich bei Bäumen zweifellos die zweckmäßigste statische Anordnung einer tragenden Achse darstellt. In ähnlicher Weise gilt diese zweckmäßige Anordnung für die negativ geotropischen Sporangienträger der Pilze, die Sporogone der Moose usw.

Auch für eine Reihe von Ausnahmen vom geotropischen Verhalten des morphologischen Typus ist der Zusammenhang mit der Funktion meines Erachtens deutlich. So wären z. B. die Atemwurzeln der Mangrovepflanzen nicht in der Lage, ihre Funktion zu erfüllen, wenn sie an Stelle ihres negativen Geotropismus wie normale Wurzeln positiv reagierten<sup>2)</sup>.

Zur Besprechung des positiven Geotropismus von Sproßorganen sei ein umstrittenes Beispiel erwähnt: Die Fruchtstiele der Erdnuß

---

mäßig“ eine lamarckistisch-phylogenetische Vorstellung hineinlegt, eine Vorstellung, die PFLÜGER einmal als „teleologisches Kausalitätsgesetz“ formuliert hat: daß die Ursache jedes Bedürfnisses eines lebenden Wesens zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses sei.

<sup>1)</sup> Dieses Beispiel sei gleichzeitig als *Typus für eine zweckmäßige Georeaktion* bezeichnet.

Den experimentellen Nachweis für die Richtigkeit der finalen Beziehung kann man leicht führen, indem man — etwa einer Keimwurzel — durch ein mechanisches Hindernis die Möglichkeit nimmt, in den Erdboden einzudringen.

<sup>2)</sup> Daß diese Orientierungsbewegung der Atemwurzeln zweckmäßig ist, hat wohl zuerst GOEBEL (3) betont.

*Arachis hypogaea* und einiger anderer „geophiler“ Leguminosen<sup>1)</sup>. Sie führen als schmale — im äußeren Habitus sowie in Wuchsform fast wurzelähnliche — Gebilde die Fruchtanlagen ins Erdreich, wo sie sich zu entwickeln anfangen. Die meisten Untersucher dieses Entwicklungsvorgangs sahen hierin eine zweckmäßige Einrichtung, daß nämlich die junge Frucht vor dem Gefressenwerden geschützt sei. Ein wirklich entscheidendes ökologisches Experiment ist meines Wissens noch nicht angestellt worden<sup>2)</sup>. GOEBELS Bedenken (8) S. 3 Anm. ist daher begründet. Wenn wir allerdings aus unserer ökologischen Betrachtung alle phylogenetische Spekulation verbannen, spricht das von GOEBEL betonte Ergebnis, daß der Erdboden<sup>3)</sup> die normale Fruchtentwicklung auslöst, auch nicht gegen die oben erwähnte (und wohl auf LINNÉ zurückgehende) Annahme des Schutzes der Früchte im Boden.

Auch aus dem speziellen Reaktionsablauf der Geotropismen kennen wir einige ökologisch sehr bedeutsame Daten. Da scheint mir insbesondere die verschiedene *Verteilung der Suszeptionsfähigkeit* bei den im Boden sich vorwärts schiebenden Wurzeln, Koleoptilen usw. einerseits und den oberirdischen Sprossen andererseits auffallend. Die Lokalisation der Suszeption und Reaktion in der Spitze (bzw. den benachbarten Teilen) bewahrt die Wurzel vor dem seitlichen Verschieben durch die basalen Teile (vgl. die Abb. 1 a und 1 b S. 120). Gerade bei der Wurzel müßte eine Verteilung der Suszeptionsfähigkeit und Reaktionsfähigkeit auf weite Strecken der Achse zu einer langanhaltenden Störung des Spitzenwachstums führen, da die Ablenkung der basalen Teile durch Steine usw. in diesem Falle eine langanhaltende Aussendung geotropischer Impulse erzeugen würde. Eine nachträgliche Ablenkung der Wurzelspitze durch Krümmungsimpulse der basalen Teile muß aber sowohl das Eindringen der Spitze zwischen den Erdpartikelchen wie das Anschmiegen der Wurzel an diese erschweren. Daß ferner das Anschmiegen der Wurzel für die Wasseraufnahme und das Verankern — die beiden Hauptfunktionen der Wurzel — höchst bedeutsam ist, liegt auf der Hand<sup>4)</sup>.

Bei den *Sprossen* ist dagegen die Verteilung der Geosuszeption auf den ausgedehnten wachstumsfähigen Achsteil nicht nachteilig, sondern

<sup>1)</sup> THEUNE, SCHMUCKER. Genau genommen, handelt es sich um einen Wechselgeotropismus, da der Fruchtsiel zeitweise plagiogeotrop reagiert.

<sup>2)</sup> Etwa die Feststellung am natürlichen Standort, wieviel Früchte prozentual bei oberflächlicher Lagerung und wieviel bei Lagerung unter der Erde dem Tierfraß entrinnen und keimfähige Nachkommen liefern. (*Arachis hypogaea* selbst ist bisher noch nicht wild beobachtet!)

<sup>3)</sup> Oder für *Arachis* genauer die Mineralsalz-, insbesondere die Kaliumsalzwirkung.

<sup>4)</sup> Einen Nachteil einer etwaigen nachträglichen Verschiebung der Wurzel, nämlich das Zerreißen der Wurzelhaare, kann man übrigens experimentell jederzeit nachweisen.

sogar sehr vorteilhaft. Das Suszeptions- und Reaktionsvermögen der mehr basalwärts gelegenen Teile verschiebt zwar auch hier die wachsende Spitze usw. beim geotropischen Aufkrümmen erheblich seitwärts (Abb. 1b). Doch bedeutet dies im Gegensatz zur Wurzel keineswegs einen Nachteil, sondern den Vorzug der Wiederherstellung der günstigsten statischen Lage für die Hauptachse.

Eine andere zweckmäßige Einrichtung sehe ich in der *Lokalisation der geotropischen Reaktion* auf die *Gelenke an orthotropen Sprossen*, z. B. bei Gräsern und *Galeopsis Tetrahit*. GOEBEL (8) hat eine große Reihe von solchen Gelenken ontogenetisch untersucht und festgestellt, daß es sich durchweg um Achsenteile handelt, die zuletzt fertiggestellt werden bzw. nie den Dauerzustand erreichen. Diese Kausalanalyse ist meines Erachtens auch hier wieder kein Gegenargument gegen die finale Deutung der Gelenke, z. B. von BRIQUET, BARTH und LEHMANN: daß nämlich die Gelenkbildung in diesen Fällen eine sehr *zweckmäßige Arbeitsteilung* ist zwischen den ausgewachsenen mechanisch kräftigen (und doch sparsam aufgebauten) Internodien und den noch embryonalen, zur geotropischen Reaktion fähigen, meist massigeren Knoten<sup>1)</sup>.

Hinsichtlich des quantitativen Ablaufs der geotropischen Reaktion ist wiederholt (u. a. von PFEFFER) darauf hingewiesen worden, daß die verhältnismäßig *hohe Präsentationszeit* sehr zweckmäßig für geotropisch reagierende Organe ist. So werden geotropische Prozesse nicht durch jede vorübergehende Lageveränderung, z. B. infolge eines Windstoßes, ausgelöst.

**Geomorphosen.** Die zweckmäßige Anordnung von Sprossen auf der Oberseite und von Wurzeln auf der Unterseite an horizontal liegenden Achsen entspricht den oben geschilderten Lebensbedingungen dieser beiden Organe so weitgehend, daß wir hier auf eine weitere Diskussion verzichten können. Ein experimenteller Beleg läßt sich

<sup>1)</sup> GOEBEL (8) S. 102 hat Zweifel ausgesprochen, ob Gelenke an natürlichen Standorten zur geotropischen Reaktion ausgiebig verwendet würden. Ich kann diese Verwendung bestätigen: An den natürlichsten Standorten unserer Trockengräser, in kaum kulturbedürftigen Xerobrometen, stellte ich für fruchtende Halme von Trockengräsern folgende durchschnittliche geotropische Aufkrümmungen fest (Aufnahme am Südhang des Wutachtals, südl. Blumegg, 15. 9. 26, Hangneigung 15°—25°).

*Bromus erectus* (die beiden untersten wohlentwickelten Knoten zus.): 64°  
*Festuca ovina ssp. duriuscula* „ „ „ „ : 57°  
 Dabei standen die Halme keineswegs lotrecht, sondern waren durchschnittlich 20° vom Hang weg geneigt. Die starke geotropische Aufkrümmung ist vielleicht zum Teil ähnlich zu erklären wie die entsprechende Aufkrümmung der Baumstämme an Hängen: die Fließbewegung des Bodens neigt die jungen Sproßachsen talwärts und diese Neigung wird in den noch wachstumsfähigen Teilen durch den Geotropismus ausgeglichen.



leicht erbringen durch Umkehr eines horizontal auf den Erdboden gelegten Weidensprosses, der seine Wurzeln nach abwärts und seine Sprosse nach aufwärts gebildet hat. Am natürlichen Standort, z. B. Bachrändern, bewurzeln sich Weidenzweige, wie man vielfach beobachten kann, auf diese Weise auch recht häufig.

Bei den Heterotrophien ist namentlich die *Hypotrophie der Fichte* auf ihre ökologische Bedeutung eingehender untersucht worden. Das Rotholz der Unterseite ist wesentlich druckfester, das Weißholz der Oberseite zugfester (SONNTAG); beide Eigenschaften erschweren natürlich das Brechen eines Astes. Auch die Querschnittverbreiterung in vertikaler Richtung wirkt dahin. Die Brettwurzeln (S. 161 Abb. 10 a) sind schon wiederholt mit den Strebepfeilern der Baukunst, z. B. an gothischen Domen verglichen worden<sup>1)</sup>. Schließlich sei noch als eine höchst ausgeprägte zweckmäßige Einrichtung das Stemmorgan der Cucurbitaceensamen angeführt; seine Funktion ist unzweifelhaft, die Schale zu spalten und das Keimpflänzchen im Zusammenhang mit dem Geotropismus der Wurzel herauszuziehen.

**Geotorsionen.** Bei dorsiventralen Organen scheint der Geotorsionsnutzen klar zu liegen, da er z. B. Blätter stets wieder in die normale Lage (morphologische Oberseite nach oben) zurückführt. Ökologische Experimente wären allerdings erwünscht. Insbesondere müßten ausreichende ernährungsphysiologische Untersuchungen zeigen, welcher Vorteil etwa der normalen Blattlagerung zukommt.

**Geotonus.** Hier stoßen wir wohl zuerst auf eine größere Gruppe von Georeaktionen, bei der es recht schwierig ist, eine zweckmäßige Bedeutung zu erkennen. Lediglich für die geotonische Hemmung einer geotropischen Wurzelkrümmung durch die normale Ruhelage scheint mir der Zweckmäßigkeitsnachweis gegeben, da dieser geotonische Reiz ein überflüssiges Pendeln abbremst; umgekehrt erleichtert die geotonische Förderung der geotropischen Krümmung in der Inverslage<sup>2)</sup> das Einnehmen der normalen Ruhelage.

**Geotaxis.** In einigen gut untersuchten Fällen scheint hier eine ökologische Deutung zulässig. So spricht NAUMANN wohl mit Recht die positive Geotaxis von *Euglena sanguinea* als zweckmäßige Reaktion an, da der Flagellat mit ihrer Hilfe bei bewegtem Wasser aus dem Oberflächenhäutchen flüchtet. Ganz allgemein genommen, ist es überhaupt wahrscheinlich, daß die auf Taxien beruhende Niveaubildung eine zweckmäßige Einrichtung ist, doch fehlen — namentlich für die Geotaxis — meist ausreichende Untersuchungen.

<sup>1)</sup> Über die Ökologie vgl. HABERLANDT (8).

<sup>2)</sup> Bei Keimlingen kann man stark aus der Ruhelage abgelenkte Wurzeln reichlich beobachten.

**Plagiogeotropismus.** Die Ökologie des Plagiogeotropismus schließt sich eng an die besprochene Ökologie der reinen Geotropismen an. Er ermöglicht — allerdings im Zusammenspiel mit anderen tropistischen und nastischen Bewegungen — die Ausnutzung des Luftraumes und des Erdreiches durch die Krone und das Wurzelsystem der Pflanze. Auch das Fehlen eines Plagiotropismus bei Nebenwurzeln höheren Grades, welche fast ausschließlich durch Hydrotropismus dirigiert werden, ist gleichfalls eine unverkennbar zweckmäßige Einrichtung.

In vielen Fällen dürfte ferner die bestimmte Winkellage, die für das betreffende Organ charakteristisch ist, eine ökologische Bedeutung besitzen. So entspricht die im allgemeinen schräg aufwärts gerichtete Lage der Seitenzweige, die angenähert horizontale Lage der Ausläufer und Rhizome, die schräg abwärts gerichtete Lage der Nebenwurzeln zweifellos ihrer Funktion. Im einzelnen stehen hier allerdings noch sehr viele Fragen offen und man wird sich vor voreiligen Schlüssen hüten müssen.

Die in der Kultur entstandenen Trauerformen sind pathologische Abweichungen des plagiotropen Wuchses (Überwiegen des positiven Geotropismus). Es dürfte sich hier um eine für die Pflanze des natürlichen Standorts höchst unzweckmäßige Einrichtung handeln.

Die *Veränderungen* der plagiotropen Gleichgewichtslage auf Reize hin sind vielfach — durchaus nicht immer — unverkennbare zweckmäßige Reaktionen. Ich erinnere:

an die Senkung plagiotroper Rhizome auf einen tonischen Lichtreiz, der die weiterwachsenden Rhizome im Erdreich festhält,

an das entsprechende Aufrichten plagiotroper Sprosse bei Beschattung,

an die Änderung des Gleichgewichtswinkels von Nebenwurzeln entsprechend dem Feuchtigkeitsgehalt des Bodens (Kiefern bilden so im Moorboden ein flaches Wurzelsystem und im Sandboden eine tiefgehende Pfahlwurzel aus),

an den Ersatz der verloren gegangenen Hauptachse durch eine orthotrop werdende Nebenwurzel oder einen Seitenast usw.

Auch die Senkung vieler Organe mit sinkender Temperatur („Psychroklinie“) bzw. der Spalierwuchs alpiner und arktischer Pflanzen dürfte als eine — sit venia verbo — „Schutz“einrichtung gegen winterliche Schädigung sein. Im speziellen gegen welche Schädigung sich die Pflanzen durch ihre „psychrokline“ Senkung, bzw. durch dauernd der Horizontalen genäherten plagiotropen Wuchs schützen, ob gegen eine übermäßige Transpiration, eine allzu große Schneebelastung usw. (VÖCHTING [7] und LIDFORSS), ist allerdings noch eine offene Frage, die vielleicht auch für verschiedene Pflanzen verschieden zu lösen sein wird.

### **Wechselgeotropismen.**

Diese besonders auffälligen Georeaktionen wie die floralen und die nyktinastischen Bewegungen haben von jeher sehr zu ökologischen Deu-

tungen herausgefordert. Aber gerade sie bereiten der kritischen Analyse fast die größten Schwierigkeiten unter allen Georeaktionen. Namentlich GOEBEL (u. a. 1924) hat auf diese Schwierigkeiten mit Nachdruck aufmerksam gemacht.

a) **Florale Bewegungen** der durch Insekten bestäubten Blüten<sup>1)</sup>. Am wahrscheinlichsten scheint mir auch heute noch zu sein, daß die Blütenbewegungen in ihrer überwiegenden Mehrheit eine für den Bestäubungsakt höchst zweckmäßige Einrichtung sind. Trotz der großen Mannigfaltigkeit im einzelnen dürfte doch eine allgemeine ökologische Formulierung möglich sein: Durch die floralen Bewegungen wird der Zweck erreicht, daß die der Bestäubung dienenden Organe in eine Lage kommen, welche die Bestäubung erleichtert, während die übrigen Organe (die mindestens vorübergehend) nicht für die Bestäubung in Frage kommen, durch solche Bewegungen „aus dem Weg“ geschafft werden. Dazu treten noch die zahlreichen — aus jeder blütenökologischen Darstellung zu ersehenden Spezialeinrichtungen, wie die Herkogamie, die Begünstigung der Samenverbreitung usw., deren Besprechung wir uns versagen müssen.

GOEBEL hat aber mit Recht darauf hingewiesen, daß fast durchweg ausreichende Experimente für diese Deutungen fehlen und auch manche Einzelfälle von Mißdeutung vorgekommen sind. Es müßte beispielsweise einmal an einem großen Blütenmaterial untersucht werden, wie der Fruchtsatz ausfällt, wenn die Georeaktionen (*ceteris paribus*) unterbunden werden. Ich bezweifle, wie erwähnt, nicht, daß die Mehrzahl solcher Experimente bei technisch ausreichender Durchführung eine ökologische Deutung der Blütenbewegungen ermöglichen wird. Da aber nun einmal wegen dieser fehlenden Experimente Bedenken entstanden sind, sei wegen der Einzelbeispiele auf GOEBEL (8) verwiesen. Die Erkenntnis des Kausalzusammenhangs der heutigen Blütenbewegungen und der hier wirksamen Faktoren, eine Kenntnis, die wir in Fortsetzung der VÖCHTINGSchen Experimente weitgehend GOEBEL und seiner Schule verdanken, kann natürlich meines Erachtens auch hier wieder kein Gegenargument liefern gegen irgendeine rein ökologische Feststellung.

Für die Keimungsfähigkeit der Samen ist es nach Experimenten von TROLL (2) belanglos, in welcher — etwa durch den Wechselgeotropismus bedingten — Lage, die jungen Samen heranreifen. Dieses ökologische Experiment spricht aber natürlich nicht dagegen, daß die Wechselgeotro-

<sup>1)</sup> Wind- usw. bestäubte Blüten scheiden hier zur Vereinfachung der Darstellung aus. Um ohne allzu breite Darstellung auch etwaigen kritischen Zweifeln zu begegnen, sei betont, daß diese allgemeine Formulierung u. a. auch für den angegebenen Typus, die präfloralen Bewegungen der Mohnblüten gilt. Außerdem wäre es wohl einmal experimentell zu prüfen, ob nicht eine geotropisch abwärts gekrümmte Mohnknospe viel schwerer (z. B. durch Wind) geknickt wird als eine Knospe mit geradem Stiel.

pismen überhaupt einen Nutzen z. B. hinsichtlich der Bestäubung, Samenverbreitung usw. haben. Auch TROLL nimmt ja wohl einen solchen Nutzen an (z. B. [1] S. 201).

**b) Schlafbewegungen.** Für die Schlafbewegungen ist es mit der Fundierung der ökologischen Deutung schlecht bestellt. Die normale Tagstellung der Blätter stellt zwar, wie schon wiederholt ausgeführt wurde, eine besonders günstige Ausnutzung der Assimilationsmöglichkeiten dar. Das Problem der Schlafbewegungsökologie liegt daher in der Frage nach dem Nutzen der Nachtstellung (bzw. der Tagesschlafstellung). Am meisten Wahrscheinlichkeit hat wohl immer noch die Annahme von STAHL (2), daß die Nachtstellung einen Schutz gegen Verstopfung der Spaltöffnungen infolge von Taubildung darstelle. STAHL weist darauf hin, daß sich die Pflanzen mit Schlafbewegungen in Ländern (Tropen) und an Orten mit starker Taubildung auch besonders häufig finden. ERBAN hat des weiteren gezeigt, daß die spaltöffnungsreichen Blatteile vorzugsweise durch Schlafbewegungen gedeckt werden. Im übrigen sei auf die kritische Besprechung der Theorien bei GOEBEL (8) und NUERNBERGK verwiesen.

**Winde- und Rankepflanzen.** Dagegen gehört das Kreisen der Winde- und Rankenpflanzen zu den ökologisch wohl eindeutigen Erscheinungen. Es ermöglicht ja der Pflanze mit der Stütze in Berührung zu kommen. Die Richtungskonstanz des Windekreisens bringt GRADMANN (1) in Verbindung mit einer Gefahrverminderung, daß die Pflanze sich wieder von der Stütze abrollt. Eine unregelmäßige Kreisbahn, wie sie namentlich im Freien durch Einwirkung von Wind und Wetter hervorgerufen wird, erhöht selbstverständlich die Möglichkeit für eine Winde- oder Rankenpflanze, mit einer Stütze in Berührung zu kommen.

## VI. Die Phylogenie der Georeaktionen.

Unsere Kenntnisse hierüber sind so gering, daß ich ohne die so häufige Problemverschlingung mit der Ökologie und Systematik der Georeaktionen ganz auf eine Diskussion der Phylogenie verzichtet hätte. Es mögen mir übrigens auch in der arg zerstreuten paläobotanischen Literatur einige Daten entgangen sein. Reine Hypothesen, wie die wiederholt angeführte Vermutung (z. B. PFEFFER [6], S. 124), daß die Längskraft allmählich im Verlauf der Phylogenie die Polarität der Blütenpflanzen geschaffen habe, habe ich nicht aufgenommen.

### A. Der historische Ablauf der Georeaktions-Phylogenie.

Da wir von der heute gesicherten Tatsache ausgehen können, daß die Pflanzenwelt sich entwickelt hat, ist es wenigstens überhaupt erlaubt, eine Phylogenie der Georeaktionen anzunehmen. Grundlage unserer physiologisch phylogenetischen Überlegung ist selbstverständlich die Phylogenie der Pflanzenform. Die große Linie der

phyletischen Morphogenese in der uns hauptsächlich interessierenden (Angiospermen-) Reihe dürfte sich heutzutage folgendermaßen darstellen lassen.

	Erdperioden	Absolutes Alter in Mill. Jahre <sup>1)</sup>
Stadium der niederen Thallophyten (Faden-Algen bzw. Cyanophyceen-Form)	Archaikum- Präkambrium	1500—1000
Stadium der höheren Thallophyten (Tange: Massiges Zellgewebe)	Kambrium- Silur	1000—500
Stadium einfach organisierter Pteridophyten (Psilophytenform)	Silur-Devon	500—200
Stadium der Samenpflanzen (Als Endstadium: Der Angiospermentyp)	Karbon- Jetzeit	200—0

Viel mehr können wir allerdings nach den heute bekannten Belegen über die Hauptstufen der phyletischen Morphogenese nicht aussagen, wenn wir uns auf gesicherte Daten verlassen wollen. Und schon damit sind selbstverständlich unseren phylogenetischen Betrachtungen sehr enge Grenzen gezogen.

*Geotropismus.* Einigermaßen sichere Angaben über Georeaktionen besitzen wir erst für die Ur-Landpflanzen, die Psilophyten, insbesondere die Rhyniaceen aus dem Mitteldevon. Die Stämmchen der oberirdischen Triebe von *Rhynia* wuchsen lotrecht und parallel, wie KIDSTON und LANG an den in natürlicher Stellung verkieselten Resten nachweisen konnten. Ich glaube, man kann kaum bezweifeln, daß diese lotrechte Stellung auf einen negativen Geotropismus zurückgeht. Auch der horizontale Wuchs der Psilophytenrhizome spricht für einen Plagiogeotropismus. Positiver Geotropismus läßt sich dagegen für diese wurzellosen Organismen nicht nachweisen. Die Rhizoide wachsen, soweit ich für eine größere Anzahl von *Rhynia*- und *Asteroxylon*-Rhizoiden an den mir verfügbaren Schlifften feststellen konnte, ohne eine gesetzmäßige Lagebeziehung zur Gesteinsschichtung.

Über die Entstehung dieses Rhyniaceengeotropismus können wir

<sup>1)</sup> Nach HENNIG und BORN. Für die Gesamtfrage der phylogenetischen Daten sei auf PIA und SCOTT, sowie die dort zitierte Literatur verwiesen. Die Einreihung der Hauptentwicklungsstadien in bestimmte Erdperioden, sowie die nur sehr rohe Schätzung des absoluten Alters bedeuten zur Zeit natürlich lediglich einen ungefähren Anhaltspunkt, welche Zeiträume für die Entstehung der einzelnen Gruppen etwa in Frage kommen. Änderungen von Einzelheiten (bei tiefergehender Kenntnis dürften sich die Spuren der angegebenen Entwicklungsstadien noch weiter rückwärts verfolgen lassen) sind aber für unsere Frage wohl belanglos, da wir damit rechnen können, daß wenigstens die relative Reihenfolge der Entwicklung richtig erkannt ist.

nur recht hypothetische Vermutungen aufstellen. Die tangähnlichen Vorfahren der Psilophyten dürften ziemlich sicher in die Gruppe der „höheren“ Grünalgen einzureihen sein, also in eine Gruppe, in der sich auch heute Geotropismus nachweisen läßt. Diese „höheren“ Grünalgen wie Siphonales und Charophyten haben auch heute hinsichtlich des Geotropismus (noch?) nicht die Spezialisationshöhe etwa der Angiospermen erreicht. Ihre Reaktionen sind erheblich träger. (Unter der Voraussetzung der Geosuszeption durch Statolithenstärke) fehlt den Grünalgen auch noch die „Errungenschaft“ eines spezifischen Suszeptionsorgans in Form der Statolithenstärke (vgl. auch GIESENHAGEN). Da andererseits die „niederer“ Grünalgen (z. B. die Ulotrichales) kein geotropisches Reaktionsvermögen besitzen, besteht eine gewisse Wahrscheinlichkeit, daß der Geotropismus auf dem Tangstadium erworben worden ist.

Ob der Geotropismus der Braunalgen und der Pilze zusammen mit dem der Grünalgen monophyletisch oder polyphyletisch entstanden ist, ist bei der Unsicherheit über die Stammesgeschichte dieser beiden Gruppen nicht zu entscheiden. Ein gewisser Hinweis auf eine monophyletische Entstehung des Geotropismus liegt wohl darin, daß anscheinend den auch sonst recht isolierten Rotalgen die geotropische Reaktionsfähigkeit abgeht.

*Geotaxis.* Völlig ungeklärt sind die phylogenetischen Beziehungen zur Geotaxis. Sie sind um so ungeklärter, je weniger sicher wir sagen können, ob die Flagellaten einen primitiven oder abgeleiteten Zustand darstellen. Ein gewisser Anhaltspunkt könnte sich vielleicht einmal aus einer Untersuchung des ontogenetischen Zusammenhanges zwischen Geotropismus und Geotaxis (z. B. bei *Vaucheria*) ergeben. Sehr auffällig ist, daß die „niederer“ Grünalgen wie die Ulotrichales (bzw. ihre Schwärmer) wohl geotaktisch — nicht aber geotropisch — reagieren können.

Nicht aussichtslos dürfte es sein, die Phylogenie der *Morphosen* am fossilen Material zu untersuchen. Heute fehlen aber noch alle für unsere Zwecke verwertbaren Daten. Die Geomorphosen beschränken sich (wenigstens in ihrer typischen Ausgestaltung) fast ganz auf die Phanerogamen; diese Tatsache würde auf ein verhältnismäßig junges Datum der Entstehung schließen lassen.

*Geotonus* wird sich wohl nie fossil nachweisen lassen. Da er aber in den verschiedensten Gruppen, die geotropisch reagieren, auftritt, könnte er eine sehr alte Erscheinung sein. Für die gelegentlich geäußerte Vermutung, der Geotonus sei der Ausgangspunkt für Geotropismus, wäre es sehr interessant festzustellen, ob es Organismen gibt, die geotonisch aber nicht geotropisch reagieren.

*Wechselgeotropismen* gehen vermutlich so weit zurück wie der Plagiogeotropismus. In hoch spezialisierter Form sind die Wechselgeotropismen jedoch fast ganz auf die Angiospermen beschränkt. Typische

Schlafbewegungen zeigen außer den Angiospermenblättern und -sprossen nur manche *Marsilia*-Blätter<sup>1)</sup>. Es scheint mir nicht ganz ausgeschlossen, daß dieser physiologischen Übereinstimmung irgendeine phylogenetische Beziehung zugrunde liegt.

*Winde- und Rankenbewegungen* finden wir außer bei den Angiospermen auch bei den Farnen. Schon aus dem Karbon sind Kletterfarne bekannt (GOTHAN), doch ist die Physiologie des Klettervorgangs noch keineswegs geklärt.

### B. Die richtenden Faktoren der Georeaktions-Phylogenie.

Bei den heutigen spärlichen Angaben über den *Weg* der Georeaktionsphylogenie ist es erheblich verfrüht, phylogenetische Hypothesen aufzustellen, welche *Faktoren* die Pflanzen im einzelnen wohl veranlaßt haben mögen, diesen oder jenen phylogenetischen Weg einzuschlagen.

Die physiologische Phylogenetik ist hierin ja noch viel schlechter daran, als die morphologische Phylogenetik<sup>2)</sup>. Nur soviel können wir wohl über die richtenden Faktoren sagen: Bei den heutigen Pflanzen, insbesondere den Angiospermen, finden wir eine außerordentliche Häufung von zweckmäßigen Einrichtungen, die zu einem früheren Zeitpunkt noch nicht existiert hatten. Es ist denkwidrig, daß diese Häufung zweckmäßiger Einrichtungen überhaupt ohne einen richtenden Faktor<sup>3)</sup> entstanden ist. Wir müssen aber den Mut haben anzuerkennen, daß die Georeaktionen selbst über die Natur dieses Faktors nichts aussagen können.

Werfen wir noch einmal **zusammenfassend** den Blick zurück auf die **Gesamtheit der Geo-Reaktionserscheinungen**<sup>4)</sup>. Da können wir als positives Forschungsergebnis buchen, daß es wenigstens an einigen Punkten geglückt ist, den Schleier zu lüften, der über dem Geheimnis ruht, wie sich die Pflanze als Antwort auf Reize umbildet. Wir fanden einen recht komplizierten Vorgang. Nicht nur äußerlich durch die sehr verschiedene Antwortform der Pflanze auf den einen Reiz: die Schwerkraft; sondern auch durch den inneren Ablauf dieses Reizvorganges, die zahlreichen Glieder der Reizreaktionskette.

Wir sehen aber auch, daß trotz dieser Komplikationen streng kau-

<sup>1)</sup> Die neuentdeckte (THOMAS) jurassische „Angiospermen“-gruppe der *Caytoniales* zeigt sowohl in ihrer Laubblatt- wie in ihrer Sporophyllmorphologie erhebliche Anklänge an *Marsilia*-Blätter bzw. Sporokarpe!

<sup>2)</sup> Man vergleiche etwa die unendlich reicheren Daten über den Weg der Holzphylogenie!

<sup>3)</sup> Den wir uns je nach unserer sonstigen darwinistischen, lamarckistischen oder deistischen Lebensauffassung als Naturauslese, als eine Bedürfnis-befriedigende oder sonstwie schöpferisch tätige Kraft denken können.

<sup>4)</sup> Zusammenfassungen über Einzeltatsachen vgl. S. 148, 158, 206 u. 216.

sale Beziehungen — die Grundlage für jedes naturwissenschaftliche Experiment — zwischen den Gliedern dieser Reizreaktionskette bestehen, ja, wir können diese Kausalbeziehungen sogar vereinzelt quantitativ erfassen: im Reizmengengesetz. Dieses Reizmengengesetz hat für die pflanzliche Reizphysiologie die gleiche Bedeutung wie der Satz von der Unzerstörbarkeit der Energie für die Physik. Seine Bedeutung wird nicht herabgemindert durch die Ausnahmen. Im Gegenteil, gerade weil es gelungen ist, einzelne dieser Ausnahmen selbst wieder zu analysieren, sie auf komplizierende Zusatzprozesse (Längskraftwirkungen, Gegenreaktionen usw.) zurückzuführen, gerade deshalb dürfen wir um so mehr hoffen, in die Geheimnisse des unendlich mannigfaltigen Lebens immer tiefer eindringen zu können.

Wir sind erst ein ganz kleines Stück eingedrungen. Das müssen wir uns rückhaltlos gestehen. Viel zahlreicher als die Antworten, die wir geben können, sind die offenen Fragen!

Es war auch mein Hauptbestreben, diese Grenze zwischen dem relativ kleinen Bestand unserer Kenntnisse und dem großen Rest des Unbekannten keineswegs zu verkleistern, sondern lediglich die positiven Funde aus den so sehr divergierenden Strömen der physiologischen Forschung zu sammeln, von allem Beiwerk zu sichten und zu ordnen.

Vor allem eines wollen wir aber nicht übersehen: Gerade die großen Schwierigkeiten, mit denen die Georeaktionsforschung zu kämpfen hatte, haben auch den Grundstein gelegt für die überragende Bedeutung der Georeaktionsforschung in der Geschichte der Pflanzenphysiologie. Nur zwei Beispiele! Gerade weil der Schwerereiz experimentell nicht so leicht wie etwa der Lichtreiz zu handhaben ist, wurde KNIGHT zu seinen Versuchen, die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft zu ersetzen, gezwungen — zu Versuchen, die zum Ausgangspunkt für die gesamte experimentelle Reizphysiologie der Pflanze geworden sind. Gerade weil es so außerordentlich nahelag, den positiven Geotropismus der Wurzeln als ein passives Herabsinken zu deuten, wurde dieser positive Geotropismus zum Geburtshelfer für eine grundlegende Begriffsklärung: Aus dem sich gegenseitig fördernden Streite materialistischer<sup>1)</sup> und vitalistischer<sup>2)</sup> Auffassung um den positiven Geotropismus wurde die Fundamentalerkenntnis geboren, daß die Reizvorgänge auch bei der Pflanze Auslösungsprozesse sind.

Die vielen jetzt noch offenen Fragen bei den Georeaktionen, die großen Auffassungsgegensätze, sind darum kein Grund zur Resignation, sondern eine Bürgschaft für die Zukunft.

<sup>1)</sup> (HOFMEISTER), SACHS, DE VRIES.

<sup>2)</sup> FRANK (vgl. z. B. [3] S. 85: „Gravitation und Licht sind nicht die Erreger jener Wachstumsform, sondern die Pflanze bedient sich ihrer nur als Merkmale, an denen sie abmißt, wieviel sie noch zu leisten hat, bis das durch Wachstum zu richtende Glied seine vorteilhafteste Lage erreicht hat“).



## VII. Definitionen-Übersicht.

Hauptzweck der nachfolgenden Definitionen ist es, den Begriffsumfang zu kennzeichnen, innerhalb dessen ich die betreffenden Ausdrücke verwende. Das scheint mir zur Verminderung der Mißverständnisse notwendig. Gegenüber diesem Hauptzweck ist die spezielle Formulierung — wie ich auch hier ausdrücklich betonen möchte — eine Frage zweiten Ranges. Ich habe mich zwar bemüht, Formulierungen zu finden, bei denen Tradition und logisches Systematisierungsbestreben einen erträglichen Kompromiß schließen. Nach wie vor gebe ich aber zu (vgl. ZIMMERMANN [4]), daß auch andere Begriffsabgrenzungen bei geeigneter Definition durchaus möglich (und sicher auch oft geeigneter) sein könnten. Nur eines scheint mir heute auch in der botanischen Reizphysiologie nicht mehr möglich, daß man Ausdrücke wie Turgordruck, Epinastie<sup>1)</sup> usw. für zwei, drei oder mehr Begriffe verwendet, ohne im Einzelfalle zu sagen, welchen Begriff man mit dem betreffenden Ausdruck verbindet.

Die begriffliche Arbeit ist für uns Biologen ein rein technisches Problem. Es besteht aber keine Veranlassung, sie minder exakt zu erledigen als die experimentell-technische Arbeit. Daß wir von einer wirklich befriedigenden Lösung der begriffstechnischen Aufgaben in der botanischen Reizphysiologie noch weit entfernt sind, scheint mir sicher. Auch die folgenden Definitionen können höchstens einen Beitrag dazu liefern, über den wir hinauskommen werden.

**aitionomes** Geschehen: während des individuellen Lebens induziertes Geschehen. Gegensatz: autonomes Geschehen (vgl. induziertes Geschehen).

**Anisophyllie**: siehe Geoanisophyllie unter Geomorphose (vgl. auch S. 162).

**autonomes** Geschehen (Synonym: endonomes Geschehen nach JOST 1923): ein Geschehen, das sich abspielt bei voller Konstanz der Außen-

<sup>1)</sup> Für Epinastie sind z. B. heute noch mindestens drei Definitionen zur Auswahl im Gebrauch, nämlich:

1. Als Reizbewegung, ausgelöst durch diffuse Reize (z. B. vertreten durch Reizphysiologen, die die Verwendung des intermittierenden Klinostaten anstelle eines normal rotierenden zum Nastie-Nachweis für notwendig halten);
2. als Reizbewegung, gerichtet durch inhärente Symmetrie der Pflanze;
3. als Reizbewegung, gerichtet durch autonome Symmetrie der Pflanze (vgl. ZIMMERMANN [2] S. 404 ff.).

Je nach den verschiedenen (meist unausgesprochenen) Definitionen werden dann die fraglichen Krümmungen in ganz verschiedene Begriffe eingereiht, was wiederum chronische (bei der Epinastiefrage seit der Debatte FRANK-DE VRIES über 50 Jahre währende) Streitigkeiten erzeugt. Ähnlich steht es mit der Verwendung des Ausdruckes „Turgordruck“ (vgl. URSPRUNG und BLUM [1]). Nur hat sich hier wenigstens in den letzten Jahren die Auffassung von der Notwendigkeit einer Begriffsreinigung allgemein durchgesetzt, während diese Notwendigkeit in den reizphysiologischen Fragen trotz der Begriffsverwirrung vielfach noch nicht einmal anerkannt wird.

bedingungen während des ganzen individuellen Lebens der betreffenden Pflanze vom Entwicklungsbeginn der Eizelle oder einer entsprechenden Keimzelle an und ohne richtende Wirkung eines Außenfaktors<sup>1)</sup> (siehe S. 118) (vgl. auch aitionomes, inhärentes und induziertes Geschehen).

**Autotropismus** (= Rektipetalität nach VÖCHTING, 1882): Reizvorgänge, welche ein Pflanzenorgan befähigen (auch unter Ausschluß eines äußeren richtenden Reizes) geradlinig zu wachsen und eine beliebig induzierte Krümmung wieder auszugleichen.

(Vergleiche S. 146: Letzte Phase der geotropischen Reizreaktionskette.) Die vorliegende „Autotropismus“-definition ist — theoretisch — etwas enger als die PFEFFERSche ([5] S. 19) wegen des Nachdruckes auf den Krümmungsausgleich. Praktisch umfaßt sie aber wohl alle Vorgänge, die man heute üblicherweise als Autotropismus bezeichnet; formell deckt sich mein Begriff des Autotropismus mit dem des Autoorthotropismus von CZAPEK ([1] S. 312).

**Auxesis:** siehe Geo-Auxesis unter Geomorphose; vgl. auch S. 160.

**Barymorphose** = Geomorphose<sup>2)</sup>.

**Circum-Nutation** siehe S. 217.

**Dia-Geotropismus:** siehe unter Plagio-Geotropismus.

**dorsiventrale Organe:** siehe unter Symmetrie.

**endonomes Geschehen** = autonomes Geschehen.

**End-Reaktion:** die unmittelbar sichtbaren Schluß-Glieder einer Reiz-Reaktionskette.

**Entfaltungsbewegung:** (meist autonom gerichtete) Bewegung, die ein junges Organ bei seiner Entfaltung aus der Knospenlage ausführt.

**Epinastie:** siehe Nastie.

**Epitrophie:** siehe Geo-Trophie (unter Geo-Reaktionen).

**Erregung** (= Induktion nach MAILLEFER und JOST): die erste „biotische“ (also derzeit nicht als physikalischer oder chemischer Prozeß analysierbare) Antwort der Pflanze innerhalb einer Reiz-Reaktionskette.

**formativer Reiz:** vgl. PFEFFER (1904, S. 85).

**Geo-:** Mit dieser Vorsilbe kennzeichne ich in Analogie der alten Bezeichnungen: Geotropismus, Geotorsionen usw. — die Beziehungen zur Schwerkraft.

<sup>1)</sup> Die letztere Klausel ist — allerdings unausgesprochen — wohl von allen Reizphysiologen angewendet worden.

<sup>2)</sup> Die Vorsilbe „Bary“ müßte „konsequenterweise“ die Vorsilbe „Geo“ genau so ersetzen, wie die Vorsilbe „Photo“ „Helio“ ersetzt hat. Da aber für die wichtigste Georeaktion der Name „Geotropismus“ fest eingebürgert ist, halte ich es für richtig, in dieser unwesentlichen Nomenklaturfrage die Konsequenz der Tradition unterzuordnen. Ein Nebeneinander der Vorsilben „Geo“ und „Bary“ scheint mir dagegen eine entbehrliche Belastung unseres immer mehr anschwellenden Nomenklatur-„schatzes“. Daher schlage ich vor, Bezeichnungen wie Barymorphosen durch Geomorphosen zu ersetzen.

Einige nicht definierte Wortneubildungen, wie „Geoexperimente“ im Gegensatz zu „Photoexperimente“ dürften so eindeutig sein, daß sich eine Definition erübrigt (vgl. auch Anm. 2 S. 235).

**Geo-Reaktionen**<sup>1)</sup>: Reizwirkungen der Schwerkraft.

1. Tropistischer Natur,

d. h. die Schwerkraft richtet die sichtbare Reaktion.

*Geotropismus*: Georeaktion, bei der die sichtbare Schwerkraftwirkung in einer Krümmung (d. h. ungleicher Längenausdehnung zweier entgegengesetzter Flanken) besteht, wobei die Krümmungsrichtung durch die Schwerkraft im entwickelten und nicht mehr embryonalen Organ festgelegt wird (vgl. auch Zyκλο-Geotropismus und Plagio-Geotropismus, sowie oben S. 119).

*Geomorphose*<sup>2)</sup>: Geo-Reaktion, bei der die sichtbare Schwerkraftwirkung in irgendeiner Wuchsdifferenz (ausgenommen Längendifferenz) zwischen der physikalischen Ober- und Unterseite besteht<sup>3)</sup>.

*Spezialformen der Geomorphose.*

*Geo-Trophie*: Geomorphose, bei der die Organa nachse durch ungleiche Umbildung ihrer Gewebe auf Ober- und Unterseite morphologisch dorsiventral wird (siehe oben S. 160):

*Epitrophie*: gesteigertes Dickenwachstum der Oberseite.

*Hypotrophie*: gesteigertes Dickenwachstum der Unterseite.

*Geo-Auxesis*: Geomorphose, bei der das Organ durch ungleiche Neubildung von Seitenorganen auf Ober- und Unterseite morphologisch dorsiventral wird.

*Geo-Anisophyllie*: Geomorphose, bei der das Organ durch ungleiche Ausbildung der Blätter auf Ober- und Unterseite dorsiventral wird.

*Geotorsion*: Drehung eines (dorsiventralen) Pflanzenorgans um seine Längsachse, wobei die Schwerkraft als auslösender und richtender

<sup>1)</sup> Dieser Ausdruck hat zwei Nachteile: a) er ist ein Wortbastard: dieses philologische Bedenken scheint mir wenig schwerwiegend, da sogar „Trippelbastarde“ wie „Geo-Wachstums-Reaktion“ allgemein gebräuchlich sind; b) er könnte zur Annahme verleiten, es sollten damit Bodenreaktionen, wie Azidität usw. bezeichnet werden: dieser zweite Einwand scheint mir der schwerer wiegende. Ich kenne jedoch keine geeignetere Bezeichnung für die Gesamtheit der Schwerkraftreizwirkungen.

<sup>2)</sup> Ich habe im Text die analog zu Geotropismus gebildeten Ausdrücke: „Geotropismus“ (für Geomorphosen), „Geostrophismus“ (SCHWENDENER und KRABBE) „Geotortismus“ (CZAPEK [4]) für Geotorsionen wegen ihres Gleichklanges mit „Geotropismus“ absichtlich vermieden.

<sup>3)</sup> In Analogie mit dem Zyklodgeotropismus ließen sich theoretisch auch „Geomorphosen“ mit Wuchsdifferenzen zwischen zwei horizontalen Flanken erwarten. Da solche aber noch nicht beobachtet sind, braucht in der Definition auf sie keine Rücksicht genommen zu werden.

Reiz insofern wirkt, als die Torsion beginnt, sobald die normale Oberseite nicht mehr physikalische Oberseite ist und im allgemeinen beendet wird, nachdem die normale Oberseite wieder in ihre Ruhelage zurückgekehrt ist.

**Geotaxis:** durch die Schwerkraft gerichtete Bewegung eines freibeweglichen Organismus.

## 2. Tonischer Natur.

**Geotonus:** Reizwirkungen der Schwerkraft, bei denen diese keinen polarisierenden (richtenden) Einfluß zeigt.

Eine Verlangsamung des Wachstums hat **ЦАРЕК (4)** S. 289 *Geostasis*, eine Beschleunigung *Geodolichosis* genannt.

**Horizontalgeotropismus:** Die seitliche Komponente der zyklageotropischen Aufkrümmung nach **NOLL (1892)**. Von **BARANETZKY (1883)** entdeckt und als „Transversalgeotropismus“ bezeichnet.

**Hyponastie:** siehe Nastie.

**induziertes Geschehen:** ein Geschehen, das auch nach dem Aufhören der wirkenden Ursachen ganz oder teilweise abläuft.

Ein induziertes Geschehen ist charakteristisch für Reizvorgänge. Auch Induktion wird von mir stets in dieser weiteren (in der botanischen Reizphysiologie z. B. von **PFEFFER** gebrauchten) Begriffsabgrenzung verwendet. **MAILLEFER** und **JOST** haben den Begriff Induktion eingeengt auf diejenige Phase der Reizreaktionskette, die man meist als Erregung (siehe diese) bezeichnet.

Je nach dem Zeitpunkt der Induktion unterscheiden wir:

a) **Aitionomes Geschehen** (siehe dieses): Induktion im individuellen Leben.

b) **Autonomes Geschehen** (siehe dieses): Induktion vor Beginn des individuellen Lebens, bzw. experimentell nicht feststellbar, da es sich wohl meist um eine Induktion in der phylogenetischen Vergangenheit handelt.

c) **Inhärentes Geschehen** (siehe dieses): Induktion vor dem Beobachtungsbeginn — in der Praxis meist mindestens einen experimentellen Arbeitstag, also etwa 10 Stunden — zurückliegend.

Aitionomes und autonomes Geschehen stellen einen kontradiktorischen Gegensatz dar und eignen sich darum als Klassifikationsbegriffe z. B. für die Krümmungsbewegungen (vgl. Tropismus und Nastie). Inhärent dagegen besitzt — entsprechend der üblichen Verwendung dieses Begriffes — absichtlich eine unscharfe Abgrenzung gegen die beiden anderen Begriffe. Ich halte es darum für unzulässig, Reizerscheinungen auf Grund des Inhärenzbegriffes zu klassifizieren.

**inhärentes Geschehen:** ein Geschehen, das abläuft auch bei völliger Konstanz der Außenbedingungen während der in Frage kommenden Beobachtungsdauer.

**Kamptomorphose** siehe S. 164.

**Koleoptile:** das erste als Keimscheide ausgebildete Blatt eines Gramineen-Keimlings.

**Längskraft:** Längs, d. h. parallel zur Hauptachse eines Pflanzen-

organs angreifende Schwerkraft. Gegensatz: *Querkraft* = quer, d. h. senkrecht zur Hauptachse eines Pflanzenorgans angreifende Schwerkraft.

Längs- und Querkraft sind rein physikalische Erscheinungen.

**Nastie:** ein Reiz-Krümmungsprozeß, dessen Richtung durch autonome — oder embryonal unabänderlich entstandene — Symmetrieverhältnisse der Pflanze festgelegt ist. Wir unterscheiden:

a) nach dem Bewegungssinn:

**Epinastie:** Eine Nastie mit sich stärker ausdehnender morphologischer Oberseite.

**Hyponastie:** eine Nastie mit sich stärker ausdehnender morphologischer Unterseite.

b) nach den zuletzt sich ändernden mitwirkenden Reiz-Faktoren (Komplementärbedingungen nach R. AVENARIUS 1907). Z. B.:

**Geonastie** (Schwerkraft) — eine noch nicht festgestellte Nastie.

**Nyktinastie** (mit dem Tagesrhythmus sich ändernde Faktoren, wie Licht, Temperatur usw., vgl. auch ZIMMERMANN [2] S. 454).

**Traumatonastie** (Verwundung).

**Autonastie** (bei völliger Konstanz der Außenbedingungen ablaufende Nastien, z. B. viele Entfaltungsbewegungen).

**Photonastie** (Licht).

Neben dieser Definition der Nastie als autonom gerichteter Reizbewegung gibt es noch mindestens zwei andere (vgl. oben S. 234, Anm.).

**Nutationsbewegungen** = Wachstumsbewegungen.

**Ökologie:** siehe S. 231.

**orthotrope Organe:** hier stets im Sinne von orthogeotropen Organen verwendet: Organe, die sich infolge ihres positiven oder negativen Geotropismus stets in die Lotlinie einstellen.

**osmotische Zustandsgrößen:** wie osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse, Saugkraft, Turgordruck (vgl. URSPRUNG und BLUM [1 u. 3], sowie HÖFLER).

**parallelotrop** = orthotrop.

**Perzeption:** siehe Suszeption.

**Photo-:** Diese Vorsilbe kennzeichnet in gleicher Weise wie die Vorsilbe „Geo-“ die Beziehungen des Lichtes zu einem Reizvorgang.

**Plagio-Geotropismus:** Die Fähigkeit einer Pflanze, durch geotropische Reiz-Krümmungsbewegungen eine bestimmte, von der Lotrechten abweichende Lage im Raum einzunehmen. (Gegensatz: Ortho-Geotropismus.)

Man unterscheidet vielfach beim Plagio-Geotropismus:

a) den *Dia-Geotropismus*, wenn der Winkel mit der Lotrechten etwa  $90^\circ$  beträgt, das Organ also angenähert horizontal steht, und

b) den *Klino-Geotropismus*, wenn der Winkel mit der Lotrechten

ausgesprochen spitz (bzw. stumpf) ist. Die beiden letzteren Bezeichnungen schienen mir bei der Darstellung entbehrlich.

**Plagiotropismus:** Abkürzung für Plagio-Geotropismus.

**Polarität:** siehe unter Symmetrie.

**Präsentationszeit:** siehe S. 151.

**Querkraft:** siehe Längskraft.

**radiär:** siehe unter Symmetrie.

**Reaktionszeit:** siehe S. 151.

**Reiz:** vgl. S. 120 Anmerkung 1.

**Reiz-Reaktionskette:** siehe S. 117.

**Relaxations-Verhältnis;** siehe S. 153.

**Saugkraft:** siehe osmotische Zustandsgrößen.

**Statolithen:** Gebilde innerhalb eines Geo-Suszeptions-Organ, durch deren Verlagerung der Schwerereiz suszipiert wird.

**Suszeption:** Die ersten, physikalischen oder chemischen Glieder einer Reiz-Reaktionskette innerhalb der Pflanze.

Vielfach wird von botanischen Reizphysiologen als Synonym die Bezeichnung „*Perzeption*“ verwendet. Doch kommt man von diesem Gebrauch immer mehr ab, um die Übereinstimmung mit der Terminologie der Tier- und Menschenphysiologie zu wahren (vgl. auch MANGOLD und JOST (5)).

**Symmetrie:** Die meisten Pflanzen bzw. Pflanzenorgane sind in der (durch das Hauptwachstum ausgezeichneten) Längsrichtung *polar* (vgl. S. 117 Anmerkung 1) gebaut, d. h. wir können einen *apikalen* (durch den Vegetationspunkt ausgezeichneten) und einen entgegengesetzten *basalen* Pol unterscheiden.

radiär oder radiär symmetrisch nennen wir eine Pflanze (bzw. Organ), die rings um die Längsachse symmetrisch gebaut ist;

dorsiventral oder radiär-polar organisiert, bei der auch einer der Radien senkrecht zur Längsachse eine polare Differenzierung aufweist, so daß wir eine (physiologisch oder morphologisch unterscheidbare) Rücken- und Bauchseite erkennen können.

**tonische Reize:** Reize, die als nicht-richtende, d. h. eine polare Differenzierung schaffende Faktoren bei einem Reizvorgang mitspielen. (Gegensatz: tropistische Reize i. w. S.)

Die Definition von tonischen Reizen dürfte etwas weiter sein als sie ursprünglich von МІЕНЕ in die botanische Reizphysiologie eingeführt worden ist. Doch dürfte diese weitere Formulierung dem derzeitigen Gebrauch in der botanischen Reizphysiologie entsprechen, zumal wir über das Ineinandergreifen der Reizfaktoren kaum Anhaltspunkte haben.

Vielleicht wäre es auch zweckmäßig, das Begriffspaar tonisch-tropistisch (i. w. S.) durch neu zu schaffende Bezeichnungen zu ersetzen.

**Torsion:** eine Drehung, bei der die Längsachse des betreffenden Organs einigermmaßen ihre Lage beibehält (siehe auch Geotorsion).

**Transversal-Geotropismus:** von FRANK für Plagiogeotropismus gebraucht, von BARANETZKY (1883) für Horizontalgeotropismus (NOLL, 1892) gebraucht. Der Ausdruck wurde im Text wegen des Doppelsinns vermieden.

**Tropismus:** ein Reiz-Krümmungsprozeß, dessen Richtung aitionom durch einen äußeren Reiz im nicht mehr embryonalen Organ festgelegt wird.

**Turgor:** siehe osmotische Zustandsgrößen.

**Variationsbewegung** = Krümmungsbewegung, die lediglich durch Änderung osmotischer Zustandsgrößen auf den beiden opponierten Flanken ausgeführt wird.

**Verticibasalität** = Längspolarität.

**Wachstumsbewegung:** Bewegung, die im Gegensatz zur Variationsbewegung (mindestens im späteren Verlauf der Endreaktion) in einem ungleichen Wachstum der opponierten Flanken besteht.

**Webersches Gesetz** siehe S. 153 ff.

**Wechsel-Geotropismus** vgl. S. 194.

**zweckmäßige Einrichtung** (bei Organismen): eine morphologische oder physiologische Einrichtung, die dem Träger bzw. seiner Art nützlich ist.

**Zyko-Geotropismus:** Krümmungsbewegungen, welche durch die (quer zur Organachse angreifende) Schwerkraft ausgelöst und gerichtet werden und die Organspitze aus der Horizontallage heraus in einem Kreisbogen aufwärts führen (siehe oben S. 213 und Abb. 22 S. 213).

### Literatur.

a) Für die *nicht zitierte Literatur* sei verwiesen auf:

CHRISTIANSEN, M.: Bibliographie des Geotropismus. Mitt. a. d. Inst. f. allg. Bot. Hamburg 2, 1, 1917; 3, 17, 1918; 4, 1, 1919; 6, 127, 1924.

b) *Ausführlichere* zusammenfassende Darstellungen der Georeaktionen.

FITTING, H.: Reizerscheinung der Pflanzen III. Tropismen. Handwörterbuch d. Naturwiss. 8, 234. 1913.

GOEBEL, K.: Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. Jena 1913—18. Ergänzungsband: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen usw. 1924.

JOST, L., Bd. 2 von BENECKE-JOST: Pflanzenphysiologie. Jena 1923.

PFEFFER, W.: Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Leipzig 1904.

WINCKLER, H.: Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Pflanzen. Handwörterbuch d. Naturwiss. 3, 634. 1913.

c) *Zitierte Literatur.*

ADERHOLD, R.: Beitrag zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 22, 310. 1888.

AMBRONN, H.: Zur Mechanik des Windens. Verhandl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig, Mathem. phys. Kl. 36, 136. 1884.

VAN AMEJDEN, U. P.: Geotropism and phototropism in the absence of free oxygen. Rec. trav. bot. néerl. 14, 149. 1917.

- ANDREWS, F. M. (1): Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik 38, 1. 1903.  
 — (2): The effect of centrifugal force on plants. Proc. of Indian acad. of sciences 1920. 143.
- BACH, H.: Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. Jahrb. f. wiss. Botanik 44, 57. 1907.
- BANNERT, O.: Über den Geotropismus einiger Infloreszenzachsen und Blütenstiele. Beitr. z. allg. Botanik 1, 1. 1916.
- BARANETZKY(1), J. (1): Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mém. de l'acad. impér. des sciences de St. Petersburg, sér. 7, 31. 1883.  
 — (2): Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora 89, 138. 1901.
- BARTH, R.: Die geotropischen Wachstumskrümmungen der Knoten. Diss. Leipzig 1894.
- BÄSSLER, F.: Über den Einfluß der Dekapitation auf die Richtung der Blätter an orthotropen Sprossen. Botan. Zeit. 67, 67. 1909.
- BEEKMANN, W. E.: Über die Torsionen des Stengels von *Psilotum Bernhardi*. Rec. trav. bot. néerl. 21, 1. 1924.
- BISCHOFF, H.: Untersuchungen über den Geotropismus der Rhizoiden. Beih. z. Botan. Zentralbl. 28, I, 94. 1912.
- BLAAUW, A. H.: Die Perzeption des Lichtes. Recueils des travaux botan. néerl. 5, 209. 1909.
- BORN, A.: Die Entwicklung der Erde usw. (aus GUTENBERG, Lehrb. d. Geophysik). Berlin 1926. 36 ff.
- BOSE, J. C.: Researches on growth of plants I, II. Nature 105, 615. 1920.  
 — and DAS, E.: Researches on growth and movements in plants. Proc. of the roy. soc. of London (B.) 90, 364. 1919.
- BOYSEN-JENSEN, O.: Über die Leitung des phototropischen Reizes in der *Avena*-Koleoptile. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 31, 559. 1913.
- BRAIN, E. D.: Bilateral symmetry in the geotropism of certain seedlings. Ann. of botany 40. 651. 1926.
- BRAUNER, L. (1): Über den Einfluß der Koleoptilenspitze auf die geotropische Reaktion der *Avena*-Keimlinge. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 41, 208. 1923.  
 — (2): Über die Beziehungen zwischen Reizmenge und Reizerfolg. Jahrb. f. wiss. Botanik 64, 770. 1925.
- BREMEKAMP, C. E. B. (1): Die rotierende Nutation und der Geotropismus der Windepflanzen. Rec. trav. bot. néerl. 9, 281. 1912.  
 — (2): On the mutual influence of phototropic and geotropic reactions in plants. Jaarb. v. de kon. acad. v. wetensch. (Amsterdam) 17, 1278. 1915.  
 — (3): Theorie des Phototropismus. Rec. trav. bot. néerl. 15, 123. 1918.  
 — (4): Über den Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion. Ebenda 18, 373. 1921.  
 — (5): Das Verhalten der Graskeimlinge auf dem Klinostaten. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 13, 159. 1925.
- BRIQUET, J.: Monographie du genre *Galeopsis*. Mém. cour. etc. par l'acad. roy. Belgique 52. 1893.
- BROUWER, G.: De periodieke Bewegingen van de primaire Bladeren bij de Kiemplanten van *Canavalia ensiformis*. Diss. Amsterdam 1926.
- BRUCK, W. F.: Untersuchungen über den Einfluß von Außenbedingungen auf die Orientierung der Seitenwurzeln. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 3, 504. 1904.
- BÜCHER, H.: Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrb. f. wiss. Botanik 43, 271. 1906.



- v. BUDDENBROCK, W. (1): Die Tropismentheorie von JACQUES LOEB. Ein Versuch ihrer Widerlegung. Biol. Zentralbl. 35, 481. 1915.
- (2): Geotropismus bei Tieren ohne statische Apparate. Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. 11, 1024. 1926. Berlin.
- BUDER, J.: Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botanik 58, 105. 1917.
- CHAPMAN, R. E., COOK, W. R. J. and THOMPSON, N. L.: The effect of carbon dioxide on the tropic reactions of *Helianthus* stems. New Phytologist 23, 50. 1924.
- CHOLODNYJ, N. (1): Zur Theorie des Geotropismus. Beih. z. Botan. Zentralbl. 39, I, 222. 1923.
- (2): Über den Einfluß der Metallionen auf den Geotropismus der Wurzeln. Ebenda 39, I, 239. 1923.
- (3): Zur Frage nach der Rolle der Ionen bei den geotropischen Bewegungen. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 41, 300. 1923.
- (4): Über die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. Ebenda 42, 356. 1924.
- (5): Beitrag zur Analyse der geotropischen Reaktion. Jahrb. f. wiss. Botanik 65, 447. 1926.
- CHRISTIANSEN: Siehe oben S. 240 unter a).
- CIESIELKI, Th.: Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen von F. COHN 1, 1, 1872; auch Diss. Breslau 1871.
- CLARK, O. L.: Über den negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. Zeitschr. f. Botanik 5, 737. 1913.
- COPELAND, E. B. (1): Studies on the geotropism of stems. Botan. Gaz. 29, 185. 1900.
- (2): Studies on the geotropism of stems. II. Ibid. 31, 410. 1901.
- (3): Positive geotropism in the hypocotyl. Science 13, 2. 1901.
- (4): Positive geotropism in the petiole of the cotyledons. Botan. Gaz. 36, 62. 1903.
- CORRENS, C.: Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. Flora 75, 87. 1892.
- CZAPEK, Fr. (1): Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botanik 27, 243. 1895.
- (2): Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Pflanzenteile. Sitzber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I, 104, 1197. 1895.
- (3): Studien über die Wirkung äußerer Reizkräfte auf die Pflanze. Flora 85, 424. 1898.
- (4): Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botanik 32, 175. 1898.
- (5): Die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus parallelotroper Organe. Ebenda 43, 361. 1906.
- und BERTEL, R. (6): Oxydative Stoffwechselforgänge bei pflanzlichen Reizreaktionen. Ebenda 43, 361. 1906.
- DARWIN, C. und F. (1): The power of movement in plants. London 1880.
- DARWIN, F. (2): On the connection between geotropism and growth. Journ. of the Linnean soc. bot. 19, 218. 1882.
- (3): On geotropism and the localisation of the sensitive region. Ann. of botany 13, 567. 1899.
- (4): On the localisation of geo-perception in the cotyledon of *Sorghum*. WIESNER-Festschrift Wien 1908. 125.

- DEWERS, F.: Untersuchungen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität an Wurzeln und Keimspossen. Beih. z. Botan. Zentralbl. 31, I, 309. 1914.
- DORETY, A.: The embryo of *Ceratozamia*. Bot. Gaz. 45, 412. 1906.
- DUFOUR, J.: Sur l'influence de la gravité sur le mouvement de quelques organes floraux. Arch. de la soc. phys. et nat. 14, 3. périod., 413. 1885.
- ELFVING, F. (1): Über einige horizontal wachsende Rhizome. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg 2, 489. 1880.
- (1a): Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Acta soc. scient. Fennica 1883, 12, 23. 1883.
- (2): Über das Verhalten der Grasknoten am Klinostaten. Oefversigt af Finska Vetensk. Soc. Förhandl. 26, 107. 1884.
- ENGLER, A. (1): Tropismen und exzentrisches Dickenwachstum der Bäume usw. Zürich 1918.
- (2): Heliotropismus und Geotropismus der Bäume usw. Mitt. d. Schweiz. Zentralanst. f. d. forstl. Versuchsw. 13, 225. 1924.
- ERBAN, M.: Über die Verteilung der Spaltöffnungen in Beziehung zur Schlafstellung der Blätter. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 34, 880. 1911.
- EWART, A. J. and MASON-JONES, A. J.: The formation of red wood in conifers. Ann. of botany 20, 201. 1906.
- v. FABER, F. C.: *Biophytum apodiscisa*, eine neue sensitive Pflanze auf Java. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 31, 282. 1913.
- FIGDOR, W. (1): Die Erscheinung der Anisophyllie. Leipzig u. Wien 1909.
- (2): Über die thigmotropische Empfindlichkeit der *Asparagus*-Sprosse. Sitzber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I, 124, 353. 1915.
- FISCHER, A.: Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Bot. Zeitg. 48, 673. 1890.
- FITTING, H. (1): Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang I und II. Jahrb. f. wiss. Botanik 41, 221. 1905.
- (2): Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Ebenda 44, 177. 1907.
- (3): 1913. Siehe oben S. 240 unter b).
- (4): Referat. Zeitschr. f. Botanik 13, 404. 1921.
- (5): Über den Einfluß des Lichtes und der Verdunkelung auf die Papaver-schäfte. Jahrb. f. wiss. Botanik 61, 1. 1922.
- FRANK, A. B. (1): Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Über die durch die Schwerkraft verursachte Bewegung von Pflanzenteilen. Leipzig 1868.
- (1a) Über die Einwirkung der Gravitation auf das Wachstum einiger Pflanzenteile. Bot. Ztg. 26, 873. 1868.
- (2): Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen usw. Leipzig 1870.
- (3): Über die Lage und Richtung schwimmender submerser Pflanzenteile. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen von F. COHN 1, 31. 1872.
- (4): Zur Frage über den Transversalgeotropismus und den Heliotropismus. Bot. Zeitg. 31, 17. 1873.
- FRIESEN, G.: Der Einfluß der Samenvorbehandlung auf Wachstum und Reizvorgänge im Keimling. Jahrb. f. wiss. Botanik 65, 28. 1925.
- FÜNFSTÜCK, M.: Zur Frage nach der aktiven Krümmung der Knospentiele der Papaveraceen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1, 429. 1883.
- GAULHOFER, K.: Über den Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 116, 1669. 1907 und Flora 99, 286. 1909.
- GERHARDT, K.: Beitrag zur Physiologie von *Closterium*. Diss. Jena 1913.

- v. GESCHER, N.: Über die Bewegungen der Sproßspitze und die Wuchsform von zwei Oenotheren. Beih. z. Bot. Zentralbl. **38**, I, 204. 1921.
- GIESENHAGEN, K.: Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von *Chara*. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **19**, 277. 1901.
- GILTAY, E.: Einige Betrachtungen und Versuche über Grundfragen beim Geotropismus der Wurzeln. Zeitschr. f. Botanik **2**, 305. 1910.
- GOEBEL, K. (1): Über Wurzelsprosse von *Anthurium longifolium*. Botan. Zeitg. **36**, 645. 1878.
- (2): Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Ebenda **38**, 753. 1880.
- (3): Über die Luftwurzeln von *Sonneratia*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **1**, 249. 1886.
- (4): Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. Festr. k. b. Akad. d. Wiss. München 1898.
- (5): Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin 1908.
- (6): Organographie der Pflanzen usw. Jena 1913—1918. Siehe oben S. 240 unter b).
- (7): Das *Rumphius*-Phänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenke. Biol. Zentralbl. **36**, 49. 1916.
- (8) Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1924. Siehe oben S. 240 unter c).
- GOTHAN, W.: Paläobiologische Betrachtungen über die fossile Pflanzenwelt. Fortschr. d. Geol. u. Paläontol. **8**. Berlin 1924.
- GRADMANN (1): Die Bewegungen der Windepflanzen. Zeitschr. f. wiss. Botanik **13**. 1921.
- (2): Die Überkrümmungsbewegungen der Ranken. Jahrb. f. wiss. Botanik **60**, 411. 1921.
- (3): Die Fünfphasenbewegung der Ranken. Ebenda **61**, 169. 1922.
- (4): Untersuchungen über geotropische Reizstoffe. Ebenda **64**. 1925.
- (5): Die Bewegungen der Ranken und die Überkrümmungstheorie. Ebenda **65**, 224. 1926.
- (6): Über die Gleichartigkeit der Bewegungen von Keimlingen und Ranken. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **44**, Nr. 59. 1926.
- GRAFE, V. (1): Gedanken zur chemischen und physikalischen Analyse der Reizerscheinungen. Verhandl. d. zool.-botan. Ges. Wien 1920.
- (2): Chemie der Pflanzenzelle. Berlin 1922.
- und LINSBAUER, K.: Zur Kenntnis der Stoffwechseländerungen bei geotropischer Reizung. 1. u. 2. Sitzber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I, **118** u. **119**, 907 u. 827. 1909 u. 1910.
- GROTTIAN, W.: Beiträge zur Kenntnis des Geotropismus. Beih. z. Botan. Zentralbl. **24**, I, 255. 1909.
- GUHMANN, H.: Variations in the root system of the common everlasting (*Gnaphalium polycephalum*). Ohio journ. of science **24**, 199. 1924.
- v. GUTTENBERG, H. (1): Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in paralleletropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Botanik **45**, 193. 1908.
- (2): Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus und die tropistische Empfindlichkeit in reiner und unreiner Luft. Ebenda **47**, 462. 1910.
- (3): Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Coleoptile der Gramineen. Ebenda **50**, 289. 1912.
- (4): Der heutige Stand der Stalithentheorie des Geotropismus. Naturwissenschaften **8**, 571. 1920.

- HABERLANDT, G. (1): Über die Perzeption des geotropischen Reizes. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 18, 261. 1900.
- (2): Die Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901.
- (3): Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botanik 38, 447. 1903.
- (4): Über den Geotropismus von *Caulerpa prolifera*. Sitzber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I, 115, 577. 1906.
- (5): Statolithenstärke in den Prolifikationen von *Caulerpa prolifera*. Botan. Zeitg. II, 64, 360. 1906.
- (6): Über die geotropische Verteilung der Sensibilität in den Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Botanik 45, 575. 1908.
- (7): Zur Entwicklungsphysiologie der Rhizoiden. Sitzber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1914. 384.
- (8): Physiologische Pflanzenanatomie, 6. Aufl. Leipzig 1924.
- HAIRE, A. A.: Attempts at reversal of geotropic response. Pap. of Michigan acad. of science arts and letters 3, 111. 1924.
- HANSRIG, A.: Neue Untersuchungen über den Gamo- und Carpotropismus sowie über die Reiz- und Schlafbewegungen der Blüten und Laubblätter. Sitzber. d. böhm. Ges. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl. II, 1896, Nr. 34.
- HARDER, R.: Über den autotropischen Ausgleich mechanisch aufgezwungener Krümmungen der Sprosse. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 32, 197. 1914.
- HARTIG, R.: Holzuntersuchungen. Berlin 1901.
- HEILBRONN, A.: Beiträge zum Epinastieproblem I. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 41, 33. 1924.
- HEINRICH, E.: Die grünen Halbschmarotzer. III. Jahrb. f. wiss. Botanik 36, 703. 1901.
- HENNIG, E.: Proportionen der Erd- und Menschheitsgeschichte. Die Erde 3, 257. 1925.
- HERING, G.: Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. wiss. Botanik 40, 499. 1904.
- HERZFELDER, H.: Experimente an Sporophyten von *Funaria hygrometrica* II. Flora 116, 476. 1923.
- HERZOG, W.: Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in negativ-geotropen Pflanzenorganen. Planta 1, 116. 1925.
- HILBURG, C.: Über Turgescenzänderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke. Untersuch. am botan. Inst. Tübingen 1, 23. 1881.
- HILEY, W. E.: On the value of different degrees of centrifugal force as geotropic stimuli. Ann. of botany 27, 719. 1913.
- HÖBER, R.: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1922/24.
- HÖFLER, K.: Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle. Ber. d. dtsch. botan. Ges. 38, 288. 1920.
- HOFMEISTER, W.: Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.
- JACCARD, P. (1): Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Lausanne et Genève 1919.
- (2): Inversion de l'excentricité des branches produite expérimentalement. Rev. gén. de bot. 32, 273. 1920.
- (3): Sur le mécanisme du redressement géotrope de la tige des arbres. Ebenda 34, 385. 1922.
- (4): Géotropisme, poids spécifique et structure d'une freine pleureuse. Veröffentlich. d. Geobotan. Inst. Rübél 1925. Nr. 3.
- JANSE, J. M.: Polarität und Organbildung bei *Caulerpa prolifera*. Jahrb. f. wiss. Botanik 42, 394. 1906.

- JENNINGS, H. S. (übersetzt von E. MANGOLD): Das Verhalten der niederen Organismen. Leipzig, Berlin 1910.
- JENSEN, P.: Über den Geotropismus niederer Organismen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 53, 428. 1893.
- JONES, N.: Polarity phenomena in seakale roots. Ann. of botany 39, 359. 1925.
- JOST, L. (1): Über einige Eigentümlichkeiten des Cambiums der Bäume. Botan. Zeitg. 59, I, 1. 1901.
- (2): Die Perzeption des Schwerereizes in der Pflanze. Biol. Zentralbl. 22, 161. 1902.
- (3): Studien über Geotropismus I. Die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzelspitze. Zeitschr. f. Botanik 4, 161. 1912.
- (4): Reizerscheinungen der Pflanzen, I. Allg. Teil, II. Taxien. Handwörterbuch der Naturw. 8, 1913.
- (4a): Physiologie (in STRASBURGER usw., Lehrb. d. Botanik). 16. Aufl. Jena 1923.
- (5): 1923. Siehe oben S. 240 unter b).
- (6): Über den Geotropismus der Grasknoten. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 42, 338. 1924.
- (7): Referat. Zeitschr. f. Botanik 17, 264. 1925.
- (8): Ref. Zeitschr. f. Botanik 18, 606. 1926.
- und STOPPEL: Studien über Geotropismus II. Die Veränderung der geotropischen Reaktion durch Schleuderkraft. Ebenda 4, 206. 1912.
- und v. UBISCH: Zur Windefrage. Sitzber. Heidelb. Ak. d. Wiss. 1926, Abh. 8.
- und WISSMANN, H.: Über die negativ-geotropische Reaktion der Wurzeln. Ebenda 16, 177. 1924.
- KARSTEN, G.: Über die Mangrovevegetation im malayischen Archipel. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 8, (49). 1890.
- (2): Über die Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel. Eine morphologisch-biologische Studie. Bibl. botanica 1891. H. 22.
- KENKEL, J.: Über den Einfluß der Wasserinjektion auf Geotropismus und Heliotropismus. Diss. Münster 1913.
- KERNER, A. v. MARILAUN: Pflanzenleben, 3. Aufl. Leipzig u. Wien 1913.
- KERSTAN, K.: Über den Einfluß des geotropischen und heliotropischen Reizes auf den Turgodruck in den Geweben. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen von F. COHN 9, 163. 1907; auch Diss. Leipzig 1907.
- KIDSTON, R. and LANG, W. H.: On Old Red Sandstone Plants, showing structure from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Trans. roy. soc. of Edinb. 51, 52, prat. I—V. 1917—20.
- KLEBS, G. (1): Über Bewegungen und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biol. Zentralbl. 5, 353. 1885.
- (2): Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena: Fischer 1903.
- AF KLERKER, J.: Über die Bewegungserscheinungen bei ährenständigen *Veronica*-Blüten. Bih. till K. Svenska vet. akad. handl. 18, Afd. III, 1892. Nr. 1.
- KNIEP, H. (1): Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jahrb. f. wiss. Botanik 48, 1. 1910.
- (2): Reizerscheinungen der Pflanzen IV. Nastien. Handwörterb. d. Naturwiss. 8, 281. 1913.
- (3): Botanische Analogien zur Psychophysik. Fortschr. d. Psychol. u. ihr. Anw. 4, 81. 1916.

- KNIGHT, TH. A.: On the direction of the radicle and germen during the vegetation of seeds. Philos. transact. of the roy. soc. of London 1806, part I, 99. Übersetzt: Osw. Klassiker Nr. 62. Leipzig 1895.
- KNOLL, F.: Untersuchungen über Längenwachstum und Geotropismus der Fruchtkörperstiele von *Coprinus stiriacus*. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I, 118, 575. 1909.
- KNY, L. (1): Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Berlin 1882.
- (2): Umkehrversuche mit *Ampelopsis quinquefolia* und *Hedera Helix*. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 7, 201. 1889.
- KOHL, F. G.: Die Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg 1894.
- KÖHLER, O.: Über die Geotaxis von *Paramaecium*. Arch. f. Protistenk. 45, 1. 1922.
- KONINGSBERGER, V. J. (1): Tropismus und Wachstum. Rec. trav. bot. néerland. 19, 1. 1922.
- (2): Lichtintensität und Lichtempfindlichkeit. Recueils des travaux botan. néerl. 20, 257. 1923.
- KORIBA, K.: Mechanisch-physiologische Studien über die Drehung der *Spiranthes*-Ähre. Journ. of the coll. of science, Tokyo imp. univ. 36, 1. 1914.
- KOŠANIN, N. (1): Über den Einfluß von Temperatur und Ätherdampf auf die Lage der Laubblätter. Diss. Leipzig 1905.
- (2): Die Bewegungen der Blüten und Fruchtknoten bei *Cyclamen*-Arten. „Glasnik“ d. k. serb. Akad. d. Wiss. 95, 1. 1921.
- KOTTE, W. (1): Kulturversuche mit isolierten Wurzelspitzen. Beitr. z. allg. Botanik 2, 413. 1922.
- (2): Zur Reizphysiologie der *Fucus*-Spermatozoiden. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 41, 24. 1923.
- KRAUS, S.: Über die Wasserverteilung in den Pflanzen I. Festschr. d. naturf. Ges. z. Halle 1879, II. Abh. naturf. Ges. Halle 15, 49. 1880.
- KRONES, F. E.: Einfluß des Lichtes auf den Geotonus. Sitzber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I, 123, 801. 1914.
- KÜSTER, E. (1): Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sproßbildung in Stecklingen. Jahrb. f. wiss. Botanik 40, 279. 1904.
- (2): Über meine Zentrifugenversuche an Weidenstecklingen. Botan. Zeitg. 64, 354. 1906.
- (3): Pathologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl. Jena 1925.
- LEHMANN, E.: Über den Bau und die Anordnung der Gelenke der Gramineen. Diss. Straßburg 1906.
- LEITGEB, H.: Zur Embryologie der Farne. Sitzber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I, 77. 1878.
- LEPESCHKIN, W. W.: Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beih. z. Botan. Zentralbl. 24, 1, 309. 1909.
- LIDFORSS, B.: Über den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik 48, 343. 1903.
- LINSBAUER, K. (1): Über Wachstum und Geotropismus der Aroideenluftwurzeln. Flora 97, 267. 1907.
- (2): Über den Geotropismus der Aroideenluftwurzeln. Ebenda 99, 173. 1908.
- (3): Methoden der pflanzlichen Reizphysiologie: I. Geotropismus. Handb. biochem. Arbeitsmethoden, herausg. v. ABDERHALDEN 9, 186. 1919.
- (4): Zur Analyse der Rankenbewegungen. Planta (Arch. f. wiss. Botanik) 1, 187. 1925.

- LINSBAUER, K.: siehe GRAFE und LINSBAUER.
- LOEB, J. (1): Influence of the leaf upon root formation and geotropic curvature etc. *Botan. gaz.* **63**, 25. 1917.
- (2): Theory of geotropism based on mass action. *Journ. of gen. physiol.* **5**, 853. 1923.
- LÖW, K.: Über die Unterschiede in der Anatomie von Zweigen der Trauerbäume und der entsprechenden aufrechten Formen. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **35**, 104. 1917.
- LUDWIG, K.: Untersuchungen zur Biologie der Equiseten. *Flora* **103**, 391. 1911.
- LUNDEGÅRDH, H. (1): Über Blütenbewegungen und Tropismen bei *Anemone nemorosa*. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **57**, 80. 1916.
- (2): Die Orientierungsbewegungen der Blätter von Buche und Ahorn. *Svensk. bot. tidskr.* **10**, 438. 1916.
- (3): Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln I. *Lunds Univ. Årskr. N. F. Avd. 2*, **13**, Nr. 6. 1917.
- (4): Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln II. *Ebenda* **15**, Nr. 1. 1917.
- (5): Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. *Ebenda* **14**, Nr. 27. 1918.
- (6): Über die Beziehungen zwischen Reizgröße und Reaktion bei der geotropischen Bewegung und über den Autotropismus. *Bot. Notiser* **1918**, 65.
- LUTZ, L.: A propos des lignes verticales dessinées par les Algues unicellulaires etc. *Bull. soc. de France* **58**, 104. 1911.
- LUXBURG, H. Graf: Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **41**, 399. 1905.
- MAILLEFER, A. (1): Etude sur le géotropisme. *Bull. de la soc. vaud. sc. nat.* **45**, 277. 1909.
- (2): Etud sur la réaction géotropique. *Ibid.* **46**, 235. 1910.
- (3): Nouvelle étude expérimentale sur le géotropisme etc. *Ibid.* **48**, 411. 1912.
- (4): Nouvelles expériences sur le géotropisme de l'avoine. *Ibid.* **50**, 365. 1915.
- MANGOLD, E.: Reiz, Erregung, Reizleitung und Erregungsleitung. *Ergebn. d. Physiol.* **21**, I, 361. 1923.
- MARKLUND, G.: Über die optimale Reizlage orthotroper Organe. *Öfversigt af Finska vet. förhandl. Afd. A*, 1917, Nr. 23.
- MASSART, J. (1): Recherches sur les organismes inférieurs. III. La sensibilité à la gravitation. *Bull. de l'acad. roy. de Belgique* **22**, 158. 1891.
- (2): Sur l'irritabilité nes plantes supérieures. *Mém. couron. etc. par l'acad. roy. de Belgique* **62**, 1. 1902.
- MC CLENDON: On the dynamics of cell division. I. The electric charge on colloids in living cells in the root tips of plants. *Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen* **31**, 80. 1911.
- MEISCHKÉ, P.: Über die Arbeitsleistung der Pflanzen bei der geotropischen Krümmung. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **33**, 337. 1899, auch Diss. Leipzig.
- METZNER, P.: Studien über die Bewegungsmechanik der Spermatozoiden. *Beitr. z. allg. Botanik* **2**, 436. 1923.
- MIEHE, H.: Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **37**, 527. 1902.
- MÖBIUS, M.: Über Orientierungsbewegungen von Knospen, Blüten und Früchten. *Flora* **111/12**, 396. 1918.

- MOISESCU, N.: Kleine Mitteilungen über die Anwendung des horizontalen Mikroskopes zur Bestimmung der Reaktionszeit. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **23**, 364. 1905.
- MOLISCH, H.: Über Blattstielkrümmungen infolge von Verwundung (Traumatonastie). Sitzber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I, **125**, 427. 1916.
- MORGENSTERN, R.: Über den mechanischen Ausgleich der durch Verhinderung der geotropischen Krümmung in den Pflanzen entstandenen Spannungen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen von F. COHN **12**, 109. 1913; auch Diss. Leipzig 1913.
- NAUMANN, E.: Untersuchungen über das Verteilungsproblem des liminischen Biosestons I. Svensk. vet. handl. **61**, Nr. 6. 1921.
- NÄGELI, C. und SCHWENDENER, S.: Das Mikroskop, 2. Aufl. Leipzig 1877.
- NEGER, F. W.: Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Bionomie). Stuttgart 1913.
- NELJUBOW, D. (1): Geotropismus in der Laboratoriumsluft. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **29**, 97. 1911.
- (2): Über die Eigentümlichkeiten der Veränderung des Geotropismus I u. II. (Russ.) Mém. de l'acad. impér. des sciences de St. Pétersbourg **31**, Nr. 4. 1913; **32**, Nr. 3. 1914.
- NĚMEC, B. (1): Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik **36**, 80. 1901.
- (2): Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. Beih. z. Botan. Zentralbl. **17**, 45. 1904.
- NEMEŠEK, R.: Über die Abhängigkeit des Längenwachstums der Wurzel und des Stengels von ihrer Lage. Österr. botan. Zeitschr. **71**, 255. 1922.
- NEUBERT, L.: Geotropismus und Kamptotropismus bei Blattstielen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **10**, 299. 1911; auch Diss. Leipzig 1911.
- NEWCOMBE, F. C.: Sensitive life of *Asparagus plumosus*. Beih. z. Botan. Zentralbl. **31**, I, 13. 1913.
- NIENBURG, W.: Die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen. Flora **102**, 117. 1911.
- NOACK, K.: Über die Orientierungsbewegungen der Schaublütenstiele in der Gattung *Hydrangea*. Jahrb. f. wiss. Botanik **60**, 135. 1921.
- NOLL, F. (1): Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben. Arb. d. botan. Inst. Würzburg **3**, 189. 1885; **3**, 315. 1887.
- (2): Über rotierende Nutation in etiolierten Keimpflanzen. Botan. Zeit. **43**, 664. 1885.
- (3): Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zugrunde liegen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg **3**, 496. 1888.
- (4): Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.
- (5): Die Orientierungsbewegungen dorsiventraler Organe. Flora **76**, 265. 1892.
- (6): Über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botanik **34**, 457. 1900.
- (6a) Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung von Seitenwurzeln. Landwirtsch. Jahrb. **29**, 361. 1900.
- (7): Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landwirtsch. Jahrb. **30**, Erg.-Bd. 3, 145. 1901.
- NORDHAUSEN, M.: Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren. Jahrb. f. wiss. Botanik **44**, 557. 1907.



- NUERNBERGK, E.: Beiträge zur Physiologie des Tagesschlafes der Pflanzen. Botan. Abh. 1925, Heft 8.
- NUSSBAUM, M., KARSTEN, G., WEBER, M.: Lehrb. d. Biologie f. Hochschulen, 2. Aufl. Leipzig u. Berlin 1914.
- OEHLKERS, FR.: Die postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von *Tro-paeolum* und das Problem der Umstimmung. Jahrb. f. wiss. Botanik 61, 65. 1922.
- OHNO, N.: Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen. Ebenda 45, 601. 1908.
- OLTMANN, F.: Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora 83, 1. 1897.
- OVERBECK, F.: Studien über die Mechanik der geotropischen Krümmung und des Wachstums der Keimwurzel von *Vicia faba*. Zeitschr. f. Botanik 18, 401. 1926.
- v. PAAL, A. (1): Analyse des geotropischen Reizvorganges mittels Luftverdünnung. Jahrb. f. wiss. Botanik 50, 1. 1911.
- (2): Individuelle Abweichungen in physiologischen Reaktionen. I. Mitt. Temperatur und geotropische Reaktionszeit. Math. u. nat. Ber. aus Ungarn 30, 152. 1914.
- PFEFFER, W. (1): Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arb. d. botan. Inst. Würzburg 1, 77. 1871.
- (2): Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875.
- (3): Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877.
- (4): Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandl. d. Ges. Dtsch. Naturf. u. Ärzte 65, Verb. I, 68. 1893.
- (5): Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl. 20, 233. 1893.
- (6): 1904. Siehe oben S. 240 unter b).
- (7): Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl. 30, 257. 1907.
- (8): Der Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen. Ebenda 32, 163. 1911.
- (9): Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Ebenda 34, 1. 1915.
- PHILLIPS, TH. G.: Chemical and physical changes during geotropic response. Botan. gaz. 69, 168. 1920.
- PIA, J.: Geologisches Alter und geographische Verbreitung der wichtigsten Algengruppen. Österr. botan. Zeitschr. 174. 1924.
- PICCARD, A.: Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Botanik 40, 94. 1904.
- PLETT, W.: Untersuchungen über die Regenerationserscheinungen der Internodien. Dissertationsauszug Hamburg 1921.
- POLOWZOW, W.: Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen. Jena 1909.
- PORODKO, TH. M.: Über den Diageotropismus der Hauptwurzeln bei Maiskeimlingen I, II. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 42, 405. 1924.
- FRANKERD, T. L.: The ontogeny of graviperception in *Osmunda regalis*. Ann. of botany 39. 1925.
- PRINGSHEIM, E. G.: Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.
- und MAINX, F.: Untersuchungen an *Polytoma uvella* EHRB. usw. Planta 1, 583. 1926.

- PÜTTER, A.: Studien zur Theorie der Reizvorgänge. I—IV. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **171**, 20. 1918.
- PURDY, H. A.: Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile of *Avena*. Kgl. Danske vid. selsk. biol. meddel. **3**, Nr. 8. 1921.
- RAWITSCHER, F. (1): Epinastie und Geotropismus. Zeitschr. f. Botanik **15**, 66. 1923.
- (2): Beiträge zum Windeproblem. Ebenda **16**, 1. 1924.
- (3): Beiträge zur Theorie des Plagiogeotropismus. Ebenda **17**, 212. 1925.
- RENNER, O.: Die Wachstumsreaktionen bei Licht- und Schwerkraftreizung. Ebenda **14**, 449. 1922.
- RICHTER, J.: Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora **78**, 399. 1894.
- RICHTER, O.: Zur Frage der horizontalen Nutation. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I, **123**, 967. 1914.
- RICÔME, H.: Sur les causes de l'orientation inverse de la racine et de la tige usw. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **173**, 167, 595, 1009. 1921.
- (2): Géotropisme et sensibilité. Rev. gén. de botan. **34**, 399. 1922.
- RIEDE, W.: Untersuchungen über Wasserpflanzen. Flora **114**, 1. 1921.
- RISS, M. M.: Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung angreifender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Botanik **53**, 157. 1913; auch Diss. Straßburg 1913.
- RUTGERS, A. A. L.: The influence of temperature on the geotropic presentation-time. Rec. trav. bot. néerl. **9**, 1. 1912.
- RUTTEN-PECKELHARING, C. J.: Untersuchungen über die Perception des Schwerkraftreizes. Ebenda **7**, 241. 1910.
- SACHS, J. (1): Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. Leipzig 1865.
- (2): Längenwachstum der Ober- und Unterseite horizontal gelegter sich aufwärts krümmender Sprosse. Arb. d. bot. Inst. Würzburg **1**, 193. 1872.
- (3): Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Ebenda **1**, 385. 1873.
- (4): Über Wachstum und Geotropismus aufrechter Stengel. Flora **56**, 321. 1873.
- (5): Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874.
- (6): Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsens. Arb. a. d. botan. Inst. Würzburg **2**, 209. 1879.
- (7): Über orthotrope und plagiotrope Pflanzen. Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg **2**, 226. 1879.
- (8): Stoff und Form der Pflanzenorgane. Ebenda **2**, 452. 1882.
- (9): Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.
- SCHLEY, E. O.: Chemical and physical changes in geotropic stimulation and response. Botan. gaz. **56**, 480. 1913.
- (2): Geopräsentation and georeaktion. Botan. gaz. **70**, 69. 1920.
- SCHLOSS-WEILL, B.: Über den Einfluß des Lichtes auf einige Wasserpflanzen. Diss. Frankfurt 1916.
- SCHMID, B.: Über die Lage des Phanerogamenembryo. Botan. Zentralbl. **63**, 1. 1894.

- SCHMITT, E. M.: Beziehungen zwischen der Befruchtung und den post-floralen Blüten- und Fruchtsielbewegungen usw. Zeitschr. f. Botanik 14, 625. 1922.
- SCHMUCKER, TH.: Rechts- und Linkstendenz bei Pflanzen. Beih. z. Botan. Zentralbl. 41, I, 72. 1925.
- SCHNEIDER, E.: Über die Gültigkeit des Sinusgesetzes für die geotropische Reizung von *Avena*-Koleoptilen bei kleinen Ablenkungswinkeln. Kon. akad. van wet. (Amsterdam) 28, 426. 1925.
- SCHOBER, A.: Die Anschauungen über den Geotropismus der Pflanzen seit KNIGHT. Wiss. Beil. z. Ber. d. Realschule in Eilbeck 1898/99.
- SCHOLTZ, M.: Die Orientierungsbewegungen des Blütenstieles von *Cobaea scandens* CAV. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen von F. COHN 6, 305. 1893.
- SCHTSCHERBACK, J.: Die geotropische Reaktion in gespaltenen Stengeln. Beih. z. Botan. Zentralbl. 25, I, 358. 1910.
- SCHULZ, H.: Über Korrelationen zwischen den Blütenteilen und den geotropischen Bewegungen der Blütenschäfte usw. Jahrb. f. wiss. Botanik 60. 1921.
- SCHULZE, E. und CASTARO: Über den Tyrosingehalt der Keimpflanzen von *Lupinus albus*. HOPPE-SEYLERs Zeitschr. f. physiol. Chem. 50, 508. 1907.
- SCHUMACHER, M.: Dekapitation und geotropische Krümmungsfähigkeit von Sprossen. Jahrb. f. wiss. Botanik 62, 420. 1923.
- SCHWENDENER, S. und KRABBE, G.: Untersuchungen über die Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten. Abh. d. Akad. d. Wiss. Berlin, Mathem. naturw. Kl., Abh. I, S. I. 1892.
- SCHWIECKER, FR.: Untersuchungen über die Postflorationsbewegungen einiger Geraniceen. Botan. Arch. 6, 206. 1924.
- SCOTT, D. H.: Studies in fossil plants I, II. 3. Aufl. London 1920, 1923.
- SELIBER, G.: Variationen von *Jussiaea repens* mit besonderer Berücksichtigung des bei der Wasserform vorkommenden Aerenchym. Diss. Halle 1905.
- SEUBERT, E.: Über Wachstumsregulatoren in der Koleoptile. Zeitschr. f. Botanik 17, 49. 1925.
- SEYBOLD, A.: Über die Drehung bei der Entfaltungsbewegung der Blätter. Botan. Abh. 1925, Heft 6.
- SIERP, H. (1): Die Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung. Jahrb. f. wiss. Botanik 55, 343. 1915.
- (2): Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei der Koleoptile von *Avena sativa* usw. Zeitschr. f. Botanik 13, 113. 1921.
- (3): Reizphysiologie der Pflanzen. Übersichtsreferat. Jahresbericht über die gesamte Physiologie 1922. 501.
- SIMON, S. (1): Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen. Jahrb. f. wiss. Botanik 45, 351. 1908.
- Untersuchungen über den autotropischen Ausgleich geotropischer und mechanischer Krümmungen der Wurzeln. Ebenda 51, 81. 1912.
- SMALL, J. (1): Changes of electrical conductivity under geotropic stimulation. Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B 90, 349. 1918.
- (2): A theory of geotropism: with some experiments on the chemical reversal of geotropic response in stem and root. New Phytologist 19, 208. 1920.

- SNOW, R. (1): The conduction of geotropic excitation in roots. *Ann. of botany* 37, 43. 1923.
- (2): Further experiments on the conduction of tropic excitation. *Ibid.* 38, 163. 1924.
- SÖDING, H. (1): Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 64, 587. 1925.
- (2): Über den Einfluß der jungen Inflorescenz auf das Wachstum ihres Schaftes. *Ebenda* 65, 611. 1926.
- SONNTAG, P.: Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. *Ebenda* 39, 71. 1904.
- SPERLICH, A. (1): Untersuchungen an Blattgelenken. *Jena* 1910.
- (2): Über Krümmungsursachen bei Keimstengeln und beim Monokotylenkeimblatt usw. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 50, 502. 1912.
- (3): Gesetzmäßigkeiten im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulse. *Ebenda* 56, 155. 1915.
- STAHL, E. (1): Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 2, 383. 1884.
- (1a): Zur Biologie der Myxomyceten. *Botan. Zeit.* 42, 145. 1884.
- (2): Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. *Botan. Zeitg.* 55, I, 71. 1897.
- STARK, P. (1): Das Resultantengesetz in der Pflanzenphysiologie. *Naturwissenschaften* 34, 201. 1919.
- (1a): Über die Gültigkeit des Resultantengesetzes beim Haptotropismus. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 58. 1918.
- (2): Das WEBERSCHE Gesetz in der Pflanzenphysiologie. *Zeitschr. f. allg. Physiol.* 18, 371. 1920.
- (3): Geotropische Reizleitung bei Unterbrechung des organischen Zusammenhanges. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 42, 125. 1924.
- STEINECKE, F.: Zur Polarität von *Bryopsis*. *Botan. Archiv* 12, 97. 1925.
- STERN, K.: Beiträge zur Kenntnis der Nepenthaceen. *Flora* 109, 213. 1917.
- STOPPEL, R. (1): Über die Bewegungen der Blätter von *Phaseolus* bei Konstanz der Außenbedingungen. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 30 (33). 1912.
- (2): Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von verschiedenen Außenfaktoren. *Zeitschr. f. Botanik* 8, 609. 1916.
- (3): Die Pflanze in ihrer Beziehung zur atmosphärischen Elektrizität. *Ebenda* 12, 529. 1920.
- (4): Beitrag zum Problem der Perception von Licht- und Schwerkraft durch die Pflanze. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 62, 563. 1923.
- STREETER, S. G.: The influence of gravity on the direction of growth of *Amanita*. *Botan. gaz.* 48, 414. 1909.
- SÜSSENGUTH: Untersuchungen über Variationsbewegungen der Blätter. *Jena* 1922.
- TEODORESCU, E. C.: Observations sur la nutation révolutive des tiges volubiles. *Ann. des sciences nat., botan., 10. sér.* 7, 446. 1925.
- THEUNE, E.: Beiträge zur Biologie einiger geokarper Pflanzen. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen von F. COHN* 13, 285. 1916; auch *Diss. Halle* 1916.
- TISCHLER, G.: Untersuchungen an Mangrove- und Orchideenwurzeln mit spezieller Beziehung auf die Statolithentheorie des Geotropismus. *Ann. du jardin botan. de Buitenzorg.* 3. suppl., 1. part., 131. 1910.

- TONDERA, F.: Über die geotropischen Vorgänge an orthotropen Sprossen. Krakau 1911.
- TROLL, K. (1): Die Entfaltungsbewegungen der Blütenteile und ihre biologische Bedeutung. *Flora* 115, 191. 1922.
- (2): Über Staubblatt- und Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung. *Ebenda* 115, 293. 1922.
- TRÖNDLE, A. (1): Der zeitliche Verlauf der geotropischen Reaktion und die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Koleoptile. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 52, 186. 1913.
- (2): Untersuchungen über die geotropische Reaktionszeit und über die Anwendung variationsstatistischer Methoden in der Reizphysiologie. *Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges.* 51, 1. 1915.
- (3): Über die ersten Stadien der geotropischen Krümmung. *Vierteljahresschr. d. Naturf. Ges. in Zürich* 62, 371. 1917.
- (4): (Veröffentlicht von P. STARK): Untersuchungen über das Sinusgesetz bei der geotropischen Reaktion von *Lepidium*. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 60, 295. 1921.
- TRÜLZSCH, O.: Über die Ursachen der Dorsiventralität der Sprosse von *Ficus pumila* und einiger anderer Pflanzen. *Ebenda* 54, 1. 1914.
- TURESSON, G.: The cause of plagiotropy in maritime shore plants. *LUNDS Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2*, 16, Nr. 2. 1919.
- V. UBISCH, G.: Die Wirkungen der Schwerkraft auf Haupt- und Nebenwurzeln. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 64, 651. 1925.
- ULEHLA, VL.: Studien zur Lösung des Windeproblems. *Bot. Notiser* 1920. 1.
- URSPRUNG, A. (1): Exzentrisches Dickenwachstum von Stämmen und Ästen. *Beih. d. Botan. Zentralbl.* 19, I, 213. 1905.
- (2): Untersuchungen über die Festigkeitsverhältnisse an exzentrischen Organen usw. *Ebenda* 197, 393. 1906.
- (3): Die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums. *Biol. Zentralbl.* 24, 257. 1906.
- und BLUM, G. (1): Dürfen wir die Ausdrücke osmotischer Werte usw. synonym gebrauchen? *Biol. Zentralbl.* 40. 1920.
- (2): Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 63, 1. 1924.
- (3): Eine Methode zur Messung polarer Saugkraftdifferenzen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 63. 1925.
- VÖCHTING, H. (1): Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878/84.
- (2): Über Spitze und Basis in den Pflanzenorganen. *Botan. Zeitg.* 38, 593. 1880.
- (3): Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882.
- (4): Über die Regeneration der Marchantien. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 16, 367. 1885.
- (5): Über Zygomorphie und deren Ursachen. *Ebenda* 17, 297. 1886.
- (6): Über Transplantationen am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.
- (7): Über den Einfluß niederer Temperaturen auf die Sproßrichtung. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* 16, 37. 1898.
- (8): Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. *Botan. Zeitg.* 64, 101. 1906.
- (9): Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers II. Tübingen 1918.
- Voss, W.: Neue Versuche über das Winden des Pflanzenstengels. *Botan. Zeit.* 60, 1. Abt., 231. 1902.

- DE VRIES, H. (1): Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzenteile. Arb. d. Botan. Inst. Würzburg 1, 223. 1872.
- (2): Über die Aufrichtung des gelagerten Getreides. Landwirtsch. Jahrb. 9, 473. 1880.
- WÄCHTER, W.: Chemonastische Bewegungen der Blätter. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 25, 379. 1908.
- WAIGHT, F. M. O.: On the presentation time and latent time for reaction to gravity in fronds of *Asplenium bulbiferum*. Ann. of botany 37, 55. 1923.
- WEBER, F. (1): Die Viskosimetrie des lebenden Protoplasmas. Kolloid-Zeitschr. 20, 169. 1917.
- (2): Die Messung der Plasmaviskosität lebender Pflanzenzellen. Naturwissenschaften 5, 56. 1917.
- G. und F.: Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. Jahrb. f. wiss. Botanik 57, 129. 1916.
- U.: Über Wachstum und Krümmung unverletzter und halbiertes Koleoptilen nach geotropischer Reizung. Jahrb. f. wiss. Botanik. 1926 (im Druck).
- v. WEIZSÄCKER, V.: Einleitung zur Physiologie der Sinne. Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. 11. Berlin 1926.
- WENT, F. A. F. C.: On a new clinostat after DE BOUTER. Kon. Akad. v. wet. (Amsterdam) 25. 1922.
- WIEDERSHEIM, W.: Studien über photonastische und thermonastische Bewegungen. Jahrb. f. wiss. Botanik 40, 230. 1904.
- WIESNER, J. (1): Untersuchungen über den Einfluß der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane I. Die Anisomorphie der Pflanzen. Sitzber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I 101. 1892.
- (2): Über Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 13, 481. 1895.
- (3): Experimenteller Nachweis paratonischer Trophien beim Dickenwachstum des Holzes der Fichte. Ebenda 14, 180. 1896.
- (4): Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitzber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I 111, 733. 1902.
- WINKLER, H. (1): Über Polarität, Regeneration und Heteromorphosen bei *Bryopsis*. Jahrb. f. wiss. Botanik 35, 444. 1900.
- (2): Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Pflanzen. Handwörterb. d. Naturwiss. 3, 634. 1913.
- WORTMANN, J. (1): Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Botan. Zeit. 45, 785. 1887.
- (2): Einige weitere Versuche über die Reizbewegungen vielzelliger Pflanzenorgane. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 5, 459. 1887.
- ZAEPFFEL, E.: Contribution à l'étude du géotropisme. Ann. d. sc. nat. Bot. sér. 10, 5, 97. 1923.
- ZEHENDNER, S. M.: Über Regeneration und Richtung der Seitenwurzeln. Flora 117, 301. 1924.
- ZIEGLER, A.: Beiträge zur Kenntnis des Andröceums und der Samenentwicklung einiger Melastomataceen. Bot. Arch. 9, 398. 1925.
- ZIELINSKI, F.: Über die gegenseitige Abhängigkeit geotropischer Reizmomente. Zeitschr. f. Botanik 3, 81. 1911.
- ZIMMERMANN, W. (1): Neue einzellige Helgoländer Meeresalgen. Zugleich ein Beitrag zur Polaritätsfrage der Algen. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 41, 285. 1923.

- ZIMMERMANN, W. (2): Untersuchungen über den plagiotropen Wuchs von Ausläufern. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 63, 390. 1924.
- (3): Über die längsangreifende Schwerkraft und das Sinusgesetz I und II. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 42 (39). 1924.
- (4): Kritische Bemerkungen zu einigen biologischen Problemen I. Nastie und Tropismus. *Biol. Zentralbl.* 45, 550. 1925.
- ZOLLIKOFER, K. (1): Untersuchungen zur Statolithentheorie I und II. *Beitr. z. allg. Botanik* 1, 399. 1918.
- (2): Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. *Rec. d. trav. bot. néerl.* 18, 237. 1912.
- (3): Die Beziehungen der postfloralen Blüten- und Fruchstielbewegungen von *Tussilago farfara* zur Befruchtung und Fruchtentwicklung. *Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich* 69, 227. 1924.
- (4): Über geotropische Krümmungen von Paniceenkoleoptilen bei gehemmter Reizleitung. *Planta* 2, 10. 1926.

#### Nachschrift.

Nach Drucklegung der vorliegenden Arbeit erschien eine Untersuchung von BRAUNER „Über das geo-elektrische Phänomen“ (*Kolloidchem. Beih., AMBRONN-Festschr.* 1926. 143). BRAUNER stellte hier fest, daß man — entsprechend den „Iontheorien“ der Geosuszeption (vgl. oben S. 130ff.) — in einem beliebigen Pflanzenorgan durch einfaches Horizontallegen eine elektrische Potentialdifferenz zwischen Ober- und Unterseite erzeugen kann. Diese Potentialdifferenz (2—3 M.V., positiver Pol auf der Unterseite) wurde in prinzipiell gleicher Weise festgestellt bei Sprossen und Wurzeln sowohl in lebendem wie abgetötetem Zustand, ja sogar bei Pergamentscheibchen, die mit einer Lösung von Alkalichlorid getränkt waren. Da dies elektrische Phänomen sich auch an Pflanzenorganen mit verkleisterter Stärke zeigte, kann eine Verlagerung etwaiger „Statolithenstärke“ nicht die Ursache sein. Damit ist für die Iontheorien (insbesondere die CHOLODNYSche — vgl. S. 133f.) eine wertvolle physikalische Grundlage geschaffen. Künftige Untersuchungen müßten noch zeigen, ob diese Potentialdifferenzen tatsächlich irgend etwas mit der Geosuszeption zu tun haben.

# Der Harnstoff im Haushalt der Pflanze und seine Beziehung zum Eiweiß.

Von A. KIESEL, Moskau.

## Einleitung.

Die lebende Natur kennt keine scharfen Grenzen und besteht aus einer stark verzweigten Reihe allmählich ineinander übergehender Gebilde, von denen nur die entfernteren Glieder stark voneinander abweichen und doch, teilweise durch lebende, teilweise durch schon ausgestorbene und von der Erde verschwundene Übergangsformen verbunden sind.

Trotz der großen Vielgestaltigkeit der lebenden Wesen und trotz der verschiedenartigen chemischen Bestandteile, die wir in denselben antreffen, gibt es doch ganz allgemeine morphologische und physiologische Grundlagen, die keinem der lebenden Geschöpfe fehlen können. Die morphologische Grundlage lebender Wesen besteht in dem ganz allgemeinen Zellenbau, die physiologische in dem ganz allgemeinen Aufbau aus gleichem Material und in dem grundsätzlich gleichen Stoff- und Kraftwechsel.

Je weiter wir in der Erforschung biologischer Fragen vorrücken, desto mehr tritt uns die nahe Verwandtschaft lebender Wesen vor Augen. Trotz der immer anwachsenden Vielgestaltigkeit der biologischen Fragen, die immer mehr aus dem Biologen einen Forscher mit streng begrenztem Forschungsgebiet und Interessen machen, erfordert die Wissenschaft immer mehr und mehr, das Leben und die lebenden Geschöpfe als ein gemeinsames Ganzes zu behandeln, jede biologische Frage vom allgemeinen biologischen Standpunkte aufzufassen und jedes Gebiet der Forschung als ein Gebiet der vergleichenden Forschung hinzustellen.

So sind wir schon daran gewöhnt, nach jedem von der Wissenschaft entweder für die Tier- oder Pflanzenwelt errungenen und entdeckten Tatsachenmaterial, auch für den entsprechend anderen Teil lebender Wesen dieselben Geschehnisse und Erscheinungen aufzusuchen. Dieses Feststellen gelingt wohl auch immer, soweit die uns zu Gebote stehenden Kenntnisse und Methoden genügend sind und soweit es sich in dem oder jenem Falle um eine für das allgemeine Bestehen des Lebens notwendige und nicht um eine für die einzelnen Arten spezifische Bedin-

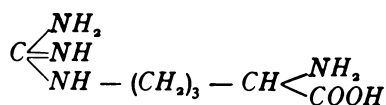


gung handelt. Freilich fällt es uns in verschiedenen, ja den meisten Fällen noch schwer, ein eindeutiges, allgemein anerkanntes Urteil darüber zu fällen, ob das betreffende morphologische oder physiologische Merkmal zu den grundsätzlichen Lebensmerkmalen oder zu den art-spezifischen Merkmalen zuzurechnen ist, und wir können dabei noch lange nicht genügend vielen Fehlern entgehen, die wir doch allmählich bei weiterem Vorrücken unseres positiven Wissens zu beseitigen hoffen.

Die allgemeine Abstammung aller lebenden Wesen von einem Urstamm scheint wohl in keiner Richtung so in allen ihren Einzelheiten klar vor uns zu liegen als in den Resultaten der Untersuchung des chemischen Aufbaues und der in lebenden Wesen vorgehenden Stoffwechselprozesse, wenn wir auch weit davon entfernt sind, uns eine vollständige Vorstellung über alles Sein und Geschehen im Organismus zu bilden und nur einen ganz geringen Teil davon wissen, was die Wissenschaft zu erforschen bestrebt ist.

Zu den allgemeinen Merkmalen lebender Wesen gehören die Eiweißstoffe, die, wie auch wohl noch andere Stoffe, als Körpergruppe gemein, als Individuum aber sehr spezifisch sind. Diese Spezifität, durch die sich jede Art der Organismen von der anderen unterscheidet, beruht auf der verschiedenen Kombination, der verschiedenen Zahl, dem Fehlen oder der Neuzugabe gewisser, als Spaltungsprodukte des Eiweißes frei auftretender Atomgruppierungen.

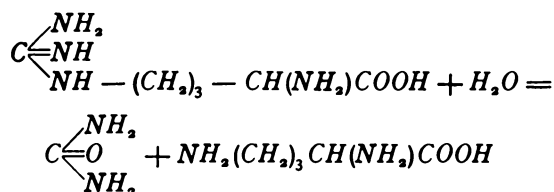
Unter diesen Spaltungsprodukten finden sich mehrere, die in keinem der bis jetzt untersuchten Eiweißkörper fehlen und die somit als Grundatomgruppen im Eiweiß gebunden vorkommen. Als eine von den ganz allgemein verbreiteten, in keinem Eiweißkörper anscheinend fehlenden Atomgruppierungen tritt die Arginingruppierung auf<sup>1)</sup>, der als Spaltungsprodukt, also im freien Zustande, als Arginin, das beifolgende Formelbild zukommt:



Ob der betreffende Eiweißkörper aus dieser oder jener Art von lebenden Wesen erhalten worden ist oder ob er zur beliebigen Eiweißgruppe gehört, immer finden wir, daß Arginin unter seinen sowohl durch Säurehydrolyse, als auch durch Fermentwirkung erhaltenen Zerfallprodukten anwesend ist.

Nun spaltet das Arginin aber unter Alkaliwirkung leicht den als Endprodukt des tierischen Körpers auftretenden Harnstoff ab:

<sup>1)</sup> Einzelne dem gesagten widersprechende Angaben über das Fehlen des Arginins (im Elastin, BERGH [20], HEDIN [94], sind durch die zu der Zeit noch mangelhafte Methodik aufgeklärt worden (KOSSEL und KUTSCHER [141]).



und bildet den einzigen, natürlich vorkommenden und dem Eiweiß entstammenden Körper, aus dem das Entstehen des Harnstoffes uns leicht verständlich erscheint.

Schon daraus würde man, freilich mit einer gewissen Vorsicht, den Schluß ziehen können, daß Harnstoff nicht nur für das Tierreich, sondern auch für das Pflanzenreich einen normal im Organismus entstehenden Körper darstellen müsse.

Der Harnstoff wurde als Ausscheidungsprodukt des tierischen Körpers im Harne von ROUELLE im Jahre 1773 entdeckt und dann von FOURCROY und VAUQUELIN daraus rein erhalten. Aber erst nach 130 Jahren gelang es BAMBERGER und LANDSIEDL (12) den Harnstoff in Pflanzen auffindig zu machen. So ist es denn verständlich, daß unsere Anschauungen über die Bildung und die Rolle des Harnstoffes im Organismus sich auf Grund von tier- und menschenphysiologischen Versuchen und Beobachtungen entwickelten.

Der erste Hinweis auf die allgemeine Verbreitung des Harnstoffes im Pflanzenreiche wurde dann im Jahre 1911 von A. KIESEL erbracht (122).

Wenn wir auch für gewöhnlich den Harnstoff als typisches Produkt der Tierwelt bezeichnen, so ist sein Auffinden in Tieren doch nicht so allgemein, wie man es auf Grund dieser Bezeichnung erwarten könnte. Beim Menschen, bei allen Säugetieren, bei den Amphibien und Fischen ist die Bezeichnung völlig zutreffend und der Harnstoff bildet hier das hauptsächlichste stickstoffhaltige Endprodukt des Eiweiß- und des Aminosäurenabbaues, welches bei Fleischfressern unter reichlicher Ernährung mit Eiweißstoffen bis 97—98 vH des Gesamtstickstoffes des Harnes einschließen kann (205). Aber schon bei den meisten Vögeln und Reptilien wird der Harnstoff durch einen anderen Körper im Stickstoffhaushalt vertreten, nämlich durch Harnsäure. Bei einer ganzen Reihe von wirbellosen Tieren ist Harnstoff wieder aufgefunden worden (62), doch ist die Rolle des Harnstoffes hier vielleicht beschränkter und statt des Harnstoffes treten hier auch vielfach Ammoniumsalze und einfache Amine auf (260).

Es wird daraus schon wahrscheinlich, daß Harnstoff auch in Pflanzen nicht überall zu finden wäre, was auch der Fall ist.

## I. Die Harnstoff bildenden Gruppen der Eiweißkörper.

Als Quelle der Harnstoffbildung im Tierkörper stehen die Eiweißkörper da, wobei sowohl das zerfallende Organ- und Secreteiweiß, als auch das Nahrungseiweiß, und zwar bei normaler Ernährung hauptsächlich wohl letzteres bei der Entstehung des Harnstoffes beteiligt sind.

Seit den im Jahre 1856 zuerst erschienenen Arbeiten von BECHAMP<sup>1)</sup> (18), in denen dieser Forscher durch direkte Oxydation von Eiweiß den theoretischen Zusammenhang der Harnstoffbildung mit Eiweiß experimentell zu begründen suchte, und seit den Untersuchungen von THEILE (239), NASSE (181) und SCHUTZENBERGER (221), in denen sie den Zusammenhang der Harnstoffbildung mit dem Eiweiß durch Einwirkung von Alkalien nachweisen wollten, wobei SCHUTZENBERGER die Eiweißstoffe als komplexe Ureide ansah und diese Auffassung durch Bestimmungen von Ammoniak und Kohlensäure bei der alkalischen Hydrolyse begründete, ist die Frage über die direkte Entstehung von Harnstoff aus Eiweiß noch bis vor kurzer Zeit von verschiedenen Seiten besprochen worden.

DRECHSEL (44, 226, 95), der gegen den ureidartigen Aufbau des Eiweißes auftrat und nach dem Ursprung der bei alkalischer, nicht aber bei saurer Hydrolyse erscheinenden Kohlensäure fahndete, gelang es nachzuweisen, daß sich bei alkalischer Spaltung wirklich aus Eiweiß Harnstoff bildet, und zwar über Lysatin, das sich nach Feststellungen von HEDIN (93) als ein Gemisch von dem damals vor kurzer Zeit von SCHULZE und STEIGER (220) in Keimlingen der gelben Lupine aufgefundenen Arginin und dem von DRECHSEL (45) entdeckten Lysin erwies. Damit konnte die Rolle des Arginins als direkter Harnstoffbildner aus Eiweiß festgelegt werden. Die Harnstoffbildung stellt dabei einen hydrolytischen Vorgang vor (63, 210, 218), da bei der Oxydation von Eiweiß (161, 151, 147, 24) und Arginin (25, 148) nicht Harnstoff, sondern Guanidin entsteht.

Entsprechend dem Arginingehalt in verschiedenen Eiweißstoffen<sup>2)</sup> des Körpers und der Nahrungstoffe kann demnach der Harnstoff in mehr oder weniger großen Mengen direkt durch hydrolytische Prozesse entstehen.

Ungeachtet dessen, daß die Quelle der direkten Harnstoffbildung aus Eiweiß in dessen Arginingruppen festgestellt wurde, fanden sich dennoch in späterer Zeit Anhänger der Ureidtheorie für den Aufbau

<sup>1)</sup> Gegen BECHAMP: STÄDELER und NEUKOMM (229), SUBBOTIN (230), LOEW, O. (160), TAPPEINER (238). Bestätigung: RITTER, E. (201).

<sup>2)</sup> 1—16,6 vH, im Mittel 8,25 vH (22 Eiweißkörper), wobei die bis 87,4 vH Arginin bei der Spaltung liefernden basischen Protamine, die bisher nur im Fischsperma aufgefunden sind (KOSSEL, A. [142]) nicht mitgerechnet sind.

der Eiweißkörper, die ihre Anschauung auf der Entstehung von Kohlensäure aus Eiweiß bei saurer Hydrolyse begründeten, bei der das Arginin nicht beteiligt sein konnte. Es möge hier nur auf die Arbeiten von LIPPICH (156), ANDERSEN und ROED MÜLLER (8) und DUNN (47) verwiesen werden<sup>1)</sup>.

Da wir noch lange nicht imstande sind, uns eine vollständige Vorstellung über den Aufbau des Eiweißmoleküls zu bilden (2, 246) und lange noch nicht alle bei der Eiweißspaltung entstehenden Produkte zu fassen verstehen<sup>2)</sup>, so kann die Möglichkeit der Existenz ureidartiger Bindungen<sup>3)</sup> in Eiweißkörpern und die daraus folgende Möglichkeit einer andersartigen direkten Entstehung einer gewissen Menge von Harnstoff, als aus den Arginingruppen, nicht ohne weiteres abgelehnt werden.

Dazu kommt noch der Nachweis, daß Arginin wohl nicht den einzigen guanidinhaltigen Komplex des Eiweißmoleküls bildet und nebenbei andere Guanidingruppen in diesem enthalten sind.

Da nach den Erfahrungen von ORGLMEISTER (185) die Oxydation des Arginins quantitativ verlaufen sollte und das Guanidin, das sich dabei bildet, leicht quantitativ abgeschieden wird, so konnte man nach der bei Oxydation aus Eiweiß gebildeten Guanidinmenge die im Eiweiß enthaltene Argininmenge berechnen. Trotzdem sich aber Guanidin bei der Oxydation doch teilweise zersetzt<sup>4)</sup> (151, 152), konnten OTORI (188, 24) nachweisen, daß bei der Oxydation von Eiweiß bedeutend höhere Werte sich berechnen lassen, als dem quantitativ in Substanz abgeschiedenen Arginin entspricht. Außerdem konnte OTORI noch bei der Säurehydrolyse von Pseudomucin Guanidin neben Arginin nachweisen<sup>5)</sup>.

Obleich KUTSCHER und SEEMANN (149) das überschüssig gefundene Guanidin auf die der Säurewirkung genügend Widerstand leistenden Guanidinkomplexe zurückführten, die erst durch Oxydation das Guanidin in Freiheit setzten, wodurch dieses Guanidin auch vom Arginin abstammen konnte, wurde von KOSSEL und WEISS eine neue Bestätigung

<sup>1)</sup> Vgl. die vielfach bestrittenen und nicht bestätigten Angaben von A. JOLLES (117), der bei Oxydation in saurer Lösung Harnstoff mit 10 bis 90 vH des Gesamtstickstoffs des Eiweißes angab.

<sup>2)</sup> Die maximale Menge definierter Spaltungsprodukte des Eiweißes beträgt meistens 60—70 vH des gespaltenen Eiweißes und nur in einzelnen Fällen ist diese Menge auf 75,9 (Fibroin), 81,28 (Edestin), 84,73 (Gliadin) und 85,27 vH (Zein) gebracht worden. Nur für das einfachere, nur aus vier Arten von Aminosäuren aufgebaute Salmin ist vielleicht eine vollständige Abscheidung von Spaltungsprodukten (110,5 vH des gespaltenen Eiweißes) erreicht worden.

<sup>3)</sup> Es wäre von Interesse, dabei auf die letzthin von FOSSE (69) gemachte Angabe über das Auffinden von Ureiden in Pflanzen hinzuweisen (Ahornblätter, unreife *Phaseolus*-Früchte).

<sup>4)</sup> Durch Alkali.

<sup>5)</sup> In anderen Fällen der Eiweißhydrolyse wurde bis jetzt Guanidin noch nie aufgefunden.

des Bestehens von Guanidingruppen im Eiweiß erbracht, die nicht dem Arginin gehörten (140)<sup>1)</sup>.

In neuerer Zeit ist noch eine andere direkte Quelle neben Arginin aus Eiweiß für die Entstehung des Harnstoffes von McCANCE (32) angegeben worden, die vielleicht bei näherer Untersuchung mit den schon angeführten in Zusammenhang gebracht werden wird. Auch diese Quelle bildet Harnstoff, ohne mit Oxydationsprozessen verbunden zu sein. Nähere Angaben über die Natur der harnstoffbildenden Substanz sind aber noch nicht gemacht worden.

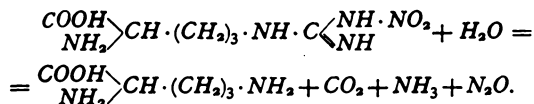
Endlich müssen wir auch an die Möglichkeit denken, daß ein, wenn auch vielleicht nicht zu großer Teil des von den lebenden Wesen produzierten Harnstoffes mit dem Nucleinstoffwechsel in Verbindung stehen kann, worauf die großen Mengen von Harnsäure hindeuten, die als stickstoffreiches Excret bei Vögeln und Reptilien eine so große Rolle spielen. In Pflanzen ist freilich die Harnsäure bis jetzt noch nicht aufgefunden worden und der dementsprechende Versuch von A. KIESEL (121) war erfolglos. Jedoch ist das aus der Harnsäure entstammende Allantoin in manchen Pflanzen nachgewiesen worden<sup>2)</sup>. Leider ist aber die theoretisch wahrscheinliche Umwandlung des Allantoins in Harnstoff im Organismus noch nicht festgestellt worden.

## II. Die Entstehung des Harnstoffes durch Eiweißabbau im Organismus.

Eine direkte Harnstoffbildung aus Eiweiß im Organismus könnte nach dem Gesagten also vielleicht auf mehrere Arten zustande kommen. Jedoch haben wir nur in bezug auf die Arginingruppen des Eiweißes vollkommene Gewißheit. Die Annahme der anderen Quellen, der Ureidgruppen, der unbekanntenen Guanidinkomplexe und des ganz unbekanntenen neuen Körpers, ist noch ziemlich unsicher und noch zu wenig geprüft.

Wenn im Vorigen die Möglichkeit der direkten Harnstoffbildung aus Eiweiß auf chemischem Wege besprochen wurde, so sollte das selbstverständlich nicht bedeuten, daß dabei keine Zwischenprodukte entstehen.

<sup>1)</sup> Dieses folgte daraus, daß bei der Einwirkung von Alkali auf Nitroeiweiß (Nitrodestin) eine größere Menge Stickstoffoxydul entwickelt wurde, als dieses bei Einwirkung auf die im Nitroeiweiß enthaltenen Nitroarginin-  
gruppen möglich wäre, nach der Gleichung:



<sup>2)</sup> Zuerst von SCHULZE, E. und BARBIERI (214).



Bald darauf wiesen KOSSEL und DAKIN (138, 139) die fermentative Natur des Argininzerfalles für eine Reihe von tierischen Organen nach und stellten zugleich fest, daß dieser unter Bildung von Harnstoff und Ornithin verlaufe, das Arginin also in gleicher Weise gespalten werde, wie es die Alkalien bewirken.

Das Ferment, welches weite Verbreitung in verschiedenen Organen besaß, wurde Arginase genannt und erwies sich gleich anderen Fermenten als ganz spezifisch auf Arginin eingestellt (138, 139, 200, 40, 21, 90, 231, 35).

Damit war also die direkte Entstehung von Harnstoff aus Eiweiß im Tierkörper durch zwei hintereinander folgende hydrolytische Fermentprozesse, die durch Tryptase und Arginase verursacht werden, klar gelegt und zugleich auch die schon im Jahre 1894 von RICHET (198, 89, 222) beobachtete Vermehrung der Harnstoffmenge während der Leberautolyse verständlich gemacht<sup>1)</sup>.

Die weiteren Untersuchungen über die Verbreitung der Arginase im Tierreich, die zugleich auch die Frage über die direkte Harnstoffbildung der Tiere einschließen mußten, führten zu dem Ergebnis, daß zwischen dem Arginasegehalt in der Leber der Wirbeltiere und der Befähigung dieser Tiere, als Endprodukt ihres Stoffwechsels Harnstoff im Harn auszuscheiden, die nächsten Beziehungen beständen. So konnten CLEMENTI (33) und EDLBACHER (49), denen auch HUNTER und DAUPHINEE (99) beistimmten, eindeutig nachweisen, daß die Säugetiere, Amphibien und Fische, die im Harn Harnstoff ausscheiden, in der Leber wirksame Arginase enthalten, wogegen die Vögel und Reptilien, deren Excretionsstoff Harnsäure ist, in der Leber der Arginase entbehren<sup>2)</sup>.

Obgleich der Harnstoff, wie wir weiter sehen werden, nicht nur dem Arginin bei Tieren entstammen muß, da die vom Tiere ausgeschiedene Menge von Harnstoff bedeutend größer ist als die, welche aus dem Arginin des Eiweißes geliefert werden kann, ist also dennoch die Beziehung zwischen Arginase und Harnstoffbildung im Organismus vorhanden. Daraus müßte man auf eine sehr komplizierte Regulation im Körper schließen.

Neben Arginase, die nur auf freies Arginin einzuwirken imstande ist, wurde schon von KOSSEL und DAKIN (139, 135) ein anderes Ferment entdeckt, das auf die gebundene Arginingruppe im Clupein spaltend einwirkt, ohne jedoch die Arginingruppierung dabei freizulegen. Aus dem bei Einwirkung eines Darmextraktes auf Clupein entstandenen

<sup>1)</sup> Die Harnstoffbildung wurde einer „diastase ureopoiétique“ zugeschrieben, die auf ein in der Leber enthaltenes krystallinisches Eiweißabbauprodukt einwirken sollte (199).

<sup>2)</sup> Vor kurzer Zeit stellte EDLBACHER den Zusammenhang zwischen Arginasegehalt und Geschlecht und Geschlechtsreife fest (51, 52).

$\beta$ -Clupeon wurde nach Säurespaltung statt Arginin teilweise dessen Spaltungsprodukt Ornithin erhalten. Es mußte also eine Harnstoffabspaltung im Eiweißmoleküle selbst entstanden sein. Ob das von MC CANCE (32) angegebene harnstoffbildende, mit der Arginase jedoch nicht identische, stark durch Sauerstoff geschädigte, nicht auf Arginin, sondern auf ein anderes unbekanntes Eiweißspaltungsprodukt einwirkende Ferment mit dem von KOSSEL und DAKIN angegebenen Ferment identisch oder von ihm verschieden ist, muß noch unentschieden bleiben. Auch müßte das wirkliche Vorhandensein dieser beiden harnstoffbildenden Fermente durch neue Versuche nachgeprüft werden.

Während die Tierphysiologen nach der Erforschung der Harnstoffbildung strebten, waren die Pflanzenphysiologen mit der Entstehung des Asparagins beschäftigt. Daher kam es, daß die Harnstofffrage im Pflanzenorganismus viel später erst die Aufmerksamkeit auf sich lenkte.

Schon a priori war zu erwarten, daß Harnstoff in den Pflanzen gebildet werde und daß die eben besprochenen Arten der direkten Harnstoffbildung aus Eiweiß im Tierkörper auch für die Pflanzen bestehen mußten. Die ursprüngliche Vorstellung, der Harnstoff sei nur ein übliches Produkt im Tierstoffwechsel, erwies sich allmählich als unhaltbar. Soweit die Bildung von Harnstoff mit einem destruktiven Abbau der Eiweißstoffe verbunden ist, muß der Harnstoff in gleichem Maße im Tier- und auch im Pflanzenkörper auftreten. Dies folgte schon daraus, daß die Eiweißkörper der Pflanzenwelt gewöhnlich sogar mehr Argininingruppen enthalten als die Eiweißkörper der Tierwelt, wenn wir einstweilen die nur in ganz speziellen Fällen (Fischsperma) auftretenden Protamine der Tiere beiseite lassen<sup>1)</sup>.

Mittlerer Argininingehalt in 35 Pflanzeneiweißkörpern 8,13 vH.

Mittlerer Argininingehalt in 42 Tiereiweißkörpern 5,40 vH.

Selbst bei Einschluß der bekannten Protamine erhalten wir bei der Berechnung des Argininingehaltes in tierischen Eiweißstoffen im Mittel 11,30 vH (I).

Es scheint also klar, daß im Pflanzeneiweiß eine nicht geringere Möglichkeit zum direkten Entstehen von Harnstoff vorliegt, als im Eiweiß der Tiere. Dabei muß das weitere Schicksal des Harnstoffes im Pflanzenorganismus ein anderes sein als beim Tiere, da ersterer

---

<sup>1)</sup> Es ist wohl möglich, daß Protamine auch in manchen Pflanzen anwesend sind, doch gelang es bisher noch nicht, dieselben nachzuweisen. Die einzige Angabe über das Auffinden von Protamin in Tuberkelbacillen von RUPPEL (202), die nur auf oberflächlicher Ähnlichkeit begründet war, findet keine Bestätigung in den Arbeiten von LONDON und RIWKIND (165) und SAKAE TAMURA (243). Vgl. auch S. TAMURA (244) und OMELIANSKI und SIEBER (189). Die Untersuchung von Fortpflanzungszellen, wo das Auffinden von Protaminen am wahrscheinlichsten war, konnte keinen Protamingehalt in diesen Zellen aufdecken (A. KIESEL [129, 130]).



keine Excretionsorgane wie dieses besitzt, um den Überschuß von Stickstoff hinauszubefördern und ihm auch, wenige Fälle vielleicht ausgenommen, der Stickstoff nicht im Übermaße zur Verfügung steht, wie es bei Tieren der Fall ist. Die Pflanze muß ihren Stickstoffhaushalt sehr ökonomisch betreiben und jeden Stickstoffverlust und noch mehr eine ständige Excretion desselben aufs sorgfältigste vermeiden (26). Den ökonomischen Verbrauch des Stickstoffes durch Pflanzen erkennt man ja schon daran, daß die Pflanze in allen Fällen, wo eine funktionelle Vertretung von Eiweiß durch Kohlenhydrate zulässig ist, z. B. beim Aufbau der als Skelett dienenden Zellwand, nicht Eiweiß, wie das Tier, sondern Kohlenhydrate zur Anwendung bringt.

Man wird also erwarten müssen, daß Harnstoff, soweit er sich in der Pflanze bildet, wieder, als höchst stickstoffreicher Körper, eine Verwendung finden muß.

Nun wissen wir aber heute tatsächlich, daß Harnstoffbildung und Harnstoffverbrauch in Pflanzen vorhanden ist.

Nachdem das vor etwa 120 Jahren von VAUQUELIN und ROBIQUET (248) in Pflanzen entdeckte Asparagin nicht mehr als die einzige beim Keimen der Samen (191) auftretende und dem Eiweiß<sup>1)</sup> (92) entstammende Verbindung angesehen werden konnte und andere krystallinische Produkte, welche sich vom Eiweiß ableiten ließen, aufgefunden wurden, entwickelte sich allmählich die Anschauung, daß Eiweiß in Pflanzen in gleicher Weise, wie bei der künstlichen Spaltung, in eine ganze Reihe quantitativ und qualitativ für jede Eiweißart beständiger Produkte mit relativ niedrigem Molekulargewicht zerfällt.

Ein großes Hindernis bei der Entwicklung dieser Vorstellung bildete die Verschiedenheit der bei künstlicher Hydrolyse und beim Keimen der Samen entstehenden Mischung der Spaltungsprodukte. Die größten Verdienste in der Aufklärung der Ursache dieser Verschiedenheit erwarb sich E. SCHULZE<sup>2)</sup>, der sich mit zahlreichen Schülern im Laufe von fast 40 Jahren mit der Erforschung des Stoffwechsels der Pflanzen beschäftigte.

Die Ursache der angegebenen Verschiedenheit besteht nun darin, daß der primär verlaufende Prozeß der Eiweißspaltung, der dieselben Produkte liefert, wie die künstliche Spaltung, durch sekundäre Prozesse verdunkelt wird. Die Zusammensetzung des primären Gemisches wird dabei derart verändert, daß manche primäre Produkte nicht mehr aufzufinden sind oder wenigstens ihre Quantität stark vermindert wird. Es entstehen gleichzeitig sekundäre Produkte, die bei der künstlichen

<sup>1)</sup> Das mit Gleis von HARTIG bezeichnete Produkt stellte ein Gemisch dar, in dem Asparagin die Hauptrolle spielte.

<sup>2)</sup> Ein Verzeichnis der von E. SCHULZE veröffentlichten Arbeiten findet sich in den Verhandl. d. schweiz. naturforsch. Ges. 1912, Beilage Nekrologe, und in The biochem. bull. 1912 ii. 1.

Spaltung fehlen und die teilweise einem weiteren Zerfall, teilweise einer dem Zerfalle folgenden Synthese ihren Ursprung verdanken. Je weiter die Entwicklung der keimenden Pflanzen auf Kosten des Reserveeiweißes vorrückt, desto größer wird der Unterschied und desto mehr weicht das Gemisch der aus der Pflanze abscheidbaren Produkte von dem primären Eiweißspaltungsgemische ab.

Das bei der Proteolyse des Eiweißes in der Pflanze ständig gebildete Arginin teilt das gleiche Schicksal mit den anderen primären Spaltungsprodukten und unterliegt einer weiteren Veränderung. Oft ist dadurch die Menge des in der Pflanze aufgefundenen Arginins nur gering, oft ist das Arginin überhaupt nicht mehr nachzuweisen, obgleich es durchaus primär in entsprechenden Mengen aus Eiweiß entstanden sein mußte.

Als nun E. SCHULZE (211) auf der Suche nach den vom Arginin ableitbaren Produkten in 3—4<sup>1</sup>/<sub>2</sub> wöchentlichen etiolierten Keimpflanzen von *Vicia sativa* kein Arginin, sondern Guanidin auffand, verband er dieses Auftreten mit der von LOSSEN nachgewiesenen Entstehung des Guanidins bei Oxydation von Eiweiß, ohne es zuerst mit dem Nichtauftreten des Arginins in Zusammenhang zu bringen.

Später, nachdem BENECH und KUTSCHER die Entstehung von Guanidin bei der Oxydation von Arginin nachgewiesen hatten, brachten SCHULZE und WINTERSTEIN (219) das Auftreten des Guanidins in der Wicke mit dem in gleicher Weise in der Pflanze vorgehenden Oxydationsvorgang in Verbindung, wobei das Arginin bei seiner weiteren Umwandlung einem Oxydationsprozesse unter Guanidinbildung verfallen sollte (213, 216, 209). Da Guanidin aber nur in sehr wenigen Fällen in Pflanzen aufgefunden wurde, sollte das entstandene Guanidin seinerseits wieder weiter verändert werden. Selbst nach der Entdeckung der Arginase im Tierreich hielt SCHULZE noch an der eben vorgeführten Anschauung fest.

Obgleich auch bis zur jetzigen Zeit ein derartiger Abbau des Arginins weder in Tieren, noch in Pflanzen nachgewiesen werden konnte, könnte das später öfter in Pflanzen aufgefundene Guanidin vielleicht dennoch auf diese Weise entstehen (122, 125, 101, 242, 245) und vielleicht weiter zu Harnstoff verändert werden.

Der fermentative Charakter der Argininumwandlung folgte schon aus mehreren Beobachtungen von SCHULZE, die jedoch damals unaufgeklärt blieben. So fanden SCHULZE und CASTORO (215), daß die in Alkohol versenkten Keimpflanzen der gelben und weißen Lupine etwas mehr Arginin enthielten als die gleichen Keimpflanzen, die zuerst an der Luft gelagert und dann bei 65° getrocknet wurden. Infolge der bei solchem Trocknen stattfindenden Proteolyse mußte aber im letzteren Falle im Gegenteil eine größere Argininmenge erwartet werden. Ein noch geringerer Arginingehalt wurde in dem entsprechenden Quantum des ausgepreßten Saftes der Keimlinge der weißen Lupine gefunden.

Weiter fanden W. BUTKEWITSCH (27, 28<sup>1)</sup>) sowie SCHULZE und CASTORO (217) ein nur geringes Ansteigen der Hexonbasenmenge während der Autolyse von Keimpflanzen bei gleichzeitiger viel stärkerer Vermehrung der Monaminsäuremenge (217), welche lange nicht quantitativ abgeschieden werden konnte und deshalb weit größer sein mußte.

Da zu dieser Zeit das Vorkommen von Arginase in den Tieren schon bekannt war, besprachen SCHULZE und CASTORO die Möglichkeit der Beteiligung derselben in den von ihnen veranstalteten Versuchen. Aus der Abwesenheit von nachweisbarer Ornithinbildung (209) zogen die genannten Forscher den Schluß, daß die Möglichkeit einer in Betracht kommenden Beteiligung von Arginase abzulehnen sei, wobei ihre Mitwirkung nur in ganz geringem Maße zugelassen wurde. Später konnte aber A. KIESEL nachweisen (122, 127, 124), daß in den Versuchen von SCHULZE und CASTORO das Ornithin doch gebildet und anwesend war und demnach auch der Harnstoff gebildet sein mußte. Letzteres mußte auch aus dem von W. BUTKEWITSCH (28<sup>2</sup>), 209) während der Autolyse von Keimlingen nachgewiesenen Zuwachs des Amidstickstoffes gefolgert werden, welcher nach der Meinung des genannten Verfassers nicht einer Asparaginbildung zugeschrieben werden konnte.

Einen direkten Nachweis von fermentativer Argininspaltung durch Hefepreßsaft erbrachte SHIGA<sup>3)</sup> (225). JALOUSTRE (115) wies einen Argininzerfall durch einen Auszug aus *Aspergillus niger* nach. Dann folgte der Nachweis einer fermentativen (autolytischen) Argininzersetzung im ausgepreßten Saft grüner Keimpflanzen der gelben Lupine von A. Kiesel (119, 252); dieser Nachweis brachte zugleich die Erklärung für die von E. SCHULZE und CASTORO und von BUTKEWITSCH festgestellten und eben besprochenen Tatsachen der verminderten Arginin- und Gesamtbasenmenge durch fermentative Argininspaltung. In den verzeichneten Fällen wurden die aus dem Arginin gebildeten Körper nicht untersucht.

Durch Bakterienwirkung in einem Fäulnisversuch mit Arginin erhielt D. ACKERMANN (4) i-Ornithin statt des bei Arginasewirkung von KOSSEL und DAKIN für Tierorgane angegebenen d-Ornithin. Dieses erregt einige Zweifel, ob der stattgefundene Vorgang wirklich zu den rein fermentativen zugehört und durch Arginase verursacht war, wie es ACKERMANN später angibt (5).

Durch die soeben angeführten Untersuchungen war der fermentative Verlauf der Umwandlung, welcher das Arginin nach seiner Entstehung aus Eiweiß unterliegt, für Pflanzen nachgewiesen. Es konnte aber noch nicht festgestellt werden, welcher Art diese Veränderung des Arginins dabei war, und ob die in seltenen Fällen in Pilzen aufgefundenen

<sup>1)</sup> S. 49, a. a. O.

<sup>2)</sup> S. 22 u. folg., a. a. O.

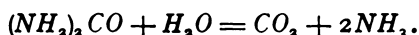
<sup>3)</sup> EDLBACHER [48] konnte die Angabe nicht bestätigen.

Harnstoffmengen mit Argininzerfall in Zusammenhang gebracht werden konnten.

Den endgültigen Nachweis, daß der Zerfall des Arginins in Pflanzen ebenso zustande komme wie im Körper der Tiere, und dabei ebenso Harnstoff und Ornithin entstehe, erbrachten die Untersuchungen von A. KIESEL (122, 131, 128, 123, 125), der das Vorhandensein von Arginase in Pflanzen feststellte.

KIESEL konnte dabei auch die Aufklärung bringen, weshalb das von E. SCHULZE gesuchte Ornithin von diesem Forscher nicht aufgefunden wurde. Das Nichtauffinden war durch die Mängel der zur Ornithinabscheidung gebräuchlichen Methodik verursacht (122, 127, 124). Bei der nötigen Vorsicht und beim Einhalten gewisser Bedingungen während des Abscheidens gelang es KIESEL immer das Auftreten des Ornithins beim Einwirken von Pflanzenarginase auf Arginin vollkommen sicher festzustellen und Ornithin dabei in Substanz zu erhalten.

Die Seltenheit des Auftretens von Harnstoff in Pflanzen, der jedoch immer beim Argininzerfall im Pflanzenorganismus entstehen mußte, und das Fehlen des Harnstoffes in mehreren Versuchen, die von KIESEL ausgeführt wurden, erklärte sich dadurch, daß das von TAKEUCHI (236) unlängst auch in höheren Pflanzen aufgefundene harnstoffspaltende Ferment, die Urease, deren weite Verbreitung auch von A. KIESEL festgestellt wurde (122, 126), in allen Fällen, wo KIESEL Harnstoff in seinen Versuchen vermißte, eine starke Tätigkeit entwickelte und so den Harnstoff nur in Form des aus ihm gebildeten Ammoniaks zum Vorschein kommen ließ:



Wo jedoch in den Versuchen Urease fehlte, oder vielleicht in einem inaktiven Zustande vorhanden war<sup>1)</sup>, konnte Harnstoff in Substanz abgeschieden und nachgewiesen werden.

Als somit die notwendige Entstehung von Harnstoff in den Pflanzen festgestellt wurde, äußerte sich A. KIESEL in dem Sinne, daß dem Harnstoff im Stoffwechsel der Pflanze eine bedeutende und allgemeine Stellung einzuräumen sei. „Wenn der Harnstoff nur in einem Falle<sup>2)</sup> in Pflanzen aufgefunden worden ist, muß dennoch seine Entstehung als ein sehr verbreiteter Vorgang angesehen werden. Seine Abwesenheit in den bisher untersuchten Pflanzenobjekten ist dadurch zu erklären, daß die Pflanzen ein ihn spaltendes Ferment enthalten und daß dadurch der Harnstoff entweder gleich nach seiner Bildung zersetzt wurde, oder, wenn vielleicht Harnstoff und Urease in verschiedenen Zellen enthalten waren, die Einwirkung des letzteren erst nach

<sup>1)</sup> Über die oft unmögliche Schätzung der Fermentmengen nach der Wirksamkeit der Fermentpräparate vgl. KIESEL, A. (123, 128, 144).

<sup>2)</sup> *Lycoperdon*-Arten.

dem zu der Untersuchung nötigen Zerkleinern begann. Jedoch gibt es Pflanzen, die keine oder fast keine Urease enthalten und in diesen Pflanzen muß Harnstoff gefunden werden, wenn auch vielleicht in viel kleineren Mengen, als bei *Lycoperdon bovista*" (S. 176—177) (122). Bei der Suche nach Harnstoff müßten zunächst diejenigen Pflanzen verwendet werden, die „Spuren oder keine Urease enthalten“. Da das Vermögen der Harnstoffspaltung bei Pilzen augenscheinlich geringer ist als bei manchen höheren Pflanzen, mußte man nach KIESEL hoffen, daß gerade in den Pilzen das Aufsuchen des Harnstoffes am erfolgreichsten sein werde.

Die von KIESEL in dem Gesagten vertretenen Vorstellungen erhielten eine volle Bestätigung in den folgenden Arbeiten. Man würde wohl aber jetzt nicht fehl gehen, die gleiche Vorstellung auch für das Tierreich aufzuzeichnen und eine allgemeine Regel für alle Lebewesen in bezug auf Harnstoff und Urease aufzustellen.

Ob Pflanze oder Tier, kann jedes Lebewesen sowohl Harnstoff als auch Urease enthalten, die sich in dem oder jenem Teile des Körpers entweder zeitlich oder räumlich gegenseitig ausschließen. Dieses Ausschließen zugunsten des einen kann für das andere durch Anpassung an die Lebensbedingungen ständig werden. Je nach dem Objekte wird demnach entweder ein gleichzeitiges Vorhandensein der Urease und des Harnstoffes im Körper auftreten, oder entweder Harnstoff oder Urease allein zu finden sein. Bei gleichzeitigem Vorhandensein von Harnstoff und Urease ohne räumliche Trennung muß Urease infolge Innenregulation der Zelle in inaktivem Zustande vorhanden sein.

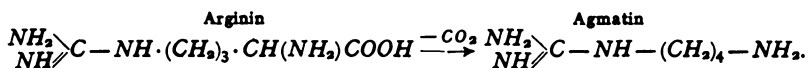
Unter den Pflanzenobjekten, die A. KIESEL auf Arginasegehalt untersuchte, bieten zwei ein besonderes Interesse, da gerade für diese die Möglichkeit einer anderen Art der Argininspaltung vorhanden war nämlich *Vicia sativa* und das Mutterkorn<sup>1)</sup>.

Auf Grund der schon besprochenen Untersuchungen von E. SCHULZE über die Bestandteile der Keimpflanzen von *Vicia sativa*, wo bei fehlendem Arginin Guanidin auftrat, konnte vermutet werden, daß in diesem Objekt der Argininzerfall durch einen Oxydationsprozeß unter Guanidinbildung erfolge. Andererseits fanden R. ENGELAND und F. KUTSCHER (56) im Mutterkorn das Agmatin auf, welches früher A. KOSSEL (136)<sup>2)</sup> in Heringssperma entdeckt hatte, und das in nächster Beziehung zum Arginin stehen mußte<sup>3)</sup>:

<sup>1)</sup> Eine andere durch Oxydation verursachte Spaltung des Arginins nehmen A. KOSSEL und F. CURTIUS (137) auch für arginasefreie Bacterienarten an.

<sup>2)</sup> In niederen Tieren wurde das Agmatin später von F. HOLTZ (98) nachgewiesen.

<sup>3)</sup> H. MÜLLER (178) hält es auch für möglich, daß Agmatin nicht aus Arginin entstehe.



Jedoch sowohl in anderen als auch in diesen Pflanzenobjekten konnte nur die normale fermentative Argininspaltung unter Harnstoff- und Ornithinbildung entdeckt werden.

Später konnte S. HINO (96) und KOSSEL und CURTIUS (137) Arginase auch in einigen Bakterienarten auffinden, die gleichzeitig auch Urease enthielten.

Der Möglichkeit des Bestehens von Guanidingruppen im Eiweißmolekül, die jedoch nicht dem Arginin angehören, wurde schon erwähnt. Im Zusammenhang damit wäre die Entstehung eines, vielleicht nur kleinen Teiles des Harnstoffes im Organismus durch eine gleichartige Spaltung dieser Guanidingruppen unter Bildung von Harnstoff sehr annehmbar. Doch wissen wir noch nichts darüber. Was das Guanidin selbst anbetrifft, so ist für diesen Körper bis jetzt noch kein fermentativ verlaufender Spaltungsprozeß nachgewiesen worden (179, 193, 225, 224, 40, 21, 122, 128, 125). Das Guanidin scheint demnach im Organismus ein sehr beständiges Produkt zu sein. Jedoch gelang es D. ACKERMANN (6) bei Einwirkung von Fäulnisbakterien die Bildung von Harnstoff aus Guanidin festzustellen. Daraus schließt ACKERMANN, daß auch in anderen Pflanzenzellen eine derartige Umwandlung möglich sei.

### III. Die Verbreitung der Urease.

Noch lange bevor der Harnstoff in Pflanzen aufgefunden wurde, war bekannt, daß Harnstoff unter Bakterieneinwirkung in Gärung gerät (249, 114, 190). Die Gärung wurde alsdann als ein unter der Einwirkung eines in den Bakterien enthaltenen Fermentes, der Urease, verlaufender Prozeß aufgeklärt (180, 175). Allmählich wurde die Zahl der harnstoffspaltenden Bakterien immer größer und man gelangte zur Vorstellung, daß Urease ein in Bakterien höchst verbreitetes Ferment darstellt.

Die Vorstellung, daß Urease ein nur den Bakterien eigenes Ferment sei, mußte aber aufgegeben werden, als es SEMAL (223), SHIBATA (224), KIKKOJI (133) und DOX (43) gelang, Urease in einzelnen Pilzen auffindig zu machen.

Kurz bevor die Arginase in Pflanzen von A. KIESEL entdeckt wurde, konnte TAKEUCHI (236) die Anwesenheit der Urease auch in höheren Pflanzen aufzeigen, und KIESEL (122, 126) erweiterte die Zahl der Urease enthaltenden Pflanzen noch mehr, wobei die Bedeutung der Anwesenheit von Urease dortselbst aufgeklärt wurde.

Die Untersuchungen von TAKEUCHI und von KIESEL zeigten deutlich, daß die höheren Pflanzen oft ein viel größeres Vermögen zur Harnstoffspaltung besitzen, als die sogenannten Harnstoffvergärer

unter den Bacterien, bei denen die höchste Harnstoffspaltung nur 46 vH des anwesenden Harnstoffes erreichte. Die von TAKEUCHI für Sojasamen gefundene Harnstoffspaltung erreichte 95 vH<sup>1)</sup>, die von KIESEL für Weizenkeime nachgewiesene 91 vH. Etwas später fand E. K. MARSHALL JR. (167) für Sojasamen sogar 98 vH.

Diese Befunde über die weite Verbreitung der Urease in höheren Pflanzen wurden später durch eine ganze Reihe von Forschern bestätigt und erweitert (118, 264, 177, 235, 57, 9, 123, 125, 19, 171, 182, 263) und führten dazu, die Vermittelung der streng spezifisch wirkenden und vielfach sehr aktiven Urease zur genauen Harnstoffbestimmung für klinische und wissenschaftliche Zwecke auszunützen (168). Es erwies sich als möglich, durch Entfernung der Spaltungsprodukte (192), die die Harnstoffspaltung nicht ganz zu Ende gehen lassen, diese vollständig zu machen und aus den gefundenen Ammoniakwerten den Harnstoff genau zu berechnen, ohne dabei die unvermeidlichen Fehler zu begehen, welche mit anderen Bestimmungsmethoden verbunden sind<sup>2)</sup>.

Von JANSEN (116) wurde etwas später die kombinierte Wirkung von Arginase und Urease zum Bestimmen des bei der Spaltung von Eiweißkörpern entstandenen Arginins verwendet. Das Spaltungsgemisch wurde dabei mit einem Arginasepräparat, dann, nach erfolgter Spaltung des Arginins, mit Urease stehen gelassen, wonach das Arginin sich bequem aus der dabei gebildeten Ammoniakmenge berechnen ließ.

Das gleiche Verfahren wurde von EDLBACHER und BONEM (50) zur vergleichenden Bestimmung des Arginasegehaltes in verschiedenen Tierorganen gebraucht. Es möge hier auch auf die von N. IWANOW (102) vorgeschlagene Modifikation des Verfahrens hingewiesen werden, in der statt der Bestimmung des unter Ureasewirkung entstandenen Ammoniaks der nach Arginasewirkung gebildete Harnstoff nach der Methode von R. FOSSE (63) als Dixanthylverbindung gefällt und gewogen wird.

Außer den höheren Pflanzen wurde die weite Verbreitung der Urease auch in den verschiedensten Gruppen von Pilzen nachgewiesen (122, 143, 65, 85, 87, 37, 110, 105, 112, 172), wo aber die Urease lange nicht so aktiv zu sein scheint<sup>3)</sup>. Leider sind noch nicht alle Gruppen des Pflanzenreiches auf Ureasegehalt geprüft worden; es dürfte aber Urease in ihnen anwesend sein.

Daß die weite Verbreitung der Urease außerhalb der Gruppe der

<sup>1)</sup> Ohne Abzug des im Pflanzenmaterial enthaltenen Ammoniaks berechnet.

<sup>2)</sup> Die praktische Anwendung der Urease zur Harnstoffbestimmung hat eine unzählige Menge von Arbeiten über Urease zutage gebracht. Auch das leichte Verfolgen der Harnstoffspaltung machte die Urease zu einem der in den letzten Jahren am meisten untersuchten Fermenten.

<sup>3)</sup> A. KIESEL, a. a. O.

harnstoffvergärenden Bakterien erst verhältnismäßig spät gefunden wurde, ist nur dem Umstand zuzuschreiben, daß der Harnstoff als typisches Tierprodukt angesehen wurde und niemandem früher der Gedanke kam, das Verhalten der in den Pflanzenzellen vorhandenen Fermente gegenüber Harnstoff zu prüfen. Wäre das früher geschehen, so würde die noch neue Frage über den Harnstoff in der Pflanze schon längst angegriffen worden sein, da doch der Nachweis der Urease durch das bei ihrer Einwirkung auf Harnstoff entstehende Ammoniak viel zu deutlich und ohne alle Hilfsmittel auszuführen ist. Die Harnstoffgärung ist ja seit altersher bekannt.

Als stickstoffhaltiger Bestandteil im Nährboden für Pilze und Bakterien ist Harnstoff jedoch schon öfters angewendet worden. Auch wurde seine Wirkung auf höhere Pflanzen untersucht. Die erhaltenen Resultate bei der Anwendung von Harnstoff als Nährstoff waren sehr verschieden und die Verschiedenheit der Angaben mußte auf starken Unterschieden der Objekte, ja vielleicht Rassen, in ihrem Ureasegehalt beruhen. Es muß wohl angenommen werden, daß Harnstoff als solcher, ohne zerlegt zu werden, für die Pflanze unbrauchbar ist, wogegen er bei Anwesenheit von Urease einen vorzüglichen Nährwert besitzt (174, 143, 155, 204, 22, 81, 247). Der Harnstoff kann wohl erst nach der Spaltung von lebenden Zellen assimiliert werden. Dies folgt auch aus den Versuchen von N. IWANOW, der in letzter Zeit die Erforschung der Harnstofffrage für Pilze sich zur Aufgabe stellte<sup>1)</sup> (105).

Aus der anscheinend schlechten direkten Verwendbarkeit des Harnstoffes folgt ganz klar die Bedeutung der Urease für alle Fälle, wo der Stickstoff desselben wieder in den Stoffwechsel eintritt.

Da wir immer von der Auffassung ausgehen müssen, daß Pflanzen und Tiere ihr Dasein einem gemeinsamen Ursprung verdanken, und dieses durch morphologische, sowie auch physiologische Tatsachen immer mehr bestätigt wird, so können wir der Vollständigkeit halber nicht umhin, hier auch der einschlägigen Verhältnisse im Tierreich zu gedenken.

Den analogen Prozeß der Harnstoffspaltung, wie im Pflanzenreich, auch für den Tierkörper festzustellen, wo Harnstoff eine viel bedeutendere Rolle zu spielen scheint<sup>2)</sup>, und zwar meistens nur als Ausscheidungsprodukt, gelang bis vor kurzer Zeit nicht sicher. In letzter Zeit sind aber neue Tatsachen über die Existenz der Urease im Tierkörper erbracht worden, obwohl ihre Bedeutung in vielen Fällen unklar erscheint.

Die erste Angabe über die Anwesenheit von schwach wirkender Urease in der Ochsenleber, welche M. JACOBY (113) im Jahre 1900 machte, konnte nicht weiter bestätigt werden. Demgegenüber ist der Prozeß

<sup>1)</sup> Siehe weiter unten.

<sup>2)</sup> Ob letzteres der Fall ist, muß noch durch Untersuchung einer größeren Anzahl von Objekten auf das Auftreten von Harnstoff geprüft werden.



der Harnstoffbildung aus Ammoniumcarbonat, den W. v. SCHROEDER (208, 61, 158) beim Durchbluten der Leber feststellte, ein allgemein anerkannter Vorgang<sup>1)</sup>. Den entgegengesetzten Prozeß der Harnstoffspaltung unter Ammoniakbildung konnten A. WAKEMAN und H. DAKIN (250) im gleichartigen Versuche nicht nachweisen. Auch in den meisten anderen Organen der Wirbeltiere wurden keine Anzeichen von Urease aufgefunden. Einzelne ältere Angaben (203, 237, 159a, 23) über Ureasegehalt in den Organen der Wirbeltiere werden noch bezweifelt<sup>2)</sup>.

In allerjüngster Zeit finden wir jedoch wieder Angaben, die uns ein freilich sehr beschränktes Auftreten von Urease in Wirbeltieren wahrscheinlich machen und zwar in solchen, die auf das Ausscheiden des überflüssigen Stickstoffs in Form von Harnstoff angewiesen sind. So konnten J. M. LUCK (163) und LUCK und SETH (164) Urease in der Magen- und Darmschleimhaut von Carnivoren und in einer geringeren Menge bei Herbivoren, nicht aber bei Nagetieren nachweisen.

Bei wirbellosen Tieren scheint die Urease viel verbreiteter zu sein. So konnte S. PRZYLECKI (196) dieselbe in der Schnecke, der Muschel, dem Regenwurm, dem Blutegel und dem Flußkrebse, ALBRECHT (7) in Meeressmollusken und L. LOEB und BODANSKI (159) im Blute, den Geweben und den Eiern des Schwertschwanzes nachweisen. Ob Harnstoffgehalt und Ureasebildung dabei im Zusammenhange standen, blieb unbestimmt, doch muß es als sehr wahrscheinlich gelten.

#### IV. Das Auftreten von Harnstoff in Pflanzen.

Der bis dahin nur als tierisches Stoffwechselprodukt bekannte Harnstoff wurde, wie schon gesagt, im Jahre 1903 von BAMBERGER und LANDSIEDL (12, 13) bei der Untersuchung der chemischen Bestandteile der reifen Fruchtkörper von *Lycoperdon bovista* L., und zwar in sehr beträchtlicher Menge, die 3,5 vH der Trockensubstanz erreichte, entdeckt. Der erste Gedanke der genannten Forscher, daß der Harnstoff dem Harne der weidenden Tiere entstamme und von den Pilzen nur aus dem Boden aufgenommen wäre, veranlaßte dieselben, den Boden, auf dem die Pilze wuchsen, auf Harnstoff zu prüfen, zugleich auch die Pilze auf den Gehalt der anderen Harnbestandteile zu untersuchen. Da beides negativ ausfiel, kamen die Forscher zu dem Schluß, der aufgefundene Harnstoff sei ein vom Objekte selbst produzierter Körper. Weiter wurden die Fruchtkörper von *Lycoperdon gemmatum* B. mit gleichem Resultat untersucht.

<sup>1)</sup> Bei Durchleiten des Salzes in künstlicher Lösung fand A. CLEMENTI keine Harnstoffbildung (36).

<sup>2)</sup> Die Urease, die O. STEPPUHN und X. UTKIN-LJUBOWZOFF (232) merkwürdigerweise gerade in der Leber anzutreffen hofften und auch nachzuweisen glaubten, stammte nach ihren Vermutungen aus der Pflanzennahrung, was aber durch ihre eigenen Versuche nicht bestätigt wurde.

Die Entdeckung des Harnstoffs rief erhöhtes Interesse hervor und in einer bald darauf folgenden Arbeit bestätigte GAZE (83) die Anwesenheit von Harnstoff in reifen Fruchtkörpern des erstgenannten Pilzes. Zugleich wurde der Harnstoff auch in unreifen Fruchtkörpern gefunden, was jedoch später BAMBERGER und LANDSIEDL mißlang.

Daraus ergab sich jedenfalls, daß der Harnstoff kein immer vorhandenes Stoffwechselprodukt in ein und demselben Pilze ist. Dies wurde durch die nachfolgend erwähnten Versuche von GORIS und MASCRÉ und N. IWANOW bestätigt. Auch konnte GAZE keinen Harnstoff in den Fruchtkörpern von *L. cervinum* auffinden.

Eine ganze Reihe von Pilzen wurde dann von GORIS und MASCRÉ (88) untersucht, wobei in den meisten Fällen der Harnstoff fehlte. In den reifen Fruchtkörpern des Champignons konnten die genannten Forscher jedoch eine noch größere Menge Harnstoff nachweisen, als früher in *Lycoperdon bovista* gefunden war, nämlich 4,3 vH der Trockensubstanz. Die Menge erwies sich in ein und derselben Art als sehr variabel und hing von dem Alter und von den Bedingungen ab, unter denen der Pilz aufgewachsen war. Die Angaben, daß der Champignon bei künstlicher Züchtung, im Gegensatz zu dem unter natürlichen Bedingungen aufgewachsenen, keinen Harnstoff enthalte, stehen dabei im Widerspruch mit den späteren Feststellungen N. IWANOWS, der die Bedingungen der Harnstoffbildung in Pilzen näher studierte.

Daß der Harnstoff nicht dem Boden entstamme, hielten GORIS und MASCRÉ für sicher, jedoch ließen sie die Vermutung zu, daß der Harnstoff beim Trocknen der Pilze an der Luft entstehen könnte. Diese Vermutung wurde aber nicht nachgeprüft. Die Bedeutung des Harnstoffes blieb GORIS und MASCRÉ völlig unklar.

Bei der Untersuchung von mycotrophen Pflanzen fand H. WEYLAND (259), dem leider die schon früher veröffentlichte Arbeit von A. KIESEL über Arginase- und Ureasegehalt in Pflanzen unbekannt geblieben war und der deshalb noch über die Entstehung des Harnstoffes in Pflanzen im Unklaren war, daß diese Pflanzen sich deutlich von den autotrophen durch ihren Harnstoffgehalt unterscheiden. Wenn nach WEYLAND Harnstoff auch in rein autotrophen Pflanzen auftreten kann, da der Eintritt desselben von außen sehr wahrscheinlich erscheint, konnte Harnstoff doch nur in mycotrophen nachgewiesen werden, und zwar sollte seine Anwesenheit in den obligat und einem Teile der fakultativ mycotrophen Pflanzen eine ganz gewöhnliche Erscheinung sein. In manchen Fällen traten statt Harnstoff Ammonsalze auf. Auch wurden Ammonsalze aus Harnstoff in verdunkelten, abgeschnittenen und der Kohlensäureassimilation entzogenen Mycotrophen gebildet. Die Knöllchenbakterien enthaltenden Pflanzen wiesen gleich autotrophen Pflanzen keinen Harnstoffgehalt auf. Statt dessen enthielten sie Ammonsalze.

Nachdem WEYLAND den Harnstoff in einigen Pilzen nachgewiesen

hatte, stellte er die Vermutung auf, daß andere Pilze auch Harnstoff enthalten und daß der in den mycotrophen Pflanzen angetroffene Harnstoff dem Pilze entstamme und vom Pilze aus in die mycotrophe Pflanze gelangt sei.

Bei der Besprechung des Ursprungs des in dem Pilze entstehenden Harnstoffs äußert WEYLAND die Meinung, das Auffinden desselben könne uns nicht verwundern, da doch die Saprophyten gleich den Tieren auf totes Eiweiß als Nahrung angewiesen seien, und im Falle ihnen genügend Stickstoff in organischer Bindung zur Verfügung stehe, ihnen zugleich auch die Möglichkeit gegeben sei, die unbrauchbaren und schwer zu verarbeitenden Stickstoffreste in hoch oxydierter Form als Endprodukte zu bilden<sup>1)</sup>. Theoretisch könnte die Notwendigkeit der Harnstoffbildung in Pflanzen durch das Auffinden der Arginase im Tierreich begründet werden, doch glaubt WEYLAND nicht an die Anwesenheit von arginin- und harnstoffspaltenden Fermenten in der herangewachsenen Pflanze, wobei er die Spaltung des sehr reaktionsfähigen Harnstoffes auch ohne Ferment verständlich und die Frage über die Existenz eines solchen Fermentes nicht sehr wesentlich findet. Da aber WEYLAND für Pilze die Existenz eines argininspaltenden Fermentes als wahrscheinlich annimmt, so denkt er sich die Entstehung des Harnstoffes in Pilzen durch dessen Wirkung.

Wenn wir in den soeben wiedergegebenen Anschauungen von WEYLAND auf Grund experimenteller Ergebnisse gewisse Korrekturen machen wollen, so würden seine Anschauungen den in letzter Zeit von N. IWANOW vertretenen Vorstellungen über die Rolle des Harnstoffes in Pilzen vollkommen entsprechen (s. unten).

Von einem ganz anderen Standpunkte sah aber KIESEL (122, 125) die Ursache der möglichen Anhäufung von Harnstoff in Pilzen an. Die Anhäufung mußte ihre Ursache im Fehlen oder in der geringen Menge anwesender Urease finden. Dieselben Anschauungen wurden auf Grund der experimentellen Angaben von KIESEL auch von G. TRIER (242) vertreten, der „diese Eigenschaft mancher Pilze, Harnstoff anzuhäufen, nicht etwa als eine besondere Fähigkeit derselben betrachtet, sondern im Gegenteil als ein Mangel an jenen Enzymen, die bei der höheren Pflanze so wirksam sind, daß eine Harnstoffanhäufung nicht zustande kommt“<sup>2)</sup>. Viel später wurde die Abwesenheit der Urease als Ursache der Harnstoffanhäufung auch von N. IWANOW hingestellt.

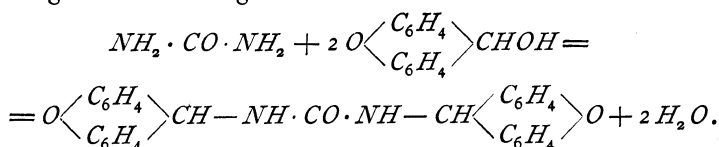
Die größten Verdienste der direkten Beweisführung über die ganz allgemeine Verbreitung des Harnstoffes in Pflanzen erwarb sich FOSSE, dem dies durch das von ihm entdeckte leichte und äußerst empfindliche Verfahren der quantitativen Fällung des Harnstoffes durch Xanthydrol

<sup>1)</sup> A. a. O. S. 10.

<sup>2)</sup> A. a. O. S. 59.

in essigsaurer Lösung gelang<sup>1)</sup> (63, 64). Dieses Verfahren erlaubt, den Harnstoff, selbst in ganz geringen Mengen, 0,01 mg, und bei äußerster Verdünnung, 1 : 1 000 000, mikrochemisch nachzuweisen, wobei auch zur vollständigen Identifikation die Anwesenheit von nur 0,05 g Harnstoff erforderlich ist. Nach Einführung der Mikroelementaranalyse läßt sich die zur Identifizierung erforderliche Menge Harnstoff wohl noch erniedrigen.

Die dabei entstehende Verbindung, Dixanthylharnstoff, entsteht gemäß folgender Gleichung:

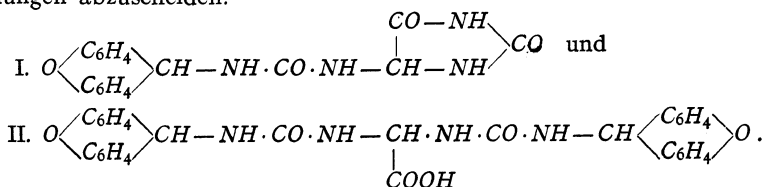


Dadurch wurden die früheren, bei weitem nicht quantitativen und den Nachweis von kleinen Mengen von Harnstoff nicht ermöglichenden Methoden der Harnstoffabscheidung in Form des Nitrats oder Oxalats ganz verdrängt. Außer den kleinen Mengen Harnstoff, die sich nach dieser Methode abtrennen lassen, besteht der Vorteil der Methode von FOSSE darin, daß das bei Anwendung der anderen Methoden nötige Einengen der Pflanzensäfte oder -auszüge unterbleiben kann (66), wodurch die Gefahr der Bildung von Ureiden (17, 157, 253, 259) beim Einengen der harnstoff- und aminosäurehaltigen Lösungen vermieden wird.

Freilich erfordert die Methode von FOSSE eine sorgfältige Identifikation des Dixanthylharnstoffes, die leider jetzt nicht immer ausgeführt wird, so daß viele Ergebnisse nicht genügend sicher werden und die Versuche an Beweiskraft verlieren. Dadurch können Irrtümer entstehen, die später nur sehr schwer zu verbessern sind.

FOSSE konnte nämlich für Allantoin eine dem Harnstoffe entsprechende Fällbarkeit als Monoxanthylallantoin nachweisen (67). Mit Hydantoinestern gibt Xanthydrol gleiche Verbindungen (68). Außerdem kann Xanthydrol wohl verschiedene andere Körper zur Ausfällung bringen, die ohne Identifikation als Harnstoff berechnet werden können<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Zur Veranschaulichung möge hier auf die vor kurzer Zeit von FOSSE (70) gemachte Angabe hingewiesen werden, in der er mitteilt, daß es ihm gelungen sei, aus Ahornblättern und grünen Phaseolusfrüchten durch das Xanthydrolverfahren Allantoin und Allantoinsäure als Xanthylverbindungen abzuscheiden.



Bei Anwendung der Xanthhydrolmethode zum Harnstoffnachweis gelang es R. FOSSE, den Harnstoff in einer ganzen Reihe von Pflanzenobjekten nachzuweisen, die sowohl zur Gruppe der Pilze als auch zu den höheren Pflanzen gehörten. Gleichzeitig berücksichtigte FOSSE auch die Möglichkeit der Harnstoffaufnahme vom Boden aus (71).

Zum größten Teile war die aufgefundene Harnstoffmenge nur ganz gering, was mit der Anwesenheit von Urease in den Pflanzen in Zusammenhang stehen mußte und das frühere Nichtauffinden von Harnstoff in den meisten Pflanzen vollkommen erklärte, da die Methoden des Harnstoffnachweises viel zu unempfindlich waren.

So konnte FOSSE in höheren Pflanzen folgende Harnstoffmengen bestimmen:

100 g frischer Blätter von <i>Listera ovata</i> R. BR.	enthielten 0,2 g Harnstoff
1 kg Samen von <i>Pisum sativum</i>	< 0,01 g „
1 kg getrockneter einmonat. Keimpflanzen von <i>Pisum sat.</i>	0,64 g „
1 kg getrockneter Keimpflanzen von <i>Vicia Faba</i>	0,112 g „

Die Arbeiten von FOSSE erbrachten somit die direkte Bestätigung der aus den Untersuchungen von A. KIESEL folgenden und von diesem Forscher vorausgesagten allgemeinen Verbreitung des Harnstoffes im Pflanzenreich.

Die geringen Mengen von Harnstoff werden auch von FOSSE der ihn zerstörenden Wirkung der Urease zugeschrieben. Die Bedeutung dieses Fermentes für die Pflanze besteht darin, daß es den für die Pflanze, ebenso wie für das Tier, an sich wertlosen Harnstoff in das leicht durch die Pflanze assimilierbare Ammoniak überführt. Eine direkte Beteiligung des Harnstoffes bei der Eiweißsynthese hält FOSSE für ausgeschlossen.

Um der Entgegnung, daß der von ihm in den Pflanzen aufgefundene Harnstoff aus dem Boden stammen könne, vorzubeugen, züchtete FOSSE Schimmelpilze in sterilen Kulturen und Keimpflanzen verschiedener Arten in geglühtem Sande (72). Trotz dieser Vorsichtsmaßregeln konnte FOSSE dennoch Harnstoff in den Objekten auffinden. Diese Versuche ließen keinen Zweifel mehr übrig, daß Harnstoff wirklich in der Pflanze gebildet wird und dort auch normal vorkommt.

Die nachfolgenden Arbeiten anderer Forscher waren auf die Harnstofffrage in Pilzen gerichtet.

In der im Jahre 1922 erschienenen Arbeit von GORIS und COSTY (85) untersuchten diese Forscher gegen 200 Pilzarten, wobei zugleich Urease und Harnstoff aufgesucht wurden. In dieser Arbeit wurde wieder die von A. KIESEL angenommene nahe Beziehung zwischen Harnstoff- und Ureasegehalt bestätigt; es ergab sich, daß in allen Fällen, wo Urease fehlte, Harnstoff immer nachzuweisen war. Die Zahl der Urease enthaltenden Pilze überwog bei weitem und erstere fehlte nur in 23 Pilzen.

Alle diese Pilze enthielten gleichzeitig Harnstoff, dessen Menge in den günstigsten Fällen kaum 1 vH erreichte.

Die Ergebnisse der Arbeit von GORIS und COSTY erbringen einen weiteren überzeugenden Beweis dafür, daß zwischen der Gruppe der Pilze und den anderen Pflanzen in bezug auf Harnstoffbildung und -abbau kein prinzipieller Unterschied besteht.

Obgleich GORIS und COSTY nicht den Versuch machten, ein gleichzeitiges Auftreten von Harnstoff und Urease nachzuweisen, ist dies doch in manchen Fällen vorhanden, wie A. KIESEL seinerzeit vermutet hatte. Dieses gleichzeitige Vorkommen von Harnstoff und Urease wurde noch von FOSSE (73) beobachtet, der das Verschwinden von Harnstoff während der Autolyse sowohl für Schimmelpilze als auch für höhere Pflanzen angibt. Selbstverständlich mußte Harnstoff und Urease in diesen Fällen räumlich getrennt in der lebenden Pflanze vorkommen. Zugleich muß diese Möglichkeit immer bei der Suche nach Harnstoff berücksichtigt werden, da, beim Zusammentreffen des Harnstoffes mit Urease bei der Verarbeitung, ersterer verschwinden oder in Menge abnehmen muß.

Die letzten Untersuchungen über das Auftreten von Harnstoff in Pflanzen verdanken wir N. IWANOW, der sich ein großes Verdienst dadurch erwarb, daß nicht nur das Auftreten des Harnstoffes, sondern auch seine physiologische Rolle als „Asparagin der Pilze“, wie es schon früher A. KIESEL (125) vermutete, beleuchtet wurde.

Auch fand IWANOW bei seiner Untersuchung die höchsten Rekordzahlen für Harnstoffgehalt in Organismen, von denen einige hier mitgeteilt werden sollen:

	Maximaler Harnstoffgehalt in vH der Trockensubstanz
<i>Lycoperdon piriforme</i>	4,62
„ <i>gemmatum</i>	10,70
„ <i>molle</i>	9,22
„ <i>marginatum</i>	5,84
<i>Bovista nigrescens</i>	11,16
<i>Psalliota campestris</i>	6,18
„ <i>pratensis</i> (Kulturrasse)	13,19 (104)
„ „ „	14,90 <sup>1)</sup> (105)

Wenn auch die Untersuchungen von N. IWANOW methodisch öfters nicht einwandfrei sind und eine Nachprüfung erfordern, so sind das doch die ersten und bis jetzt einzigen Versuche, experimentell der Harnstofffrage in Pilzen näher zu kommen, weshalb diesen Untersuchungen ein besonderer Platz weiter unten (S. 290 u. folg.) in dieser Zusammen-

<sup>1)</sup> Nach Harnstoffgabe während 4 Tage.

stellung eingeräumt ist, und auf ihre Einzelheiten näher als bei anderen Arbeiten eingegangen wurde.

Wenn wir jetzt die uns bekannten Tatsachen über die Verbreitung von Harnstoff und Urease im Tier- und Pflanzenreiche zusammenstellen, so erhalten wir den Eindruck, daß die Differenz zwischen Tier- und Pflanzenwelt auch in bezug auf Harnstoff allmählich ausgeglichen wird und diese Differenz sich mit der Zeit von einer qualitativen zu einer quantitativen in unserer Vorstellung umgestalten muß.

Der nicht prinzipielle Unterschied des Verhaltens des Harnstoffes in Pflanzen und Tieren besteht vielleicht nur darin, daß der im Harnstoff enthaltene Stickstoff in allen Fällen einer reichlichen Stickstoffversorgung, die immer beim Tiere, jedoch wohl nur ganz ausnahmsweise bei Pflanzen vorkommt (saprophytische Pilze, vielleicht auch andere Saprophyten und Parasiten), nicht mehr weiter ausgenützt und entweder ausgeschieden (Tiere und Schimmelpilze), oder, wenn die Möglichkeit einer Ausscheidung fehlt (in den Fruchtkörpern höherer Pilze), in großen Mengen als zeitlich (*Bovista*) oder lebenslänglich (*Champignon*) unbrauchbares Produkt angehäuft wird<sup>1)</sup>. Beides, sowohl die Ausscheidung als auch die Anhäufung des überschüssigen Stickstoffes, kann nun in Form des für den Organismus unschädlichen Harnstoffes (Säugetiere, Amphibien, Fische, Pilze) oder in Form von anderen aus diesem gebildeten Produkten geschehen, unter denen Harnsäure (Vögel, Reptilien) oder verschiedene Ammonsalze (niedere Tiere, Schimmelpilze), ja vielleicht teilweise auch Asparagin und Glutamin (höhere Pflanzen, während der Keimungszeit bei reichem Eiweißgehalt der Samen) eine große Bedeutung besitzen.

Zu dieser Auffassung darf man jetzt schon auf Grund der verschiedenen bekannten Tatsachen, freilich immer noch mit einem gewissen Vorbehalt, kommen. Weitere Forschungen könnten diese Auffassung wohl in ihren Einzelheiten stark verändern, prinzipiell dürfte sie aber doch richtig sein.

## V. Harnstoff, Asparagin und Glutamin.

Wenn also der Harnstoff jetzt nicht mehr als typisches Stoffwechselprodukt der Tierzelle angesehen werden darf und in bezug auf Harnstoff beide Organismenreiche verwandtschaftliche Beziehungen aufweisen, so wäre gleichzeitig auch „der Asparaginfrage“ zu gedenken, die, sehr im Gegensatz zum Harnstoff, bei der Erforschung des Stoffwechsels der Pflanzen eine so wichtige Rolle spielt<sup>2)</sup>.

Gerade ebenso wie die Harnstofffrage noch unlängst für die Pflanze

<sup>1)</sup> Vgl. weiter unten.

<sup>2)</sup> Unter der Asparaginfrage wird auch das Glutamin einbegriffen.

in Dunkel gehüllt war, so war die Asparaginfrage für das Tierreich noch gar nicht beachtet worden.

Nun haben wir aber schon gewisse Hinweise darauf, daß Asparagin und das immer dabei mitgemeinte Glutamin nicht nur im Pflanzenkörper entsteht, sondern daß auch im Tierorganismus beide Körper gebildet werden. Freilich befindet sich die Erforschung dieser Frage noch ganz im Anfangsstadium.

Da Harnstoff, Asparagin und Glutamin sich in gewissen Hinsichten in den Pflanzen vertreten können und die Entstehung und der Zerfall dieser Körper auf ähnlichen Prozessen beruhen, so kann die Frage nach der Rolle und Bedeutung des Harnstoffes ohne gleichzeitige Erwähnung gewisser über das Asparagin und das Glutamin bekannter Tatsachen unmöglich erschöpfend behandelt werden.

Der jetzt allgemein herrschenden und hauptsächlich aus den Untersuchungen von E. SCHULZE, PRIANISCHNIKOW und BUTKEWITSCH deutlich folgenden Anschauung nach, entsteht Asparagin und vielleicht auch Glutamin, in höheren Pflanzen nicht primär aus Eiweißstoffen<sup>1)</sup>. Ihre Bildung steht im Zusammenhang mit den der üblich verlaufenden Proteolyse folgenden sekundären Veränderungen der Spaltungsprodukte, wobei aus dem während dieser Prozesse entstehenden Ammoniak in Verbindung mit stickstofffreien Resten die genannten Amide synthetisch auf eine noch ganz unbekannt Weise gebildet werden.

Diese Entstehungsart, bei der die Menge des produzierten Asparagins sehr beträchtlich sein kann und in etiolierten Keimpflanzen der gelben Lupine sogar 25 vH der Trockensubstanz erreicht, darf jedoch nicht als die einzig mögliche angesehen werden. Nebenbei muß noch die direkte Entstehung von Asparagin und Glutamin aus Eiweiß, und zwar nicht nur im Pflanzen- sondern auch im Tierorganismus vorkommen.

Der letztgenannte Vorgang der Bildung der Amide muß demnach als ein ganz allgemeiner, in der ganzen Organismenwelt verbreiteter Vorgang gelten und der ebenso ganz allgemeinen Entstehungsart von Arginin und Harnstoff aus Eiweiß völlig gleichkommen.

Soweit die im Stoffwechsel einem Zerfalle unterliegenden Eiweißstoffe der betreffenden Tier- oder Pflanzenobjekte beim Aufspalten mit Säuren Asparagin- und Glutaminsäure bilden, muß die entsprechende Menge der Amide dieser Aminosäuren im Stoffwechsel erscheinen. Weiter können diese Amide entweder zeitlich angehäuft werden oder gleich einem Zerfalle unterliegen, je nach dem in Frage kommenden Objekt. A priori müßte man dabei gerade in Tieren und in niederen Pflanzen<sup>2)</sup> eine größere Verbreitung der auf den Abbau des Asparagins und Glut-

<sup>1)</sup> Letzte Literaturzusammenstellung MOTHES, K. (176).

<sup>2)</sup> Leider sind unsere Kenntnisse über den Stickstoffstoffwechsel der niederen Pflanzen höchst mangelhaft. Genauer könnte das nur auf Pilze bezogen werden.



amins eingestellten Fermente erwarten, was auch wirklich der Fall zu sein scheint.

Schon E. FISCHER (60) meinte auf Grund seiner Beobachtungen feststellen zu können, daß die bei der Eiweißspaltung entstehende Asparaginsäure nur teilweise als solche, teilweise aber als Amid, Asparagin, polypeptidartig gebunden im Eiweißmolekül enthalten sei. Später vertrat T. OSBORNE<sup>1)</sup> (186, 187) die Vorstellung, daß beide bekannten Aminodicarbonsäuren, die Asparagin- und die Glutaminsäure, im Eiweiß ihrer ganzen Menge nach als Amide vorhanden seien. Diese Vorstellung folgte daraus, daß das bei der Eiweißspaltung entstehende Ammoniak gerade der Menge dieser beiden Aminosäuren entsprach. Deshalb war aber schon zu erwarten, daß während der fermentativen Spaltung von Eiweiß im Organismus, wenn dabei auch Ammoniak gebildet wird, dieses Freiwerden von Ammoniak nicht mit der Auflösung der polypeptidartigen Bindung zusammenfällt; es wäre ja wahrscheinlich, daß beide Prozesse — die Desamidation des Asparagins und Glutamins und die Sprengung der Verbindung einzelner Aminosäuren miteinander — von verschiedenen Fermenten hervorgerufen würden.

Wenn also im Organismus nur ein rein proteolytischer Vorgang zustande käme, müßten dabei nicht Asparagin- und Glutaminsäure, sondern die entsprechenden Amide gebildet werden. Während im Tierkörper weder Asparagin, noch Glutamin unter normalen Bedingungen in Erscheinung treten und wohl ständig gleich nach Entstehung durch desamidierende Fermente abgebaut werden, treten die genannten Amide beständig in höheren Pflanzen auf. Daraus muß wohl geschlossen werden, daß wenigstens ein Teil derselben direkt aus Eiweiß stammt.

Freilich konnte W. BUTKEWITSCH (28)<sup>2)</sup> die Bildung von Asparagin während der unter der Einwirkung von Pflanzenfermenten stattfindenden Proteolyse von Conglutin nicht nachweisen; jedoch hatte er bei diesen Versuchen eine größere Asparaginmenge im Auge, als sie der aus dem Eiweiß durch Säurespaltung entstehenden Asparaginsäure entspricht, da der Ausgangspunkt seiner Arbeit darin bestand, den Nachweis eines gleichen Verlaufes des Eiweißzerfalles bei Säurespaltung und während der Proteolyse zu erbringen. Bei dem etwa 3 proz. Gehalt des zum Versuche verwendeten Conglutins an Asparaginsäure (3), konnte das Asparagin, welches dabei statt Asparaginsäure entstehen konnte, wohl kaum abgeschieden werden. Es konnte aber auch eine nachträgliche Desamidation stattgefunden haben, da A. KIESEL<sup>3)</sup> (125) später die Anwesen-

<sup>1)</sup> Vgl. die Hinweise von J. OTORI auf die Untersuchungen von RITTHAUSEN (188).

<sup>2)</sup> S. 44—49.

<sup>3)</sup> A a. O. S. 151. Als KIESEL später Asparaginsäure, zum erstenmal in Pflanzen, bei Abwesenheit von Asparagin in reifenden Roggenähren nachwies, ließ er die Frage über die Entstehungsart derselben bei dem Reifen

heit eines Asparagin spaltenden Fermentes auch in höheren Pflanzen nachwies (in frisch von der Mühle bezogenen Weizenkeimen).

Bei der Autolyse von Keimpflanzen konnte BUTKEWITSCH jedoch beständig die Bildung amidartiger Produkte beobachten, die Ammoniak nach SACHSSE lieferten. Dieses Ammoniak kann wohl teilweise dem aus dem gebildeten Arginin entstandenen Harnstoff, teilweise aber dem in kleiner Menge aus Eiweiß direkt durch Proteolyse gelieferten Asparagin zugeschrieben werden, welches sich aber durch Abscheidung in Substanz nicht nachweisen ließ.

Das höchst wahrscheinliche Entstehen eines Teiles der in höheren Pflanzen beständig vorhandenen Amide direkt aus Eiweiß ist noch durch weitere Forschungen nachzuweisen.

Für den menschlichen Körper scheint die direkte Entstehung von einem der beiden Amide, nämlich vom Glutamin, aus Eiweiß durch die Versuche von H. THIERFELDER und S. SHERWIN (241) nachgewiesen zu sein, obgleich die genannten Forscher mit Vorsicht die Möglichkeit einer synthetischen Bildung des Amides doch nicht ganz abweisen wollten. Die Abscheidung des Glutamins im Harne des Menschen gelang nach Einnahme von Phenyllessigsäure, wobei das sonst wohl dem Desamidierungsprozesse im Tierkörper anheimfallende Glutamin durch die Phenyllessigsäure abgefangen wurde und als Phenylacetylglutamin im Harne erschien. Die Nachprüfung der Frage durch THIERFELDER und CRAMM (240), wobei die Abspaltung von Ammoniak durch Säurehydrolyse für Glutamin, glutaminhaltige Peptide und Gliadin verfolgt wurde, bestärkten die Vorstellung über die direkte Entstehung des Glutamins aus Eiweiß. J. LUCK (162) konnte weiter bei der tryptischen Verdauung von Kasein das Entstehen von Glutamin oder einem Glutamin enthaltenden Peptid nachweisen.

A. HUNTER und R. SMITH (100) stellen die Desamidierung ( $R-CO-\ddot{N}H_2$ -Spaltung) der im Eiweiß enthaltenen Amidgruppen als eine vom Trypsin ganz unabhängige Fermentwirkung hin, da dieselbe im Vergleich zu der durch die Einwirkung des proteolytischen Fermentes hervorgerufene Freilegung von Aminogruppen ( $R-CO-\ddot{N}H-R$ -Spaltung) bedeutend langsamer verläuft.

Durch das soeben angeführte Tatsachenmaterial werden wir veranlaßt, Asparagin und Glutamin nicht mehr als nur der Pflanzenwelt angehörige Körper anzusehen.

Aber auch in bezug auf Abbau der beiden Amide besteht Übereinstimmung bei Pflanzen und Tieren.

Die Notwendigkeit der Existenz eines Ammoniak aus Asparagin bildenden Prozesses wurde schon von W. BUTKEWITSCH (29) vermutet,

---

offen, wobei unter den angegebenen Möglichkeiten auch die Desamidation des Asparagins in Frage kam (132).

der die Desamidierungsprozesse auf Oxydation zurückführte und eine hydrolytische Spaltung mit Ammoniakbildung nicht auffand.

Gleich der die Harnstoffspaltung bewirkenden Urease, die uns hauptsächlich in Pflanzen und niederen Tieren bekannt ist, kommt auch ein Asparagin spaltendes Ferment, die Asparaginase, vor, die uns im Gegensatz zur Urease hauptsächlich in Tieren und niederen Pflanzen bekannt ist<sup>1)</sup>.

Durch das Vorhandensein dieses Fermentes tritt uns die gleiche Bedeutung des Asparagins und Glutamins einerseits und des Harnstoffes andererseits, auf die schon BOUSSINGAULT (26) und später PRIANISCHNIKOW (194, 195) hinwiesen, noch deutlicher vor Augen.

## VI. Die synthetische Harnstoffbildung im Organismus.

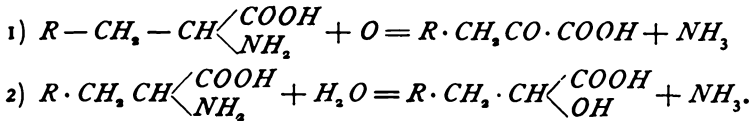
Das Ammoniak, welches sich im Tier- und Pflanzenreich bei der degressiven Veränderung der Eiweißstoffe bildet, entsteht durch hydrolytische und oxydative Abspaltung aus den primär gebildeten Abbauprodukten desselben. Die hauptsächlichsten Körper, die bei diesem primären Zerfall des Eiweißmoleküls gebildet werden, stellen Aminosäuren vor, die auf verschiedene Art desaminiert werden können. Die Desaminierung im Körper geschieht wohl unter der Einwirkung gewisser Fermente, die im allgemeinen den Namen Desaminasen führen, jedoch noch äußerst ungenügend charakterisiert sind, da wohl die meisten höchst empfindliche Körper sind, welche leicht ihre Wirkung einbüßen. Neben dieser Desaminierung besteht die nur auf die amidartigen Gruppen des Eiweißes gerichtete Desamidierung, wobei die an der letzten beteiligten Fermente viel beständiger und deshalb auch näher erforscht sind.

Die Ammoniakbildung in Pflanzen ist öfters schon ausschließlich oxydativen Prozessen zugeschrieben worden (28, 29, 30). Infolge Feststellung der nicht oxydativen Desamidation unter Urease- und Asparaginasewirkung muß diese Vorstellung bedeutend abgeändert werden. Das Verhältnis der durch oxydative und durch hydrolytische Prozesse aus Eiweißabkömmlingen entstandenen Ammoniakmengen kann freilich in jedem besonderen Falle ein verschiedenes sein.

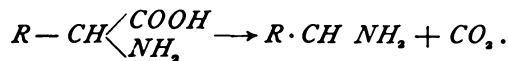
---

<sup>1)</sup> Asparaginase in Pflanzen: 11, 223, 224, 53, 120, 236, 82, 43, 145, 118, 125, 42, 172. Ob die in der Arbeit (120) von A. KIESEL nachgewiesene sehr bedeutende autolytische Asparaginspaltung mit Ammoniakbildung verlief, blieb unbestimmt, da das Asparagin in der Versuchs- und Kontrollportion in Substanz abgeschieden wurde und keine Ammoniakbestimmung ausgeführt war. Asparaginase in Tieren: 84, 153, 82, 173, 34, 32, 162. CLEMENTI konnte die Asparaginase nur im Körper der Herbivoren und Omnivoren, nicht aber der Carnivoren nachweisen, was auf die Beziehung zur Ernährung, nicht zu dem Eiweiß des Körpers, hinweisen sollte.

Die hauptsächlichen Arten der Desaminierung von Aminosäuren entsprechen, anscheinend, den folgenden Gleichungen:



Damit soll aber nicht gesagt sein, daß diese Typen des Aminosäurezerfalles im Körper die einzigen seien. Der Aminosäurezerfall kann auch ohne Ammoniakbildung, z. B. durch einen einfachen Decarboxylierungsprozeß zustande kommen, wobei Amine entstehen:



Ogleich die letzte Art des Abbaues gewöhnlich als ein bakterieller bezeichnet wird, muß sie dennoch in anderen Organismen ziemlich verbreitet sein (261, 197, 262, 16, 91).

Das in der einen oder anderen Weise entstehende Ammoniak bildet nun den Ausgangspunkt bei einer anderen Entstehungsart von Harnstoff in den einen, und von Asparagin und Glutamin in den anderen Fällen. Sowohl Harnstoff als auch Asparagin und wohl auch Glutamin müssen in allen Fällen, wo sie in übermäßig großen Massen im Organismus entstehen, nicht nur in der schon oben besprochenen Weise aus Eiweiß während seines Abbaues, sondern noch aus einer anderen Quelle gebildet werden. Anders wäre uns das Auftreten von großen Mengen der genannten Körper in vielen Fällen vollkommen unverständlich. Das dem Zerfalle unterliegende Eiweiß kann wohl unmöglich durch Abspaltung der betreffenden in fertigem Zustande in seinem Molekül vorhandenen Gruppierungen die ganze Menge der in Frage kommenden Amide liefern.

So können die großen Mengen von Harnstoff, die täglich im Harne gewisser Tiere ausgeschieden werden — der erwachsene Mensch scheidet täglich etwa 30 g Harnstoff aus — unmöglich durch den einzig bis jetzt ganz sicher gestellten, durch Arginasewirkung verursachten Bildungsprozess gedeckt werden. Dazu ist die in der Nahrung aufgenommene Argininmenge zu gering und das Tier müßte an seinem Organeiweiß zehren, um die dazu nötige Menge von Harnstoff aus dem Arginin aufzubringen. Das würde schließlich zum völligen Aufbrauch dieses Eiweißes und zur Selbstverzehrung führen. Nach den Berechnungen von DRECHSEL können nur etwa 10 vH des Harnstoffs im Tierkörper unter normalen Bedingungen aus der Arginingruppe des Eiweißes entstehen. Es müssen demnach im Tierkörper noch andere Harnstoffquellen vorhanden sein, über die wir aber bis jetzt noch keine sicheren Vorstellungen haben<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Vgl. oben

Auch für die Pflanzen, die größere Harnstoffmengen zu bilden befähigt sind — darunter dürfen wir einstweilen nur die Pilze verstehen — muß wahrscheinlich das gleiche angenommen werden.

Es wurden schon die Versuche von BECHAMP erwähnt, die durch Oxydation von Eiweiß die Entstehung der nötigen Harnstoffmenge erklären sollten. Diesen so oft getadelten Versuchen verdankt aber die spätere Wissenschaft viele weitere Aufklärungen der Frage der Harnstoffbildung im Organismus, wenn auch das Ergebnis der Versuche dazu führte, daß dabei Harnstoff aus der Arginingruppe der Eiweißkörper nur infolge der alkalischen Reaktion entstand, oder das Oxydationsprodukt Guanidin irrtümlicherweise mit Harnstoff verwechselt wurde.

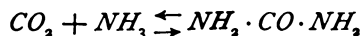
Auf Grund einer ganzen Reihe von Tatsachen stellten NENCKI (183) und SCHMIEDEBERG (206) die Vermutung auf, der Harnstoff könne im Tierreich aus dem verschiedenartig gebildeten Ammoniak und aus Kohlensäure durch Anhydridbildung entstehen. Als Zwischenprodukt kam dabei Carbaminsäure in Betracht.



Diese Bildungsart, die durch Harnstoffbildung aus Ammonsalzen in der Leber zuerst von SCHROEDER (207, 55) nachgewiesen wurde und die nach Auffindung der sehr verbreiteten Urease durch synthesierende Wirkung dieses Fermentes gut erklärt werden könnte, hat aber weder für das Tierreich, noch für das Pflanzenreich (122) bis jetzt eine genügend beweiskräftige und direkte Bestätigung finden können.

Vor einigen Jahren stellte BARENDRECHT (14) die theoretisch wohl schwer begründbare Behauptung auf, daß es ihm gelungen wäre, durch Einwirkung von in alkalischer Lösung „degenerierter“ Urease den Übergang von Ammoncarbonat zu Harnstoff nachzuweisen. Bei der Nachprüfung des Versuches durch MATAAR (169) wurde dies nicht bestätigt. Die Polemik, die zwischen BARENDRECHT und MATAAR über die synthesierende Wirkung der Urease entstand, brachte keine weiteren Aufklärungen der Frage, da das synthesierende Vermögen der Urease nach wie vor unbewiesen blieb (15, 170).

Dennoch wäre diese Bildungsart von Harnstoff vollkommen möglich und nicht abzuweisen, wie das in letzter Zeit so oft geschieht; es müßten vielleicht nur Bedingungen geschaffen werden, die das Gleichgewicht



bei Anwesenheit von Urease nach rechts verschieben können. Ob dabei Carbaminsäure als Zwischenprodukt auftreten würde, ist eine Frage, die dabei auch noch zu lösen wäre. Daß Carbaminsäure als

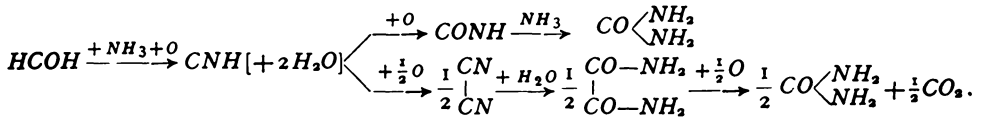
Zwischenprodukt bei der Spaltung des Harnstoffes durch Urease beteiligt ist, nimmt ARMSTRONG an (10).

Carbaminsäure ist schon mehrfach im Tierkörper, hauptsächlich im Harn<sup>1)</sup> aufgefunden worden, wogegen ihre Anwesenheit in Pflanzen noch nicht festgestellt ist.

Eine zweite, vielfach anerkannte Entstehungsart des Harnstoffes durch oxydative Synthese wurde zuerst von F. HOFMEISTER (97, 54) als möglich hingestellt. Durch Oxydation einer ganzen Reihe der verschiedensten organischen Verbindungen in Anwesenheit von Ammoniak gelang es ihm, Harnstoff in verschiedenen Mengen darzustellen.

Diese Arbeiten von HOFMEISTER wurden später von R. FOSSE (74) wieder aufgenommen, der mit seiner äußerst empfindlichen Methode des Harnstoffnachweises mit Xanthidrol die Angaben von HOFMEISTER bestätigte und erweiterte. FOSSE stellte sich die Harnstoffbildung im Körper als einen außerhalb vitaler Kräfte liegenden Prozeß vor und brachte die Glukogenese mit der Urogenese zusammen. Die oxydative Synthese des Harnstoffes verläuft nach FOSSE selbst bei äußerst geringen Mengen von Ammoniak, bei einem Gehalt von 0,1 g Ammoniak im Liter, also einem Gehalte, der auch in tierischen und pflanzlichen Organen vorkommt, wobei gerade Glukose, Formaldehyd und Glycerin, und zwar selbst bei geringer Konzentration die Bildung von Harnstoff besonders begünstigen. Eine derartige oxydative Synthese aus Ammoniak und Glukose nimmt FOSSE sowohl für den tierischen als auch für den pflanzlichen Organismus an.

Da es bei der oxydativen Synthese FOSSE gelang, die Entstehung von Cyansäure und Oxamid festzustellen (75, 80, 254), so wird von ihm der folgende Gang der Harnstoffbildung angegeben:



Das Einschließen von Cyanwasserstoff in dieses Schema wurde von FOSSE darauf begründet, daß er und HIEUILLE (78) unter besonderen Bedingungen das Entstehen von bis auf 30—37 vH steigenden Mengen von Cyanwasserstoff bei der Oxydation von Formaldehyd in Gegenwart von Ammoniak nachweisen konnten.

Nach diesen Angaben würde also die synthetische Bildung von Harnstoff über eine ganze Reihe von Zwischenstufen gehen.

Cyansäure, als Zwischenprodukt bei der gleichen Oxydation, wiesen auch FEARON und MONTGOMERY (59, 58) nach und schlossen sich der Vorstellung von FOSSE über die Bildung von Cyansäure im Organismus

<sup>1)</sup> Zuerst von DRECHSEL (46).

während der Harnstoffbildung vollkommen an. Dagegen weist A. WERNER (258) auf die Schwierigkeiten dieser Annahme hin, die darin bestehen, daß bei der Oxydation von organischen Stoffen in alkalischer Lösung das anwesende Ammoniak leicht oxydiert wird. Die Entstehung großer Mengen von Salpeter- und salpetriger Säure gibt auch FOSSE selbst an (79). Diese Tatsache bildet ein großes Hindernis bei der Übertragung des rein chemisch hervorgerufenen Prozesses auf das Geschehen im lebenden Wesen.

Dennoch nimmt FOSSE (76) eine derartige Entstehungsweise auch für die lebenden Zellen an und äußert dabei die Meinung, die Frage über die Entstehung des Harnstoffes in Organismen sei durch seine Befunde endgültig gelöst. Die Eiweißstoffe sollen nach FOSSE nur als Quelle des zur Entstehung von Harnstoff notwendigen Ammoniaks dienen, woraus die Notwendigkeit der gleichzeitigen Nahrung mit Eiweiß und Kohlehydraten bei Tieren folge.

Die auf rein chemischer Grundlage aufgestellte Vorstellung der Harnstoffbildung im Organismus von FOSSE, die die schon ganz verlassene Cyansäuretheorie der Harnstoffbildung von HOPPE-SEYLER und SALKOWSKI wieder belebte, kann nur mit großer Vorsicht und nur als noch wenig biologisch begründete Arbeitshypothese angenommen werden, die einstweilen noch keine Vorzüge gegenüber der Hypothese von NENCKI und SCHMIEDEBERG hat. Auch muß man in jedem einzelnen Falle entscheiden, ob der vorgefundene Harnstoff nicht aus dem gespaltenen Arginin entstanden ist. Nur in den Fällen der übermäßigen Harnstoffbildung wäre an eine andere Entstehungsart des Harnstoffes zu denken. Dies folgt auch ganz deutlich aus den später zu besprechenden Versuchen von N. IWANOW (106), der gleichzeitig aber ein Anhänger der theoretischen Anschauungen von FOSSE ist.

Die Anschauungen von FOSSE müßten zuallererst durch das Auffinden der von ihm angegebenen Zwischenprodukte bestärkt werden.

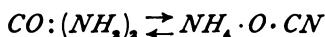
Was den Cyanwasserstoff betrifft, so ist dieser ein schon längst bekanntes Stoffwechselprodukt bei verschiedenen Pflanzen. Zum größten Teil weist der Cyanwasserstoff die nächsten Beziehungen zu den Blausäure liefernden Glukosiden auf. Daneben scheint auch ein gewisses Verhältnis zwischen Cyanogenese und Proteinbildung zu bestehen. Noch nie ist aber bis jetzt die Cyanwasserstoffbildung mit Eiweißabbauprozessen in Zusammenhang gebracht worden. Aber gerade hier würde die Entstehung desselben für die uns beschäftigende Frage von Bedeutung sein (38).

Cyansäure ist bis jetzt nur einmal im Tierorganismus entdeckt worden, und zwar von NICLOUX und WELTER (184) im Hundeblood. Für Pflanzen fielen die Versuche negativ aus (107)<sup>1)</sup>.

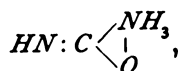
<sup>1)</sup> Seite 18.

In engem Zusammenhang mit der Theorie von FOSSE über die Art der Harnstoffbildung im Organismus steht nun die Frage über den biologisch verlaufenden Prozeß der Harnstoffspaltung, wobei zu entscheiden wäre, ob dieser unter Bildung der gleichen Zwischenprodukte zustande kommt.

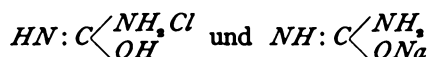
Nachdem WALKER und HAMBLY (251) den gegenseitigen Übergang



in Lösungen feststellen konnten, stellte A. WERNER (255) das folgende Sfrukturbild für Harnstoff auf

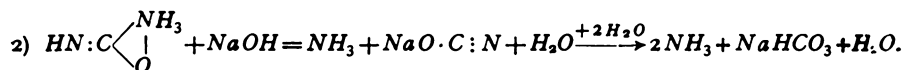


welches den leichten Übergang desselben in cyansaures Ammonium erklären sollte und zugleich die Befähigung des Harnstoffes, Salze mit Säuren und Alkalien vom Typus



zu bilden veranschaulichte (256).

Diese Formel gestattet weiter, die durch ungleichzeitiges Bilden von Ammoniak und Kohlensäure sich auszeichnende Spaltung des Harnstoffes durch Säuren und Alkalien folgendermaßen wiederzugeben<sup>1)</sup>:



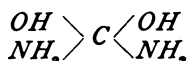
Diese Darstellung des Spaltungsprozesses, bei dem intermediär Cyansäure entsteht, bietet großes Interesse im Zusammenhang mit den Resultaten, die FOSSE bei der oxydativen Synthese des Harnstoffes erhielt. Sowohl die Entstehung als auch die Spaltung des Harnstoffes ist mit der Bildung von Cyansäure als Zwischenprodukt verbunden.

Oggleich WERNER in dieser Art die Carbamidstruktur des Harnstoffes verwirft,  $(CO \begin{matrix} \swarrow NH_2 \\ | \\ \searrow NH_2 \end{matrix})$ , nimmt er doch gleichzeitig an, daß bei der Spaltung durch Ureasewirkung eher eine direkte Hydrolyse, ohne Cyansäurebildung, zustande käme. Den Vorzug, den er dieser direkten Hydrolyse für biologische Verhältnisse gibt, begründet WERNER mit der Beobachtung, daß Urease die Hydrolyse des Ammoncyanates nicht beschleunigt. Schon früher wurde die Möglichkeit der Harnstoffspal-

<sup>1)</sup> Zur Bekräftigung der Richtigkeit seiner Strukturformel weist WERNER auf die große Resistenz des Harnstoffs gegen Säuren und Alkalien hin: In einer n/2-Lösung von Säure oder Alkali blieb Harnstoff 5 Monate lang unverändert.

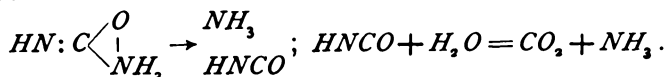


tung durch Urease über das Cyanat von ARMSTRONG (10) abgewiesen, der als Ausgangsprodukt der Spaltung die Hydratform



des Harnstoffes annahm.

W. FEARON (58) versuchte der Frage der intermediären Entstehung von Cyansäure bei Einwirkung von Urease auf Harnstoff experimentell näher zu kommen und berichtete auch über einen ihm gelungenen Nachweis von Cyansäure. Die Harnstoffspaltung sollte folgendermaßen verlaufen:



E. MACK und D. VILLARS (166) gaben ebenfalls die Bildung von Cyansäure an. Jedoch wurde dieselbe nicht als Zwischen-, sondern als Nebenprodukt hingestellt.

In einer vor kurzem erschienenen Arbeit prüfte J. SUMNER (233) die Angaben von FEARON nach, kam aber dabei zu einem negativen Resultat, weshalb er die Möglichkeit der Harnstoffspaltung durch Urease über Cyansäure ablehnt.

So wäre also schon darauf hingewiesen, daß die biologische Harnstoffspaltung, also wohl auch die Synthese in einer anderen Art verlaufen kann, als bei rein chemischer Versuchsanordnung. Die Theorie der oxydativen Synthese von Harnstoff im Organismus ist noch bei weitem nicht allgemein anerkannt, und MC CANCE (32) erklärt sie sogar für unhaltbar, da Sauerstoff die fermentative Harnstoffbildung, welche neben derjenigen aus Arginin durch Arginasewirkung in seinen Versuchen nachzuweisen war, merklich unterdrückte.

Wie die Frage über die synthetische Harnstoffbildung in der Zukunft auch gelöst werden möge, eines scheint aber doch sicher zu stehen, daß diese Bildungsart, gleich der synthetischen Bildungsart des Asparagins, wirklich stattfindet.

Dabei müssen die Harnstoff synthetisierenden Organismen, Tiere und Pflanzen, viel ökonomischer arbeiten, als die Asparagin und Glutamin bildenden, da zur Bildung von Harnstoff außer Ammoniak doch nur die, nur bei der Photosynthese verwendbare, sonst aber, bei Abwesenheit von Chlorophyll, mit einigen Ausnahmen (autotrophe Bacterien) nutzlose und auszuscheidende Kohlensäure notwendig ist.

## VII. Die Entstehung, Rolle und Umwandlung des Harnstoffs in Pilzen.

In den meisten Fällen der Auffindung von Harnstoff in Pflanzen, selbst in Pilzen, scheint die direkte Bildung desselben beim Eiweiß-

zerfall eine vollkommene Erklärung seines Vorhandenseins zu geben. Zu diesem Schlusse kam auch in seiner letzten Arbeit N. IWANOW (106), der sich in einer ganzen Reihe von Arbeiten das Verdienst erwarb, die Harnstofffrage in Pilzen vom physiologischen Standpunkte aus zu fördern. Dadurch, daß er letzthin eine direkte Entstehung von Harnstoff aus Eiweiß auch in Pilzen einräumt, und durch die Versuche, die diese Bildungsart — durch die Berechnung der beim Zerfall des Eiweiß entstandenen und dann der Wirkung der Arginase anheimgefallenen Arginingruppen — bestätigten, bekamen viele seiner früheren Versuche eine andere Deutung. Deshalb würden, bei früherer Ausführung der betreffenden Versuche, die anfänglichen Vorstellungen von N. IWANOW den Tatsachen wohl näher gekommen und ein Teil der theoretischen Vermutungen und Besprechungen weggefallen sein. Auch würden dann die theoretischen Anschauungen von FOSSE die Arbeiten von IWANOW weniger beeinflußt haben.

Durch die Beobachtung, daß die Harnstoffbildung auf Gelatine oder Pepton enthaltenden Nährlösungen trotz langer Kultur von Schimmelpilzen bei sterilen Bedingungen nicht über einen gewissen Grenzwert steigt, wurde N. IWANOW zu der Vermutung veranlaßt, der Harnstoff entstehe dabei aus einem Spaltungsprodukt des dargebotenen Eiweißkörpers. In erster Linie war auf Grund der Angaben von A. KIESEL (122, 123, 131, 128) an Arginin zu denken. Nach übereinstimmenden Kulturversuchen von *Aspergillus niger* auf einem Hydrolysenmischung von Edestin, dessen Arginingehalt bekannt war, und auch auf reinem Arginin erwies sich dieser Gedanke als vollkommen richtig. In beiden Fällen wurde Harnstoff in Mengen aufgefunden, die denen sehr nahe standen, welche sich theoretisch aus dem dargebotenen Arginin bei Arginasewirkung bilden mußten.

Dennoch hält IWANOW für die von ihm nachgewiesenen Fälle einer starken Anhäufung von Harnstoff in Pilzen an seiner früheren Meinung fest, laut der hier der Harnstoff synthetisch, und zwar durch oxydative Synthese, nach dem Schema von FOSSE gebildet sein sollte. Demnach lägen die Verhältnisse in Pilzen gerade ebenso wie in Harnstoff bildenden Tieren. A. WERNER (257) stellte überhaupt die Vermutung auf, der Harnstoff sei ein ganz allgemeines Endprodukt des Eiweißumsatzes, sowohl in Tieren als in Pflanzen. Diese Vorstellung, nach der der Harnstoff sowohl in Pilzen als auch in höheren Pflanzen auf Kosten nicht nur des Arginins, sondern auch anderer Aminosäuren gebildet werden kann, könnte wohl vielleicht für Pilze zutreffend sein, würde sich aber nur schwer mit den für die höheren Pflanzen bis jetzt bekannten Tatsachen vereinbaren lassen.

Da nach den Angaben von N. IWANOW die Harnstoffanhäufung, die in manchen Fällen 9,2—13,19 vH (103, 104, 111) der Trockensubstanz der Pilze erreichte, beständig mit einer Überernährung mit kompli-

zierten stickstoffhaltigen Substanzen, d. h. wohl dem Eiweiß oder seinen näheren Spaltungsprodukten, im Zusammenhange stehen mußte, würde es lohnend gewesen sein, den Zusammenhang der Harnstoffproduktion mit den in den Pilzen entstandenen Eiweißstoffen und den aus dem Nährsubstrat stammenden Produkten in bezug auf Argininhalt zu prüfen, um dadurch über das Ausmaß der synthetischen Harnstoffbildung Klarheit zu schaffen. Um so erwünschter wäre dies gewesen, als N. IWANOW (108) selbst, freilich auf Grund wenig überzeugender Versuche, nachgewiesen zu haben glaubt, daß das Pilzeiweiß reich an basischen Gruppen sei, und dasselbe deshalb den Histonen der Tierwelt nahe stehe.

Um die schon von früheren Forschern nachgewiesene Verschiedenheit im Harnstoffgehalt der Pilze ein und derselben Art aufzuklären, verfolgte IWANOW den Harnstoffgehalt der Pilze während der Reifung der Fruchtkörper. Die anfänglichen Versuche (109) waren aber wenig dazu geeignet, eine eindeutige Aufklärung zu bringen, da statt der schon damals bekannten und einfachen Methode der Harnstoffbestimmung mit Urease oder der ebenfalls bekannten Methode von FOSSE die Menge des in den Pilzen vorhandenen Harnstoffes durch Berechnung aus den bei starker Säurehydrolyse des Pilzmaterials erhaltenen Ammoniakmengen bestimmt wurde. Die Unbrauchbarkeit dieser Methodik folgt schon daraus, daß zur Hydrolyse 30 proz. und in einigen Fällen 10 proz. Schwefelsäure bei 16stündigem und 3stündigem Kochen verwendet wurde. Ohne in der folgenden Publikation (110) auf diese Versuche genauer einzugehen und sich nur auf dieselben berufend, gibt N. IWANOW auch selbst an, daß das selbst nach SACHSSE, also bei verhältnismäßig gelinder Hydrolyse erhaltene Ammoniak in keinem Falle dem Harnstoff entsprechen könne.

Die weiteren diesbezüglichen Versuche wurden dann unter Anwendung der Methode von FOSSE vorgenommen. Leider fehlen sowohl in diesen als auch in den darauffolgenden Untersuchungen von N. IWANOW, die sonst sehr ausführlich beschrieben werden, die nötigen Angaben über die bei der Anwendung der Methode von FOSSE unbedingt erforderliche Identifikation der Dixanthylverbindung des Harnstoffes<sup>1)</sup>, in deren Form der Harnstoff durch Wägung quantitativ bestimmt werden kann. Infolgedessen sind die Angaben und Schlußfolgerungen von N. IWANOW, besonders wenn es sich nur um geringe Mengen und Differenzen handelt, nicht genügend zuverlässig und sicher.

Die Untersuchungen über die Veränderung des Harnstoffgehaltes (110, 104) während des Reifungsprozesses wurden teilweise mit einem Material ausgeführt, welches sich in verschiedenen Entwicklungsstadien befand, meistens wurde aber das noch unreife Material auf Papier oder mit

<sup>1)</sup> Die ganze Reihe der Publikationen enthält nur zwei Angaben über die Identifikation, die aber doch nicht vollständig war.

den Stielen in Wasser getaucht nachreifen gelassen. Das Nachreifen dauerte in den Versuchen von IWANOW bis zu 7 Tagen, wobei, um individuelle Unterschiede im Materiale zu vermeiden, die Pilze, soweit zulässig, in zwei bis mehrere Teile allmählich zerschnitten wurden. Die abgeschnittenen Teile kamen dann nacheinander zur Untersuchung. Bevor die Untersuchung vorgenommen wurde, wurde jede Portion bei der niedrigen Temperatur von etwa 30—40° getrocknet und dann bei 110° zur Gewichtkonstanz gebracht. Diese Einzelheiten der Versuchsanordnung müssen ganz besonders beachtet werden, da dieselben größere Fehler mit sich bringen konnten und die Resultate der Versuche stark beeinflussen mußten.

Es erhebt sich die Frage, ob die von N. IWANOW festgestellten Verhältnisse auch bei normaler Reifung unter normalen Bedingungen dieselben gewesen wären und ob das künstliche Nachreifenlassen und das bei niedriger Temperatur in allen Fällen vollzogene Trocknen, die unvermeidlich mit Zerfalls- und Autolyseprozessen verbunden sein mußten, die wirklich beim Reifen verlaufenden Veränderungen nicht stark vom natürlichen Wege abgedrängt haben. Wenn dem so wäre, und das ist wohl anzunehmen, so würden in den Versuchen ungewünschte Resultate erhalten worden sein und demnach auch die Schlußfolgerungen fraglich bleiben. Außerdem, da bei dem von N. IWANOW benutzten Verfahren eine große Schwierigkeit in der Ausschließung bacterieller Prozesse bestand, muß diese Mitwirkung mit in Betracht gezogen werden. Schon E. WINTERSTEIN (261, 262, 197) wies seinerzeit darauf hin, daß das Ausschließen von bacteriellen Prozessen beim Trocknen der Pilze eine recht schwierige Aufgabe sei. Noch mehr wäre dieses bei der Versuchsanordnung von N. IWANOW zu befürchten gewesen.

Auch N. IWANOW hatte gewisse Bedenken bei der Ausführung seiner Versuche; jedoch gibt er nur kurz an: „Durch Kontrollversuche wurde festgestellt, daß weder das Trocknen, noch das Extrahieren des Pilzmaterials auf dem Wasserbade in irgendeiner Weise beeinflussend auf den Harnstoff einwirkt<sup>1)</sup> (103).“ „Die Praxis zeigte, daß das Aufbewahren der Pilze während zwei bis drei Tagen ohne jegliche Gefahr einer Infektion mit Mikroorganismen vollständig möglich ist<sup>2)</sup> (104).“ Die weitere Angabe, daß die Pilze „ganz gesund am Leben blieben und nicht eintrockneten“, gibt uns aber doch noch keine Sicherheit.

Es ist somit zu bedauern, daß die interessanten und mühsamen Untersuchungen von N. IWANOW, die viele schon früher aufgestellten Fragen betreffen, nicht unter Anwendung einer einwandfreieren Methodik ausgeführt wurden.

Während des von IWANOW untersuchten Reifungsprozesses steigt nach seinen Angaben der Harnstoffgehalt in Pilzen auf eine sehr variable

<sup>1)</sup> Seite 3.

<sup>2)</sup> Seite 66; siehe auch (111a), S. 380.

Höhe, um später, bei völligem Reifwerden der Sporen, entweder oft auf Null abzusinken oder in anderen Fällen bis zum Absterben der Fruchtkörper bestehen zu bleiben. Darauf begründet N. IWANOW die Vorstellung, daß es zwei Typen von Pilzen gäbe, von denen der eine (verschiedene Stäublinge), durch reichliche Sporenbildung ausgezeichnete, den gebildeten Harnstoff wieder zur Eiweißsynthese verbraucht, der andere aber, dem die massenhafte Produktion von Sporen fehlt, denselben unaufgebraucht bis zum Tode erhält (Champignon).

Die Erklärung des Verhaltens des Harnstoffes im ersten Typus bot weiter keine Schwierigkeiten. N. IWANOW geht dabei von der verlockenden Auffassung aus, daß der Harnstoff in diesen Pilzen die Rolle des oft in großen Mengen in höheren Pflanzen auftretenden Asparagins übernehme (107, 111a), dessen Entstehung und Bedeutung von E. SCHULZE, D. PRIANISCHNIKOW und W. BUTKEWITSCH in den Hauptzügen aufgeklärt war. Durch diese Auffassung schloß sich N. IWANOW der schon früher geäußerten Vermutung von A. KIESEL (125) an, der die Möglichkeit einer derartigen Vertretung im allgemeinen für wahrscheinlich hielt.

Da jedoch die von N. IWANOW gekennzeichneten Reifestadien nur subjektiv und nach dem äußeren Aussehen bestimmt wurden, muß wohl eine gewisse Korrektur für die Angabe des Verbrauches des Harnstoffes „bei völligem Reifwerden“ der Sporen gemacht werden. Aus den von IWANOW angeführten Versuchen ersieht man deutlich, daß das Maximum der Harnstoffanhäufung nicht immer im selben äußerlich bestimmten Stadium eintritt und gewisse individuelle und artspezifische Schwankungen dabei zu vermerken sind. Das scheint auch verständlich, da das rapide Abfallen des Harnstoffgehaltes nicht mit dem „völligen Reifwerden“, sondern mit der synthetischen Bildung des Sporeneißes zusammenfallen muß, wobei der bis dahin immer mehr sich anhäufende Harnstoff durch Urease, die gerade, nach GORIS und COSTY (86), im Hymenium der Pilze in größter Menge vorhanden ist, gespalten und das gebildete Ammoniak schnell zur Synthese verwertet wird. Das Reifwerden der Sporen und das Anhäufen von Eiweiß in denselben braucht wohl nicht immer zusammenzufallen, und die Versuche von N. IWANOW scheinen dies auch zu bestätigen.

Die Erklärung der bis zum Absterben dauernden Anhäufung von Harnstoff in den Fruchtkörpern des Champignons, den N. IWANOW zu einem besonderen, zweiten Typus von Pilzen zuschrieb, machte gewisse Schwierigkeiten. Diese sinnlos scheinende Anhäufung des nicht weiter verwerteten Harnstoffes veranlaßte N. IWANOW die Bezeichnung „Harnstoffausartung“ zu benützen. Diese Bezeichnung scheint sehr zutreffend zu sein, da beinahe die Hälfte des Gesamtstickstoffes des Pilzes in einigen Fällen auf Harnstoff fiel, dessen Menge sich bis zum Absterben des Pilzes nicht mehr verminderte. Die Anhäufung von Harnstoff war von einer Verbrennung von stickstofffreiem Material und Auto-

lyse begleitet, wobei Eiweißstoffe und nach den freilich nicht nachgeprüften Vermutungen von IWANOW auch Ghitin dem Zerfall unterlagen. Der starke Verbrauch von stickstofffreiem Material war übrigens in allen untersuchten Fällen eine gewöhnliche Erscheinung während des Reifungsprozesses.

Die nicht verschwindende Harnstoffanhäufung bringt N. IWANOW mit dem völligen Fehlen einer Urease im Champignon zusammen und stellt dieses durch einen Autolyseversuch fest. Diese Angabe, daß im Champignon überhaupt keine Urease vorkomme, steht aber im Widerspruch mit den Befunden von A. KIESEL (122) und P. COSTY (37). Ersterer konnte im Champignon eine schwache, jedoch ganz deutliche Ureasewirkung konstatieren, was auch durch letzteren bestätigt wurde. Die Ab- und Anwesenheit von Urease dürfte wohl erheblich vom Alter und Zustand des Objektes abhängig sein. Da IWANOW zu seinem Versuche ein „altes Champignonexemplar“ nahm<sup>1)</sup>, mußte wohl dasselbe im Absterben und stark von einer Autolyse angegriffen gewesen sein. Aus den von KIESEL und TROITZKI früher angegebenen Tatsachen (126) folgte aber ganz eindeutig, daß die vorausgegangene Autolyse die Ureasewirkung fast zum Verschwinden bringt. Im Gegensatz dazu wollte N. IWANOW die früheren Nachweise des Vorhandenseins wenig aktiver Urease im Champignon (105) dadurch erklären, daß der Harnstoffzerfall hier nur durch Säurewirkung der dem Pilzmaterial entstammenden Säuren hervorgerufen sei. Nach den schon angeführten Feststellungen von A. WERNER über die Säureresistenz des Harnstoffes wird diese Erklärung jedoch unhaltbar.

Nur für die Sporenzellen läßt N. IWANOW einen Ureasegehalt zu (105, 111a), und zwar deshalb, weil in denselben nur geringe Harnstoffmengen auftraten und die größte Menge des Harnstoffes wohl zur Eiweißsynthese verbraucht war, wobei zuerst durch Ureasewirkung Ammoniak entstehen mußte.

Auf die Abwesenheit von Urease in anderen Teilen des Champignons deutet nach IWANOW auch die Befähigung des Pilzes hin, dargebotenen Harnstoff weiter aufzuspeichern, wobei die Menge bis auf 14,9 vH der Trockensubstanz gebracht werden konnte und sich hauptsächlich im Hymenium ablagerte. Bei gleichartigen Versuchen mit einem ureasehaltigen Pilze, *Bolbitius vitellinus*, wurden statt des dargebotenen Harnstoffes größere Mengen von Ammoniak angehäuft, wodurch im Pilze eine stark alkalische Reaktion entstand und der Pilz schließlich zugrunde gerichtet wurde. Thioharnstoff wurde in beiden Fällen ebenfalls aufgenommen, aber im zweiten Objekt nicht weiter durch die dort anwesende Urease gespalten. Da bei gleichzeitiger Zufuhr von Harnstoff und Thioharnstoff letzterer nicht aufgenommen wurde, hält

<sup>1)</sup> S. 69 (104).

IWANOW das Eintreten beider Substanzen nicht für einen rein mechanischen, sondern für einen durch Lebenstätigkeit der Zellen gelenkten Prozeß.

Die großen Mengen von Harnstoff, die in einigen Fällen in Pilzen vorkamen, konnten jedoch nicht nur durch schwache Ureasewirkung erklärt werden. Es stellte sich ein enger Zusammenhang der Harnstoffmenge mit dem Gesamtstickstoffgehalt der Pilze heraus (III), und zwar für Pilze beider Typen. Der Reichtum an Stickstoff hing seinerseits vom Stickstoffreichtum des Nährsubstrates bei gleichzeitigem Kohlenhydratmangel ab.

Zur Korrektur des anormalen Verhältnisses zwischen Harnstoff und Kohlehydraten stellte N. IWANOW einzelne Pilzexemplare der zweiten Gruppe (Champignon) auf 1—3 Tage mit den Stielen oder in Stücke zerschnitten in Glucoselösungen. Glucose wurde vom Pilz aufgenommen und zum Hute des Fruchtkörpers befördert, wobei unter gleichzeitigem Zurückdrängen der Gewebeautolyse die Menge des Harnstoffes vermindert oder sogar zum Verschwinden gebracht wurde. Zugleich konnte die Bildung unlöslicher stickstoffhaltiger Substanzen, nicht aber von Ammoniak, nachgewiesen werden. Dieser synthetische Vorgang trat nur dann auf, wenn Glucose nicht zu spät und nicht allzu alten Pilzexemplaren, die schon Sporen gebildet hatten, verabreicht wurde, da sonst wohl die während der Sporenbildung tätigen synthetischen Prozesse im Pilze nicht mehr stattfanden und es nicht mehr zur Eiweißbildung in den Sporen kam. Leider untersuchte IWANOW nicht, ob die Darreichung von Glucose eine Mehrproduktion von Sporen verursachte.

Der in den Pilzen der zweiten Gruppe gebildete Reserveharnstoff „wartet auf Zufuhr von Kohlehydraten“ und, da diese Pilze dieselben nicht in genügender Menge zur Verfügung haben, bleibt der Harnstoff unverbraucht und erscheint als Abfallprodukt ebenso, wie es in höheren Pflanzen bei Lichtabschluß mit Asparagin der Fall ist. Daraus wurde der Schluß gezogen, daß die Befähigung, große Harnstoffmengen zu bilden, keine spezifische Eigenschaft der verschiedenen Pilze, sondern eine Nahrungsfunktion derselben sei.

Der einzige Vertreter der zweiten Pilzgruppe, der Champignon, mit dem die Versuche aufgeführt wurden, gehörte aber gerade zu einer Rasse, die künstlich gezüchtet und stark mit Stickstoffdüngung versehen wurde. Dieses konnte wohl die Ursache des unverständlichen, ganz anormal erscheinenden Zustandes des Pilzes gewesen sein und uns zu der, freilich von N. IWANOW abgelehnten Vermutung führen, daß hier gewisse pathologische Prozesse im Spiele waren, die gewissermaßen mit den Erscheinungen bei Fettsucht zu vergleichen wären und durch Stickstoffmästung verursacht waren. Darauf könnte auch deuten, daß der kultivierte Champignon nach IWANOW nur eine geringe Sporenmenge produzierte, während der Fruchtkörper selbst starke Entwick-

lung besaß. Eine üppige Entwicklung von Reproduktionsorganen ohne Fortpflanzungszellen ist vom biologischen Standpunkt aus unverständlich, bildet eine Degenerationserscheinung und kommt unter normalen Bedingungen nicht vor. Es ist jedoch bekannt, daß Überernährung ein Zurücktreten der Geschlechtsfunktion, also wohl auch der ungeschlechtlichen Vermehrung, mit sich bringen kann. Auch bringt ja die Kultur das biologisch sinnlose Entstehen von samenlosen Früchten zustande.

Bei gestörter Korrelation und unterdrückter Sporenproduktion könnte es verständlich sein, daß der zuerst in Form von hochkomplizierten Verbindungen immerfort angehäuften Stickstoff zur Zeit der Sporenbildung den üblichen Weg zum Harnstoff nahm, dieser jedoch durch Abwesenheit der seiner Menge entsprechenden Sporenbildung nicht mehr seinen Weg, der ihm als Zwischenprodukt zukam, fortsetzen konnte und als solcher bis zum Absterben des Pilzes in diesem als unbrauchbares Endprodukt verbleiben mußte. Vom komplizierten Vorgang der Aufnahme von körperfremden stickstoffhaltigen Verbindungen aus dem Nährsubstrat, der Umlagerung derselben zu körpereigenem Eiweiß, von der darauffolgenden proteolytischen Spaltung, Desaminierung, Harnstoffsynthese aus dem entstandenen Ammoniak und der Verwertung des unter Ureasewirkung wieder gebildeten Ammoniaks zur neuen Eiweißsynthese in den Sporen, fehlte anscheinend nur der letzte Vorgang, da eben zu wenig Sporenmaterial entstand. So mußte die größte Menge des Harnstoffes unverwertet bleiben, was unter natürlichen Bedingungen nicht der Fall gewesen wäre. N. IWANOW nimmt auch selbst an, daß Urease nur in den Sporenzellen des Champignons, wenigstens zur fraglichen Zeit, in aktivem Zustande enthalten war. Ohne den krankhaften Zustand des untersuchten Champignons zu berücksichtigen, gibt ja auch IWANOW an, daß die Pilze, welche gleich anderen Pflanzen schon lange vor der Bildung der Reproduktionsorgane sich mit dem notwendigen Stickstoff versehen, in einem Falle — und das wären normale Pilze — die der Kohlehydratmenge entsprechende, in anderen Fällen — und das wären degenerierte Pilze — eine größere Menge als nötig, von stickstoffhaltigen Produkten, die dann in Harnstoff übergehen, anhäufen.

In keinem Falle kann man aber den in überernährten Pilzen vorgehenden Prozeß der Autolyse mit der im Lachs während der Reifung der Geschlechtszellen verlaufenden Verwertung und dem Aufbrauch der Muskulatur vergleichen, wie es IWANOW tut. Der Lachs, der während der Bildung der Geschlechtselemente keine Nahrung aufnimmt, befindet sich im Hungerstadium und baut das für ihn so kostbare Muskelgewebe nur in dem zur Bildung der Geschlechtselemente nötigen Maße ab. Der Champignon schwelgt im Überschuß der stickstoffhaltigen Nährstoffe und baut, um die Bildung der geringen, bedeutend hinter



der normalen zurücktretenden Sporenmenge zu bewerkstelligen, eine unglaublich große Menge Substanz ganz sinnlos ab. Weder aus stoff-, noch aus energieökonomischen Gründen ist dieses zu verstehen. Unwillkürlich muß man an die Versuche von W. BUTKEWITSCH (28<sup>1)</sup>, 29) denken, der durch Anästhesierung und Aushungern höherer Pflanzen eine tödliche Ammoniakreicherung in denselben erzielte. Hier handelte es sich aber unzweifelhaft um eine pathologische Erscheinung.

Wenn auch das Gleichstellen des Harnstoffes in Pilzen mit dem Asparagin in höheren Pflanzen vollkommen berechtigt ist und durch die schon angeführten Versuche mit Zufuhr von Glucose, statt der auch Mannit und Glycerin gebraucht werden konnten, sowie durch die weiter unten beschriebenen Versuche der Harnstoffbildung aus dargereichten Ammonsalzen, bekräftigt wird, so scheint der Vergleich der übermäßigen Harnstoffproduktion im Champignon mit dem Anhäufen von Asparagin in etiolierten Pflanzen biologisch nicht zutreffend. Um das Anhäufen von Asparagin hervorzurufen, muß die Pflanze der Assimilation beraubt werden, wobei die Etiolierung durchaus einen pathologischen Vorgang darstellt. Der Champignon wird aber um nichts beraubt und schafft sich die anormalen Bedingungen selbst, als deren Folge die Stoffwechselkrankheit entsteht.

Zuletzt muß noch darauf hingewiesen werden, daß der pathologische Zustand zum Teil auch dadurch geschaffen werden konnte, daß das Nachreifen und Trocknen in der schon beschriebenen Art geschah. Der Pilz konnte dabei nur ganz allmählich absterben und selbst nach dem Absterben, wenn dieses früher eintrat, als der langsame Trocknungsprozeß beendet war, kann man an unregulierte Fermentwirkungen denken, die wohl nicht ohne Einfluß auf die schließliche Zusammensetzung des Pilzmaterials blieben.

Wenn auch die großen Harnstoffmengen, die IWANOW in Pilzen auffand, infolge pathologischer Prozesse entstehen konnten, und wenn die Versuchsanstellung eine gewisse Schuld dabei trug, sind die Angaben von IWANOW doch von großem Interesse für die Physiologie. Ob diese Angaben sich aber auf normale Verhältnisse in Pilzen übertragen lassen, ist eine Frage, die noch zu lösen bleibt.

Gleichwie die Schimmelpilze in den Versuchen von W. BUTKEWITSCH (31) bei Peptonnahrung in die Kulturlösung, entsprechend der dargereichten Peptonmenge, Ammoniak ausschieden, schied das Mycel des Champignons in den Versuchen von IWANOW bei 3—5 Monate lang dauernder Reinkultur auf Gelatine Harnstoff in die Kulturlösung ab, was ohne Gelatine nicht der Fall war (111). Leider war die Mycelentwicklung nur in einem der ausgeführten Versuche beträchtlich, wobei 0,159 g Mycel 3,36 vH seines Trockengewichts an Harnstoff lieferten. In zwei

<sup>1)</sup> S. 98 ff.

anderen Versuchen, wo sich die Harnstoffproduktion zu 27,2 und 37,9 vH des Mycels berechnete, wog das getrocknete Mycel nur 0,0104 und 0,0130 g. Da hierbei aber Angaben über die Ausführung einer Identifikation des Harnstoffes vermißt werden, können die Versuche bis auf weiteres wohl kaum entscheidend sein. Später (112) gelang es IWANOW auch für Schimmelpilze, bei gleicher Versuchsanstellung wie der von BUTKEWITSCH, anscheinend auch neben starker Ammoniakbildung, das Entstehen gewisser Mengen von Harnstoff aufzufinden, die sich in der Kulturlösung, nicht aber im Mycel befanden.

In diesen Versuchen hatte der Harnstoff die Bedeutung eines Exkretionsproduktes, den IWANOW den früher angegebenen Stickstoffexkrementen der Hefe gleichstellt. Zugleich tritt auch die Ähnlichkeit mit den Vorgängen bei Tieren deutlich hervor.

Bei Anwesenheit oder nachträglichem Zusatz von Kohlehydraten wurde Harnstoff nicht aufgefunden, wobei zugleich das Mycel starke Ureasewirkung entfaltete und viel Säure und Ammonoxalat entstanden. Bei stickstoffreicher Ernährung und Abwesenheit von Kohlehydraten konnte im Gegenteil die Abwesenheit von Urease und ein gleichzeitiges Auftreten von Harnstoff konstatiert werden. Dieses würde ein gutes Beispiel für das gegenseitige Verhältnis von Harnstoff und Urease bilden, das schon früher von A. KIESEL, R. FOSSE und GORIS und COSTY angenommen wurde.

Nach IWANOW besteht somit ein Parallelismus zwischen Glucoseversorgung und der Aktivität der im Pilze erscheinenden Urease, wobei zur Bildung der Urease eine gleichzeitige Anwesenheit von Kohlehydraten und stickstoffhaltigen Substanzen notwendig ist.

Das von IWANOW angegebene sprungartige Auftreten und Verschwinden von Urease, welches er durch scharf eingestellte Akkommodation des Pilzes erklärt, kann aber anderen Ursachen zugeschrieben werden, die nichts mit einer Akkommodation und der Lebenstätigkeit des Pilzes zu tun hätten. Das zum Ureasenachweis gebrauchte Mycelium von *Aspergillus niger* wurde bei 30° im Trockenschrank getrocknet. KIESEL und TROITZKI (126) konnten aber sehr deutlich zeigen, daß bei verlangsamtem Trocknen des Mycels von *Aspergillus* ein 90 vH übersteigender Abfall der Ureasewirkung auftritt. Also konnte das von IWANOW angewendete Trocknungsverfahren nicht ohne entscheidenden Einfluß auf die Ureasewirkung geblieben sein, und es würde unseren Erfahrungen und Erwartungen vollkommen entsprechen, daß der größere Kohlehydratgehalt des Mycels, der durch vorausgehende Glucosezufuhr bedingt war, bei der Zerstörung des Fermentes während des Trocknens schützend mitwirken mußte. Deshalb wäre eine Nachprüfung der Veränderungen im Ureasegehalt höchst erwünscht.

Aus den Ergebnissen der Kultur der Mycelien auf eiweißreichem Substrate zieht N. IWANOW den Schluß, daß die Harnstoffbildung eine

gewisse Notwehr des Organismus vorstellt, da bei der Abwesenheit von genügenden Mengen von Kohlehydraten kein anderes Material zur Unschädlichmachung des Ammoniaks dem Pilze zur Verfügung steht, als die Kohlensäure, die das Ammoniak aber nicht zu dem ebenfalls giftigen Ammoniumcarbonat, sondern zum ungiftigen Harnstoff bindet.

Durch diese Anschauung gerät N. IWANOW in Widerspruch erstens zu den Angaben von W. BUTKEWITSCH (31), die wenige Jahre vorher veröffentlicht wurden<sup>1)</sup>, zweitens mit seinen eigenen Vorstellungen über die Harnstoffbildung durch oxydative Synthese.

In der Arbeit von W. BUTKEWITSCH wurde in Kulturen von *Aspergillus niger* bei ganz denselben Versuchsbedingungen die Bildung von sehr großen Ammoniakmengen neben Oxalsäure konstatiert, wobei die Reaktion der Flüssigkeit mit der Zeit deutlich alkalisch wurde. Später (106) gibt auch IWANOW selbst an, daß neben Harnstoff bedeutende Mengen von Ammonsalzen in seinen Kulturen enthalten waren.

Dem Asparagin in höheren Pflanzen und dem Harnstoff in Pilzen wird die Bedeutung von Substanzen zugeschrieben, in denen das zur Eiweißsynthese leicht verwertbare Ammoniak in unschädlicher Form aufgespeichert wird, um unter entsprechenden Bedingungen und am entsprechenden Orte wieder in freier Form aufzutreten und sogleich am synthetischen Prozesse der Eiweißbildung teilzunehmen. Dabei ist die Beteiligung zweier spezifischer Fermente — der Asparaginase und Urease — zur Befreiung des Ammoniaks notwendig. Nebenbei kann aber wohl das Asparagin, sowie auch der Harnstoff, ohne vorhergehende Spaltung, also direkt in das sich bildende komplexe Eiweißmolekül eintreten. Auf Grund der Verbreitung der Urease in Pflanzen hält FOSSE diese direkte Beteiligung des Harnstoffs an der Eiweißsynthese für ausgeschlossen (77). Demgegenüber hält N. IWANOW (110, 107) freilich nur auf theoretischem Wege, nicht nur eine derartige Beteiligung an der Eiweißsynthese, sondern auch eine solche des Harnstoffes an der Synthese der Purinkörper für sehr wahrscheinlich. Dadurch wird die Bedeutung der Urease etwas eingeschränkt, und diese Einschränkung müßte mit dem Arginingehalte der Eiweißkörper in engerer Verbindung stehen. Freilich ist ja immer noch die Frage offen, ob im Eiweiß nicht doch ureidartige Gruppen vorhanden sind. Wenn das der Fall wäre, könnte die Einschränkung der Ureasetätigkeit noch viel größer sein.

Zur Erklärung der großen Harnstoffmengen, die manchmal in Pilzen aufgefunden werden, und die nicht nur auf Rechnung der Arginingruppen des Eiweiß geschrieben werden können, nimmt IWANOW die HOFMEISTER-FOSSESche Hypothese der oxydativen Synthese des Harn-

<sup>1)</sup> Die Arbeit scheint IWANOW übersehen zu haben, da er wohl eine ältere Arbeit von BUTKEWITSCH, nicht aber diese zitiert.

stoffes an, von der er jedoch in einigen Fällen, wie eben angegeben, zugunsten der NENCKI-SCHMIEDEBERGSchen abweicht, ohne letztere annehmen zu wollen.

Zur Unterstützung der Oxydationshypothese beruft er sich auf die Beobachtungen über den starken Trehaloseverbrauch beim Nachreifen der Fruchtkörper der Pilze, das er durch Liegenlassen oder Aufhängen unreifer Exemplare erzielte (110, 109). Weiter ahmte N. IWANOW die zuerst von KINOSHITA (134) und SUZUKI (234) und dann mit besonderem Erfolg seit 1909 von D. PRIANISCHNIKOW (195, 227) ausgeführten Versuche der Asparaginbildung aus dargebotenem Ammoniak nach, wobei nach Einstellen von reifenden Pilzen in Ammoniaksalzlösungen bei gleichzeitiger Gewichtsabnahme eine Harnstoffanreicherung stattfand (107). Dadurch findet N. IWANOW die Theorie der oxydativen Synthese des Harnstoffs für Pilze bestätigt, wenn auch jüngere Fruchtkörper in gleichen Bedingungen weder Harnstoff enthielten, noch Harnstoff aus dargereichten Ammonsalzen in gleichem Maße zu bilden veranlagt waren. Gleichzeitig bestätigten diese Versuche die Analogie zwischen Asparagin und Harnstoff.

Von Interesse sind die freilich nur in der ersten Arbeit mitgeteilten, weiter jedoch unerwähnt gebliebenen Angaben, daß Harnstoff in Pilzen oft nicht in freiem, sondern in labil gebundenem Zustande enthalten sei, aus dem der Harnstoff nicht mit Alkohol, sondern erst durch wiederholte Behandlung mit heißem Wasser losgelöst werden kann (110). Es erscheint unklar, weshalb sich die ersten Beobachtungen über den labil gebundenen Zustand des Harnstoffes im weiteren anscheinend nicht bestätigten; jedenfalls scheint die quantitative Abtrennung des Harnstoffes in späteren Arbeiten keine Schwierigkeiten gemacht zu haben. Im Zusammenhang mit den Angaben von IWANOW wäre der ganz vor kurzem gemachten Mitteilung von FOSSE (69) zu gedenken, daß es ihm in zwei Fällen erst nach Erwärmen, nicht aber ohne dieses, gelingen wollte, Harnstoff in Pflanzenobjekten nachzuweisen<sup>1)</sup>. FOSSE erklärte diese Fälle durch Anwesenheit labiler Ureide. Wenn auch IWANOW mit Ureiden zu tun hatte, mußten diese jedoch wohl durch Alkohol in Lösung gebracht werden können (253).

### VIII. Die Harnstoffbildung als Anpassung.

Die Natur ist pedantisch. Sie hat ihre strengen Gesetze und straft unbarmherzig mit dem Tode jedes Lebewesen, das sich ihren Regeln nicht unterwirft. Sie erfordert von allen lebensfähigen Geschöpfen das Einhalten gewisser Bedingungen und Grenzen. Nicht die Natur, sondern die Lebewesen müssen sich anzupassen verstehen, sonst müßten sie aus dem Leben scheiden.

<sup>1)</sup> Ahornblätter, unreife *Phaseolus*-Früchte.

Die synthetische Harnstoffbildung ist auch eine Anpassungserscheinung und die Forschung der letzten Zeit zeigt uns deutlich, daß die Harnstoffbildung in gewissen Fällen nicht nur dem tierischen, sondern auch dem pflanzlichen Organismus einen großen Vorteil bietet.

Zum Unterschied von den nur Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff enthaltenden Verbindungen, die unter direkter oder meistens indirekter, über verschiedene Zwischenprodukte gehender und Energie liefernder Oxydation zu den energiefreien Endprodukten Kohlensäure und Wasser führen, bilden die stickstoffhaltigen Verbindungen des Körpers bei ihrem Zerfall in ihm das Ammoniak, welches nicht weiter vom Körper oxydiert wird und entweder wieder in den Stoffwechsel eingeführt oder ausgeschieden werden muß.

Dieses Ammoniak, welchem also die Rolle des stickstoffhaltigen Endproduktes des Eiweißabbaues im tierischen und pflanzlichen Organismus zukommt, kann bei Überschuß von stickstoffhaltiger Nahrung ohne Verlust in dieser oder jener Form vom Körper ausgeschieden werden. Dieses muß aber immer geschehen, wenn der Organismus beständig auf Stickstoffüberkost angewiesen ist, denn sonst müßten pathologische Zustände die Folge sein. Bei Mangel an stickstoffhaltiger Nahrung muß Ammoniak, um den Körper vor Stickstoffverarmung zu schützen, im Organismus verbleiben und bei dieser oder jener Gelegenheit wieder ausgenützt werden.

Nun bilden die Tiere den Teil der organisierten Welt, welcher unter normalen Ernährungsbedingungen nie in Stickstoffnot kommt und auf eine Luxuskonsumtion von Eiweiß eingestellt ist. Deshalb müssen die Tiere eher an Stickstoffüberschuß als an Stickstoffmangel leiden, da sie doch ihren Stickstoffgehalt, besonders bei begrenztem Wachstum, in gewissen Grenzen erhalten müssen und ihn nicht unbeschränkt vergrößern können.

Die autotrophe Pflanze befindet sich aber öfters in Stickstoffnot und ist dadurch gezwungen, ihren Stickstoff möglichst festzuhalten und ihn auch aufzuspeichern, wenn er in Form des Endproduktes des Stoffwechsels erscheint. Die heterotrophen Pflanzen nehmen eine Mittelstellung ein und befinden sich bald im Stickstoffmangel, bald im Zustande eines Stickstoffüberschusses. A priori müßten demnach die Heterotrophen je nach den Bedingungen den Stickstoff entweder anhäufen oder ausscheiden können.

Der Organismus, gleichgültig ob Tier oder Pflanze, der durch Stickstoffüberschuß der Nahrung immer zu neuer Bildung des Ammoniaks in großen Mengen gezwungen ist, wird es mit Vorteil für sein Dasein in die Umgebung abgeben wollen. Da aber das Ammoniak ein Zellgift ist, das die Zelle nur in geringer Menge vertragen kann, wird es in vielen Fällen, da Bildungs- und Ausscheidungsort weit voneinander liegen können, ebenfalls von Vorteil, ja sogar ein Akt der Notwehr

sein, wenn dieses Ammoniak, noch bevor es zur Ausscheidung kommt, in eine dem Organismus unschädliche Form gebracht wird.

Als Folge davon entsteht im Tierorganismus der Harnstoff und die Harnsäure, die nicht nur bei höheren Tieren, sondern auch bei vielen niederen Tieren die bedeutendsten stickstoffhaltigen Ausscheidungsprodukte bilden.

Jedoch kommt es wohl bei sehr vielen anderen niederen Tieren nicht zur Bildung der genannten Produkte und dann erscheint das Ammoniak als solches im Harn, wobei es nur durch die im Organismus vorhandenen oder sogar zu diesem Zwecke speziell gebildeten Säuren neutralisiert wird. So wurden in den Ausscheidungen der Würmer bis 75 vH des Gesamtstickstoffes, der Insekten selbst bis 82 vH als Ammoniak bestimmt.

Genau das gleiche geschieht auch bei Schimmelpilzen, die bei stickstoffreicher Eiweißnahrung Harnstoff und Ammonsalze bilden und ausscheiden. Bei höheren Pilzen dürfte die Exkretion infolge Abwesenheit von Exkretionsorganen für die Fruchtkörper nicht möglich sein, während jedoch das Mycelium sich ganz gleich den Tieren verhält.

Aber auch in demjenigen Organismus, der mit Stickstoff ökonomisch umzugehen gezwungen ist und diesen nicht ausscheidet, muß Ammoniak entstehen und, da es als solches in den Zellen ohne Gefahr der Vergiftung nicht angehäuft werden kann, muß es in der Zwischenzeit von Bildung und weiterer Verwertung in gleicher Weise und mit derselben Notwendigkeit unschädlich gemacht werden. Als Verbindungen, durch deren Entstehen die Entgiftung des Ammoniaks vollzogen wird, treten bei höheren Pflanzen zwei Aminosäureamide auf, das Asparagin und Glutamin, und es ist uns allmählich klar geworden, daß der in Pilzen aufgefundene Harnstoff die gleiche Rolle übernimmt. Ob die Entgiftung des Ammoniaks bei nicht pathologischen Verhältnissen durch einfache Neutralisation mit gebildeten Säuren zutage gebracht werden kann, ist noch wenig aufgeklärt; es scheinen aber doch solche Fälle vorzukommen, wenn auch gewöhnlich die Menge der in normalen Pflanzen vorhandenen Ammonsalzmengen höchst gering ist.

Bei Neubildung von Eiweißstoffen in Pflanzen muß das zeitlich in Form von Asparagin, Glutamin oder Harnstoff gebundene Ammoniak wieder freigemacht werden. Die Bedeutung der Urease, Asparaginase und des bis jetzt nicht nachgewiesenen, vielleicht aber doch existierenden Glutamin spaltenden Fermentes muß darin bestehen, die Mobilisierung des Ammoniaks zu bewerkstelligen. Diese Mobilisierung des Ammoniaks, d. h. das Auftreten der eben erwähnten Fermente in aktiver Form, muß zweckmäßig durch scharf eingestellte Regulationsprozesse geregelt werden. Alles, was diesen Regulationsprozeß hindert, muß unvermeidlich den Eiweißstoffwechsel stark beeinflussen und den Stickstoffumsatz der Pflanze in falsche Bahnen lenken.

Unsere Vorstellungen über das Entstehen, die Rolle und Bedeutung des Harnstoffes im Haushalt der Pflanze sind noch zum großen Teile auf rein theoretischen Grundlagen aufgebaut. Es fehlt noch an experimentellem Material. Es darf aber nicht vergessen werden, daß die in der Tierphysiologie so alte Harnstofffrage auch für sie noch lange nicht genügend aufgeklärt ist und noch viel Raum für Hypothesen übrig läßt.

### Literatur.

1. ABDERHALDEN: Biochem. Handlexikon 4, 620—623.
2. — Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem., letzte Jahrgänge.
3. — und HERRICK: Ebenda 45, 479. 1905.
4. ACKERMANN, D.: Ebenda 56, 305. 1908.
5. — Ebenda 69, 278. 1910.
6. — Ebenda 60, 491. 1909.
7. ALBRECHT: Journ. of biol. chem. 45, 395. 1921.
8. ANDERSEN und ROED MÜLLER: Biochem. Zeitschr. 70, 442, 344. 1915.
9. ANNETT: Biochem. journ. 8, 449. (1914).
10. ARMSTRONG: Proc. of the roy. soc. of London (B.) 85, 109. 1912.
11. ARNAUD, A. et CHARRIN, A.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 112, 755. 1891.
12. BAMBERGER, M. und LANDSIEDL, A.: Monatsh. f. Chem. 24, 218. 1903.
13. — — Ebenda 26, 1109. 1905.
14. BARENDRECHT: Recueils des travaux chim. des Pays-Bas 39, 73. 1920; Chem. Zentralbl. 1921. I.
15. — Recueils des travaux chim. des Pays-Bas 39, 603. 1920; 40, 66. 1921; Chem. Zentralbl. 1921. III.
16. BARGER, G.: The simpler natural bases 1914.
17. BAUMANN und HOPPE-SEYLER: Ber. d. Dtsch. Chem. Ges. 34, 1874. 1901.
18. BECHAMP, A.: Thèse de Strasbourg; Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 43, 548; 70, 866. 1870; Ann. de chim. et de physique, sér. 3, 48, 348; 57, 291; Ann. d. Chem. u. Pharmaz. 100, 247. 1856.
19. BEIJERINCK: Chem. weekbl. 13, 443. 1916.
20. BERGH: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 25, 337. 1898.
21. BIERRY, H. et RANC, A.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 67, 184. 1909.
22. BOKORNY: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 172, 466. 1918.
23. BUETOW: Biochem. Zeitschr. 54, 40. 1913.
24. BURNS, D.: Biochem. journ. 10, 263. 1916.
25. BENECH und KUTSCHER: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 32, 278. 1901.
26. BOUSSINGAULT, J.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 58, 917. 1864; Agron., chim. agric. et physiol. 4, 264. 1868.
27. BUTKEWITSCH, W.: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 32, 1. 1901.
28. — Regressive Metamorphose von Eiweißstoffen in höheren Pflanzen usw. 1904. (Moskau.)
29. — Biochem. Zeitschr. 16, 411. 1909.
30. — Ebenda 41, 431. 1912.
31. — Ebenda 129, 445. 1922.
32. Mc CANCE: Biochem. journ. 18, 486. 1924.

33. CLEMENTI, A.: Atti d. Reale accad. dei Lincei, rendiconto, Ser. 5, **23**, II, 612. 1915; Arch. di fisiol. **13**, 189. 1915; **14**, III, 207. 1916; Atti d. Reale accad. dei Lincei, rendiconto, Ser. 5, **30**, II, 559. 1922.
- 34 — Atti d. Reale accad. dei Lincei, rendiconto, Ser. 5, **30** (II), 197. 1921; **31** (II), 488. 1922.
35. — Arch. di farmacol. sperim. e scienze aff. **21**, 172. 1916.
36. — Ebenda **23**, 289. 1917.
37. COSTY, P.: Uréase et urée chez les Champignons supérieurs. Paris 1923.
38. CZAPEK, F.: Biochemie der Pflanzen **3**, 205—220. 1921.
39. DAKIN: Journ. of biol. chem. **9**, 327. 1911.
40. — Ebenda **3**, 435. 1907.
41. — Journ. of physiol. **30**, 84. 1904.
42. DERNBY, K.: Biochem. Zeitschr. **81**, 107. 1917.
43. DOX: Journ. of biol. chem. **6**, 461. 1910.
44. DRECHSEL, E.: Ber. üb. d. Verhandl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss., Leipzig **41**, 117. 1889; **42**, 322. 1890; Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1891. 254, 261.
45. — Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1891. 248.
46. — Journ. f. prakt. Chem. (2), **12**, 423. 1875.
47. DUNN, M. S.: Journ. of the Americ. chem. soc. **47**, 2564. 1925.
48. EDLBACHER, S.: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. **100**, 115. 1917.
49. — Ebenda **95**, 81. 1915; **100**, 111. 1917.
50. — und BONEM, P.: Ebenda **145**, 69. 1925.
51. — — Ebenda **145**, 69. 1925.
52. — und ROTHLER: Ebenda **148**, 273. 1925.
53. EFFRONT, J.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **146**, 779. 1908.
54. EPPINGER, H.: Hofmeisters Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. **6**, 481. 1905.
55. EPSTEIN, A.: Biochem. Zeitschr. **23**, 250. 1910.
56. ENGELAND, R. und KUTSCHER, F.: Zentralbl. f. Physiol. **24**, 479 u. 589. 1910.
57. FALK, K. G.: Journ. of the Americ. chem. soc. **35**, 292. 1913.
58. FEARON: Biochem. journ. **17**, 84 u. 800. 1923.
59. FEARON, W. and MONTGOMERY, E.: Ebenda **18**, 576. 1924.
60. FISCHER, E.: Ber. d. Dtsch. Chem. Ges. **37**, 4585. 1904.
61. FISKE und KARSNER: Journ. of biol. chem. **16**, 399. 1913.
62. FOSSE, R.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **157**, 151. 1913; Ann. de l'inst. Pasteur **30**, 642. 1916.
63. — Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **154**, 1187, 1819. 1912.
64. — Ebenda **157**, 948. 1913. Genaue Methodik.
65. — Ebenda **158**, 1374. 1914; Ann. de l'inst. Pasteur **30**, 739. 1916; Ann. de chim., sér. 9, **6**, 207. 1916.
66. — Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **156**, 1938. 1913.
67. — Ebenda **176**, 1719. 1922; **177**, 199. 1923.
68. — Ebenda **177**, 331. 1923.
69. — Ebenda **182**, 175. 1926.
70. — Ebenda **182**, 869. 1926.



71. FOSSE, R.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 155, 851. 1912; 156, 263, 567, 1938. 1913; Bull. des sciences pharmacol. 20, 69, 513. 1913; Ann. de chim., sér. 9, 6, 155. 1916; Ann. de l'inst. Pasteur 30, 739. 1916.
72. — Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 156, 567, 1938. 1913.
73. — Ann. de l'inst. Pasteur 30, 739. 1916.
74. — Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 154, 1448. 1912; 156, 263. 1913; Ann. de chim. et de physique, sér. 9, 6, 155. 1916; Ann. de l'inst. Pasteur 30, 525. 1916.
75. — Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 168, 1164. 169, 91. 1919; 171, 398. 1920.
76. — Ann. de l'inst. Pasteur 34, 715. 1920.
77. — Ebenda 30. 1916.
78. — et HIEULLE: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 174, 39, 1021. 1922.
79. — — Ebenda 174, 1021. 1922.
80. — et LAUDE: Ebenda 173, 318. 1921.
81. FÜHNER, H.: Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 52, 169. 1904.
82. FÜRTH und FRIEDMANN: Biochem. Zeitschr. 26, 435. 1910.
83. GAZE: Arch. d. Pharm. 243, 78. 1905.
84. GONNERMANN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 89, 493. 1902.
85. GORIS et COSTY: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 175, 539, 998. 1922.
86. — — Ebenda 175, 279, 998. 1922.
87. — — Ebenda 176, 412.
88. — et MASCRÉ: Ebenda 147, 1488. 1908; 153, 1082. 1911. — Bull. des sciences pharmacol. 16, 82. 1909.
89. GOTTLIEB: Münch. med. Wochenschr. 1895.
90. — und STANGASSINGER: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 52, 1. 1907.
91. GUGGENHEIM, M.: Die biogenen Amine 1923 (Zusammenstellung).
92. HARTIG: Entwicklungsgeschichte des Pflanzenkeims 1858.
93. HEDIN: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 20, 186. 1894; 21, 155, 297. 1895.
94. — Ebenda 25, 344. 1898.
95. — Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1891. 418.
96. HINO, S.: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 133, 100. 1924.
97. HOFMEISTER, F.: Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 37, 426. 1896.
98. HOLTZ, F.: Zeitschr. f. Biol. 81, 65. (1923).
99. HUNTER, A. and DAUPHINEE, J.: Proc. of the roy. soc. of London (B.) 97, 227. 1924.
100. — and SMITH: Journ. of biol. chem. 62, 649. (1924).
101. INOUE, K.: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 81, 71. 1912.
102. IWANOW, N.: Biochem. Zeitschr. 162, 433. 1925. Ebenda 449.
103. — Ebenda 136, 1. 1923.
104. — Ebenda 143, 62. 1923.
105. — Ebenda 150, 115. 1924.
106. — Ebenda 162, 425. 1925.
107. — Ebenda 136, 9. 1923.
108. — Bull. de l'acad. des sciences de Russie 1918. 397; Biochem. Zeitschr. 137, 331. 1923; 162, 441. 1925.
109. — Journ. d. russ. botan. Ges. 1917. 129.
110. — Biochem. Zeitschr. 135, 1. 1923.

111. IWANOW, N.: *Biochem. Zeitschr.* **154**, 391. 1924.  
111a. — *Ebenda* **154**, 376. 1924.  
112. — *Ebenda* **157**, 229. 1925.  
113. JACOBY, M.: *Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem.* **30**, 168.  
114. JACQUEMARD: *Ann. de chim. et de physique, sér. 3*, **7**, 149. 1843.  
115. JALOUSTRE: *Mémoire présenté à la fac. des sciences de Paris p. l'obt. d. dipl. d'études supér.* Paris 1908.  
116. JANSEN: *Chem. weekbl.* **14**, 125. 1917.  
117. JOLLES, A.: *Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem.* **32**, 361. 1901;  
**34**, 28. 1901; **38**, 396. 1903; *Ber. d. Dtsch. Chem. Ges.* **34**, 1448. 1902.  
118. KATO, K.: *Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem.* **75**, 456. 1911.  
119. KIESEL, A.: *Ebenda* **60**, 460. 1909.  
120. — *Ebenda* **60**, 476. 1909.  
121. — *Ebenda* **67**, 241. 1910.  
122. — *Ebenda* **75**, 169. 1911.  
123. — *Bull. de l'acad. impér. des sciences de Russie* 1915. 1337.  
124. — *Ebenda* 1915. 1661.  
125. — *Arginin und seine Umwandlung in Pflanzen. Wiss. Schriften d. Univ. Moskau* 1916.  
126. — und TROITZKI: *Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem.* **118**, 247. 1922.  
127. — *Ebenda* **118**, 254. 1922.  
128. — *Ebenda* **118**, 284. 1922.  
129. — *Ebenda* **120**, 85. 1922.  
130. — *Ebenda* **149**, 231. 1925.  
131. — *Ebenda* **118**, 267. 1922.  
132. — *Ebenda* **135**, 61. (1924).  
133. KIKKOJI: *Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem.* **51**, 201. 1907.  
134. KINOSHITA: *Bull. coll. agric. univ. Tokyo* **2**, 200. 1895.  
135. KOSSEL, A.: *Biochem. Zentralbl.* **5**, 7. 1906.  
136. — *Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem.* **66**, 257. 1910; **68**, 170. 1910.  
137. — und CURTIUS: *Ebenda* **148**, 283. 1925.  
138. — und DAKIN: *Ebenda* **41**, 321. 1904.  
139. — — *Ebenda* **42**, 181. 1904.  
140. — und WEISS: *Ebenda* **84**, 1. 1913.  
141. — und KUTSCHER, F.: *Ebenda* **25**, 551. 1898.  
142. — *Ebenda* **88**, 163. 1913.  
143. KOSSOWICZ, A.: *Zeitschr. f. Gährungsphys.* **1**, **60**, 121, 317. 1912;  
**2**, 51, 81.  
144. KUHN, R.: *Physikalische Chemie und Kinetik in C. OPPENHEIMER, Die Fermente* 1924. 178 u. folg.  
145. KURONO: *Journ. coll. agr. Tokyo* **1**, 295. 1911.  
146. KUTSCHER, F.: *Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem.* **34**, 114. 1901.  
147. — und SCHENCK: *Ber. d. Dtsch. Chem. Ges.* **38**, 455. 1905.  
148. — *Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem.* **32**, 413. 1901.  
149. — und SEEMANN: *Ebenda* **49**, 298. 1906.  
150. — — *Ebenda* **35**, 432. 1902.  
151. — und ZICKGRAF, G.: *Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss.* 1903. 624.  
152. — — *Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem.* **41**, 259. 1904.  
153. LANG, S.: *Hofmeisters Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol.* **5**, 321. 1904.  
154. LEVENE: *Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem.* **41**, 393. 1904.  
155. LINDNER, P. und WÜST, G.: *Wochenschr. f. Brauerei* **30**, 477. 1913.

156. LIPPICH, F.: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. **90**, 441. 1914.  
157. — Ber. d. Dtsch. Chem. Ges. **39**, 2953. 1906; **41**, 2953 u. 2974. 1908.  
158. LÖFFLER, W.: Biochem. Zeitschr. **85**, 230. 1918.  
159. LOEB, L. and BODANSKI: Journ. of biol. chem. **67**. 1926.  
159a. LOEB, W. und GUTMANN: Biochem. Zeitschr. **41**, 445. 1912.  
160. LOEW, O.: Journ. f. prakt. Chem., N. F. **2**, 289. 1870.  
161. LOSSEN: Ann. d. Chem. u. Pharm. **201**, 369. 1880.  
162. LUCK, J.: Biochem. journ. **18**, 679. 1924.  
163. — Ebenda **18**, 814, 825, 1227. (1924).  
164. — and SETH: Ebenda **19**, 357. (1925).  
165. LONDON und RIWKIND: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. **56**, 551. 1908.  
166. MACK, E. and VILLARS, D.: Journ. of the Americ. chem. soc. 1923. 505.  
167. MARSHALL jr., E. K.: Journ. of biol. chem. **14**, 283. 1913.  
168. MARSHALL: Ebenda **14**, 283. 1913; **15**, 495. 1913.  
169. MATAAR: Recueils des travaux chim. des Pays-Bas **39**, 495. 1920; Chem. Zentralbl. 1921, III. 113.  
170. — Ebenda **40**, 65. 1921; Chem. Zentralbl. 1921, III.  
171. MATEER and MARSHALL: Journ. of biol. chem. **25**, 297. 1916.  
172. MELIN, E. und HELLEBERG, K.: Biochem. Zeitschr. **157**, 146. 1925.  
173. MIHARA: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. **75**, 446.  
174. MIQUEL: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **111**, 507. (1890).  
175. — Ebenda **111**, 397. 1890 (Ureasedarstellung).  
176. MOTHES, K.: Planta **1**, 472. (1926).  
177. MÜNCK, G.: Landwirtschaftl. Versuchs-Stationen **85**, 393. 1912.  
178. MÜLLER, H.: Zeitschr. f. Biol. **82**, 573. 1925; **83**, 320. 1925.  
179. MUSCULUS: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **82**, 333. 1876.  
180. — Ebenda **78**, 132. 1874; **82**, 334. 1876.  
181. NASSE, O.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **6**, 589. 1872.  
182. NEMEC, A.: Biochem. Zeitschr. **91**, 126. 1918; WESTER: Ebenda **122**, 188. 1921.  
183. NENCKI: Ber. d. chem. Ges. **5**, 890. 1872.  
184. NICLOUX et WELTER: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **174**, 1733. 1922.  
185. ORGLMEISTER: Hofmeisters Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. **7**, 21. 1905.  
186. OSBORNE and GILBERT: Americ. journ. of physiol. **15**, 333. 1905.  
187. OSBORNE, LEAVENWORTH and BRAUTLECHT: Ebenda **23**, 180. 1908.  
188. OTORI: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. **43**, 74, 86. 1904.  
189. OMELIANSKI und SIEBER: Ebenda **88**, 445. 1913.  
190. PASTEUR: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **50**, 849. 1860.  
191. PIRIA: Ann. de chim. et de physique, sér. 3, **22**, 163. 1848.  
192. PLIMMER and SKELTON: Biochem. journ. **8**, 70. 1914.  
193. POMMERENIG: Hofmeisters Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. **1**, 561. 1900.  
194. PRIANISCHNIKOW: Über den Zerfall der Eiweißstoffe beim Keimen. Moskau 1895.  
195. — Biochem. Zeitschr. **150**, 407. 1924 (Zusammenstellung).  
196. PRZYLECKI, S.: Arch. internat. de physiol. **20**, 103.  
197. REUTER: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. **78**, 167. 1912.

198. RICHET, C.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 118, 1125; Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 46 (1, sér. 10), 368, 525. 1894.
199. — et CHASSEVANT, A.: Ebenda 49 (4, sér. 10), 793. 1897.
200. RIESSER, O.: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 49, 210. 1906.
201. RITTER, E.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 73, 1219, 1871; Bull. de la soc. chim. 16, 32. 1871.
202. RUPPEL, Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 26, 218. 1898.
203. ROVERE: Giorn. d. accad. di Torino 76, 101.
204. SANDBERG: Biochem. Zeitschr. 128. 1922.
205. SCHÖNDORF: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 117.
206. SCHMIEDEBERG: Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 8, 1. 1877.
207. v. SCHROEDER, W.: Ebenda 15, 364. 1882.
208. — Ebenda 15, 364. 1882; 19, 373. 1885.
209. SCHULZE, E.: Landwirtschaftl. Jahrb. 35, 636. 1906.
210. — Ber. d. Dtsch. Chem. Ges. 24, 2701. 1891.
211. — Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 17, 193. 1892; Ber. d. Dtsch. Chem. Ges. 25, 658. 1892, vgl. Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 20, 309. 1895; 24, 51. 1898.
212. — Ebenda 47, 507. 1906.
213. — Ber. d. botan. Ges. 21, 66. 1903.
214. — und BARBIERI: Ber. d. Dtsch. Chem. Ges. 14, 1602. (1881).
215. — und CASTORO: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 38, 217. 1903.
216. — — Ebenda 38, 203. 1903; 43, 181. 1904; 47, 507. 1906.
217. — — Ebenda 38, 217. 1903; 43, 170. 1904.
218. — und WINTERSTEIN, E.: Ebenda 30, 2879. 1897.
219. — — Ebenda 34, 142. 1901.
220. SCHULZE und STEIGER: Ber. d. Dtsch. Chem. Ges. 19, 1177. 1886; Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 11, 43.
221. SCHUTZENBERGER, P.: Bull. de la soc. de chim. 23, 193, 216, 242. 1875; 24, 145. 1875; Ann. de chim. et de physique, sér. 5, 16, 289. 1879.
222. SCHWARZ, L.: Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 41, 60. 1898.
223. SEMAL: Ann. de pharm. 4, 279. 1898.
224. SHIBATA, K.: Hofmeisters Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. 5, 388. 1904.
225. SHIGA, K.: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 42, 505. 1904.
226. SIEGFRIED: Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1891. 270.
227. SMIRNOW, A.: Biochem. Zeitschr. 137, 1. 1923.
229. STÄDELER und NEUKOMM: Journ. f. prakt. Chem. 72, 25. 1857.
230. SUBBOTIN: Chem. Zentralbl. 1865. 593.
231. STANGASSINGER: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 55, 295. 1908.
232. STEPPUHN, O. und UTKIN-LJUBOWZOFF, X.: Biochem. Zeitschr. 146, 115. 1924.
233. SUMNER, J. B.: Journ. of biol. chem. 68, 101. 1926.
234. SUZUKI: Bull. coll. agric. univ. Tokyo 2, 409. 1897.
235. TADOKORO: Journ. coll. agr. Tohoku 5, 57.
236. TAKEUCHI, T.: Journ. of coll. agric. Tokyo 1, Nr. 1. 1909.
237. TANAKA: Biochem. Zeitschr. 37, 260.
238. TAPPEINER, H.: Journ. f. prakt. Chem. N. F. 4, 408. 1871; Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1871.
239. THEILE: Chem. Zentralbl. 1867. 385.

240. THIERFELDER und CRAMM: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. **105**, 58. 1919.
241. THIERFELDER, H. und SHERWIN, S.: Ber. d. Dtsch. Chem. Ges. **47**, 2630. 1914; Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. **94**, 1. 1915.
242. TRIER, G.: Über einfache Pflanzenbasen und ihre Beziehungen zum Aufbau der Eiweißstoffe und Lecithine 1912.
243. TAMURA SAKAE: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. **87**, 85. 1913.
244. — Ebenda **89**, 289. (1914); **90**, 286. (1914).
245. THOMAS, K.: Ebenda **88**, 465. 1913.
246. TROENSEGAARD, N.: Ebenda **112**, 87. 1920; **127**, 137. 1923; **130**, 84; **133**, 116; **134**, 100. 1924; **142**, 35. 1925.
247. TRUFFAUT et BESZSONOFF: La science du sol. **3**, 3. 1924.
248. VAUQUELIN et ROBQUET: Ann. de chim. et de physique, **58**, 88. 1806.
249. VAUQUELIN: Ebenda, sér. 2, **25**, 423. 1824.
250. WAKEMAN, A. and DAKIN, H.: Journ. of biol. chem. **9**, 327. (1911).
251. WALKER and HAMBLY: Transact. of the chem. soc. **67**, 746. 1895.
252. WALTHER, O.: Bull. de l'acad. des sciences de Russie 1917. 1071.
253. WEILAND, W.: Biochem. Zeitschr. **38**, 385. 1911.
254. WERNER, A.: Transact. of the chem. soc. **121**, 2322. 1922.
255. — Journ. of the chem. soc. **103**, 1010. 1913.
256. — Ebenda **113**, 84. 1918.
257. — Dubl. journ. of med. science **4**, 517. 1922.
258. — Chemistry of Urea. London 1923. Zit. nach FEARON.
259. WEYLAND, H.: Jahrb. f. wiss. Botanik **51**, 1. 1912.
260. WINTERSTEIN, H.: Handb. d. vergl. Physiol. **2**, 2. Hälfte. 1924.
261. WINTERSTEIN, E. und REUTER: Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. II, **34**, 566. 1912.
262. — — und KOROLEW: Landwirtschaftl. Versuchs-Stationen **79/80**, 541. 1913.
263. WESTER: Biochem. Zeitschr. **122**, 188. (1921).
264. ZEMPLÉN, G.: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. **79**, 229. 1912.

# Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich.

Von FRITZ VON WETTSTEIN, Göttingen.

Mit 12 Abbildungen.

## Einleitung.

Die Konstanz der Chromosomenzahl und die Individualität der Chromosomen sind uns Biologen heute zu geläufigen, feststehenden Tatsachen geworden, vielfach geprüft und bestätigt. Unter dem erdrückenden Beweismaterial werden wohl allmählich auch die letzten Zweifler verstummen müssen. Auf diesen Tatsachen ruht das Gebäude der Vererbungs-forschung, seit diese durch die Hypothese der Lokalisation der Gene in den Chromosomen mit cytologischer Forschung verknüpft ist. Durch diese Verbindung hat sie den stärksten Impuls nach der Wiederentdeckung der MENDELSchen Gesetze erfahren. Es kann nicht Aufgabe dieser Darstellung sein, die Beweise für diese Grundtatsachen hier nochmals anzuführen. Wir nehmen sie zum Ausgangspunkt unserer Betrachtung und nennen — um nur die eindringlichsten Beweise zu betonen — vor allem die genialen Experimente BOVERIS und die Non-disjunction-Untersuchungen an *Drosophila*, unter Hinweis auf eine letzte knappe Zusammenfassung bei BĚLAŘ. Aus diesen Tatsachen der Konstanz und der Individualität der Chromosomen leiten wir den Fragenkomplex ab, der meist mit den Worten „*Heteroploidie*“ oder „*Polyloidie*“ bezeichnet wird.

Eine bestimmte Anzahl verschiedener Chromosomen mit ihrem bestimmten Gehalt an mendelnden Anlagen ist für eine Sippe charakteristisch und durch letzteren *mit* die Ursache für deren äußere Gestaltung. Daraus folgt, daß jede entstehende oder experimentell erzwungene Veränderung des Chromosomensatzes eine Änderung der betreffenden Sippe zur Folge haben muß. Die einzelnen Chromosomen selbst mit ihrem bestimmten Gengehalt bleiben dabei vollständig unverändert. Sie werden nur in anderer, vervielfachter, vermehrter oder verminderter Zusammensetzung zum Kernbestande zusammengefügt. Es werden auf diese Weise Scharen von neuen Organismen aus einer Sippe entstehen müssen, wenn durch freie Kombination die einzelnen Glieder des Chromosomensatzes der Ausgangsform in beliebiger Anzahl vereinigt werden. Wir können solche Organismen als Sippen mit heteroploidem Chromo-

somengehalt oder kurzweg als heteroploide Sippen bezeichnen. Unter *Heteroploidie* verstehen wir also die Erscheinung, daß ein bestimmter Chromosomensatz in beliebiger Kombination seiner Teile an Zahl und Zusammensetzung bis zu hohen Vielfachen dieses ersten Ausgangssatzes auftreten kann mit allen morphologischen und physiologischen Konsequenzen für den Träger dieser Kombinationen.

Nachdem der Gengehalt der einzelnen Chromosomen selbst unverändert bleibt, ist damit auch die Abgrenzung gegenüber den Erscheinungen der *Mutation* gegeben. Als Mutation werden wir wohl jede Änderung des Gesamtgenbestandes betrachten, die nicht auf einer Kombination vorhandener Gene beruht, gleichgültig, ob es sich um Verlustmutationen, also Verlust eines Genes handelt oder um die tatsächliche Änderung eines solchen. Die heteroploiden Formen stehen zweifellos begrifflich den Kombinationen näher. Sind diese Genkombinationen, so können erstere als Chromosomenkombinationen oder mit JOLLOS als *Kumulationen* bezeichnet werden, wobei wir uns freilich bei Verwendung dieses Ausdrucks klar sein müssen, daß wir nicht nur heteroploide Formen mit Häufung, also Vervielfachung, sondern auch mitunter mit Verminderung der Ausgangszahl des Chromosomenbestandes beobachten.

Für die Erscheinung der Heteroploidie ist in den letzten Jahren ein so reiches, vielfach gut analysiertes Tatsachenmaterial beigebracht worden, daß viele Teile des Fragenkomplexes einer weitgehenden Klärung zugeführt worden sind. Es mag daher eine Zusammenfassung im Rahmen der „Ergebnisse der Biologie“ angebracht sein. Der Schwerpunkt der Darstellung muß im Pflanzenreich liegen, da gerade hier eine besondere Mannigfaltigkeit dieser Erscheinungen zu beobachten ist. Jede Blumenausstellung mit einer Fülle neuer Züchtungen bringt neues hierher gehörendes Material, da sehr viele dieser Neuzüchtungen auf den zu schildernden Vorgängen beruhen. Die Behandlung soll sich nach einer terminologischen Vorbemerkung zunächst an die experimentell ermittelten Tatsachen halten, dann die rein cytologischen Beobachtungen besprechen, um aus diesem gesicherten Tatbestand die theoretischen Schlüsse abzuleiten. Letztere sollen nur so weit geführt werden als sie sich heute schon ohne Zwang ergeben. Es ist gerade dieses Gebiet ein Feld so reger Theorienbildung in den letzten Jahren gewesen, daß vielleicht darauf verzichtet werden kann, zu geäußerten unbewiesenen Vorstellungen hier neue von demselben Werte hinzuzufügen. Vor allem deshalb, weil die bereits mit großer Wahrscheinlichkeit ableitbaren weit genug vorwärts führen, um für die nächsten Jahre heuristisch auf die experimentelle Arbeit zu wirken.

## I. Terminologische Vorbemerkung.

Eine präzise Terminologie ist bei Besprechung unseres Fragenkomplexes besonders wichtig. Wir lehnen uns dabei im wesentlichen an WINKLER (2 und 3) an.

Jeder Organismus besitzt zunächst eine bestimmte einfache, *haploide* Chromosomenzahl. Wir wollen sie die Grundzahl  $n$  nennen. Bei Pflanzen und Tieren mit geschlechtlicher Fortpflanzung tritt ein Phasenwechsel ein. Die haploide Zahl wechselt mit der *diploiden* ( $2n$ ) alternierend ab. Eine solche Sippe besitzt also normalerweise zweierlei Zellen mit diesen beiden Zahlen. Ich sehe dabei von dem auch normal triploiden Endosperm der *Angiospermen* ab. Durch verschiedene Eingriffe in den normalen Entwicklungsablauf (Teilungsstörung, Pfropfung, Regeneration, Bastardierung) kommt es dazu, daß Formen entstehen mit der Diploidzahl als Grundzahl und einer entsprechend zugeordneten tetraploiden Zahl  $= 4n$ . Auf diesem Wege fortschreitend erhalten wir die Zahlen  $n, 2n, 4n, 8n \dots$ . Durch Kreuzung dieser untereinander resultieren die dazwischen liegenden ganzzahligen Vielfachen und damit die Reihe  $n, 2n, 3n, 4n, 5n \dots$  (haploid, diploid, triploid, tetraploid, pentaploid), die als Reihe *polyploider* Chromosomenzahlen zu bezeichnen ist. Die Erscheinung des Auftretens solcher Formen mit *ganzzahligen* Vielfachen einer Chromosomengrundzahl wird *Polyloidie* genannt.

Es hat sich weiter gezeigt, daß nicht immer nur ganzzahlige Vielfache vorhanden sind, sondern überhaupt alle möglichen Zahlen von  $n + x$ , so daß verschiedene gerade und ungerade Zahlen entstehen können, die ganz allgemein, die polyploiden mit eingeschlossen, als *heteroploid* bezeichnet werden, wobei die geraden als *orthoploid*, die ungeraden als *anorthoploid* unterscheidbar sind. Diese verschiedenen Zahlen gruppieren sich natürlich um die reinen Vielfachen als  $n + x, 2n - x, 2n + x, 3n - x, 3n + x$  usw. und es hat sich als wertvoll erwiesen, diese Gruppierung mit der Bezeichnung *hypo* für  $-$  und *hyper* für  $+$  zu kennzeichnen in Zusammensetzung mit dem nächst zugehörigen Vielfachen von  $n$ , also  $2n - x$  hypodiploid,  $5n - x$  hypopentaploid,  $3n + x$  hypertriploid,  $8n + x$  hyperoktoploid usw. zu nennen. Alle diese Termini beziehen sich nur auf die reine Anzahl der Chromosomen.

Da aber die Individualitäts- und Lokalisationsvorstellung der Chromosomen dem ganzen Fragenkomplex das wesentliche Gepräge gibt, so ist es wichtig, nicht nur die Grundzahl, sondern diese in ihrer ganz bestimmten Zusammensetzung, also den haploiden *Chromosomensatz*, zu bezeichnen, wofür WINKLER den Ausdruck *Genom* gewählt hat. Ein Genom ist eine bestimmte haploide Chromosomengarnitur mit ihrem bestimmten Gehalt an mendelnden Genen. Enthalten die einzelnen Formen Vielfache desselben Genoms, dann erhalten wir eine Reihe



*monogenomatischer, digenomatischer* bis zu *polygenomatischen* Formen, die, weil aus gleichen Genomen aufgebaut, alle *isogenomatisch* sind. Der Gegensatz ist *anisogenomatisch* und kommt Bastarden zu.

Eine ähnliche Terminologie haben BLAKESLEE und seine Mitarbeiter aufgestellt. Eine wesentliche Erweiterung bezieht sich auf die nicht polyploiden Formen. Kommt in einer hyperhaploiden Form zur  $n$ -Zahl noch eine bestimmte Anzahl Chromosomen hinzu, so werden diese mit einem Teil der vorhandenen identisch sein. Sie werden verschiedentlich noch einmal, zweimal usw. vertreten sein, im ganzen also bei einer  $n + 1$ -Form ein Chromosom zweimal, bei einer  $n + 2$ -Form dreimal usw. Dies wird von BLAKESLEE als *disomic* (in unserer Ausdrucksweise wohl am besten *disom*), *trisomic* (*trisom*) usw. bezeichnet. Sind die überzähligen Chromosomen verschieden, dann werden zweierlei zweimal vorhanden sein, „double disomic“ im Gegensatz zu „simple disomic“, oder dreierlei zweimal (*triple disomic*), zweierlei dreimal (*double trisomic*) usw. In unsere Bezeichnungsweise übernehmen wir *einfach disom*, *dreifach disom*, *zweifach trisom* usw. Auch andere Bezeichnungen sind in Gebrauch (z. B. von DE VRIES u. a.), doch sind die WINKLERS am einheitlichsten durchgeführt. Sie werden uns mit den Ergänzungen von BLAKESLEE genügen.

Wir betonten schon früher die Abgrenzung dieser als Kumulationen bezeichneten Erscheinungen den richtigen Genmutationen gegenüber. Es mag vielleicht zweckmäßig sein, zur leichten Charakteristik dieser beiden erblichen Änderungen die Bezeichnungen Rasse und Sippe in der Weise zu verwenden, daß wir solche Formen Sippen nennen, die durch Genverschiedenheiten charakterisiert sind, dagegen als Rassen solche bezeichnen, die auf chromosomalkumulativer Grundlage aufgebaut sind. Wir haben also häufig Sippenscharen vor uns, unterschieden durch eine größere Anzahl mendelnder Gene, dagegen von jeder Sippe theoretisch möglich eine ganze Anzahl heteroploider Rassen. Durch diese Unterscheidung wird die Darstellung erleichtert. Wichtiger ist eine andere Bezeichnungsweise, die mit der Homologie der einzelnen Entwicklungsabschnitte im Pflanzenreich in Bezug auf den Kernphasenwechsel in Zusammenhang steht. Jede Pflanze mit antithetischem Generationswechsel hat auch einen Phasenwechsel, eine Gamophase und Zytophase. Nur Phasen derselben Kategorie können miteinander verglichen werden. Entsprechend den oben erörterten Verhältnissen kann die Gamophase haploid, diploid, triploid usw. sein, die Zytophase ebenfalls haploid (in Ausnahmefällen), diploid, triploid, tetraploid, hexaploid usw. Es gehören je zwei Phasen zu einem Organismus zusammen. Es entsprechen also einer haploiden Gamophase eine diploide Zytophase, einer diploiden Gamophase eine tetraploide Zytophase, einer triploiden Gamophase eine hexaploide Zytophase usw. Dabei enthält die jeweils höhere Phase ihrer homologen gegenüber alle

Einheiten in vermehrter Zahl, alle Anlagen in vermehrter Wirkung, so daß jeder höheren Phase (z. B. der tetraploiden gegenüber der diploiden Zygo-Phase) und ebenso je zwei koordinierten Phasen (einer zusammengehörigen Gamo- und Zygo-Phase) eine höhere Valenz zugesprochen werden kann. Dies findet in folgenden Bezeichnungen deutlichen Ausdruck. Wir unterscheiden *univalente* Rassen (*haploide Gamophase + diploide Zygo-Phase*), *bivalente* (*diploide Gamophase + tetraploide Zygo-Phase*), *trivalente* (*triploid + hexaploid*), die zusammen eine *multivalente* Reihe bilden. Dabei gibt es geschlossene Typen wie die angeführten und nicht geschlossene, die nur als Zygo-Phasen bestehen, wie triploide, pentaploide usw. Zygo-Phasen.

Die vorgeführte Terminologie mag umfangreich erscheinen. Sie stellt aber das Minimum der zur Besprechung des vorliegenden Fragenkomplexes notwendigen Ausdrücke dar. Die gebräuchlichen Ausdrücke der Genetik werden als bekannt vorausgesetzt.

## II. Experimentelle Ergebnisse.

### 1. Entstehung polyploider Rassen.

Wenn wir von  $n$ - oder  $2n$ -Zellen normal haploider oder diploider Organismen zu einer Vervielfachung der Genome kommen wollen, so stehen uns heute eine ganze Reihe experimentell gut gangbarer Wege zur Verfügung. Schon GERASSIMOW (1, 2) gelang es 1897 an den normal haploiden Zellen einer Grünalge *Spirogyra* und ähnlichen Formen diploide Zellen durch Störung der vegetativen Zellteilung zu erzielen. Die Kernteilung ist ein gegen Störung sehr empfindlicher Mechanismus und durch die Einwirkung tiefer Temperaturen gelang es leicht, den Ablauf so zu beeinflussen, daß bereits nach der Chromosomenlängsspaltung die weitere Kernteilung und Zellteilung unterblieb und Zellkerne rekonstruiert wurden, die alle Chromosomen in der doppelten Anzahl enthielten. Die vielzelligen Fäden von *Spirogyra* entstehen durch sukzessive vegetative Teilung vielfach einer Zelle, und so konnte GERASSIMOW aus einer diploiden Ausgangszelle einen ganzen diploiden Faden gewinnen. Solche Versuche wurden später von v. WISELINGH am selben Objekt und von FR. v. WETTSTEIN (3) an den gleichfalls fadenförmigen Moosprotonemen mit ähnlicher Methodik wiederholt. Die vegetative Teilung erweist sich auch gegen die verschiedensten Narcotica wie Chloralhydrat u. a. besonders empfindlich, die mit gleichem Erfolge wie tiefe Temperaturen angewendet werden können. Es handelt sich bei allen diesen Versuchen stets um einfache Haplontenzellen, aus denen auf die geschilderte Weise direkt bivalente Rassen erhalten werden. Eine Wiederholung des gleichen Vorganges führt von diploiden Zellen zu tetraploiden. Weiter aufwärts konnten die Versuche

in diesen Fällen nicht geführt werden. Störung der vegetativen Teilung ist also hier die Ursache.

Vielleicht noch empfindlicher als vegetative Teilungen erweisen sich gegen Eingriffe verschiedenster Art die Reduktionsteilungen. Daß Experimente hier weniger leicht von Erfolg sind, liegt in der geringen Zugänglichkeit dieser Stadien am lebenden Objekt. An den sporogenen Reduktionsteilungen der Mooskapsel gelang es F. v. WETTSTEIN (3), mit gleichen Einwirkungen wie an den vegetativen Teilungen vor allem Narcoticis Ähnliches zu erreichen und MICHAELIS berichtet über solche Ergebnisse durch Beeinflussung mit tiefen Temperaturen auf

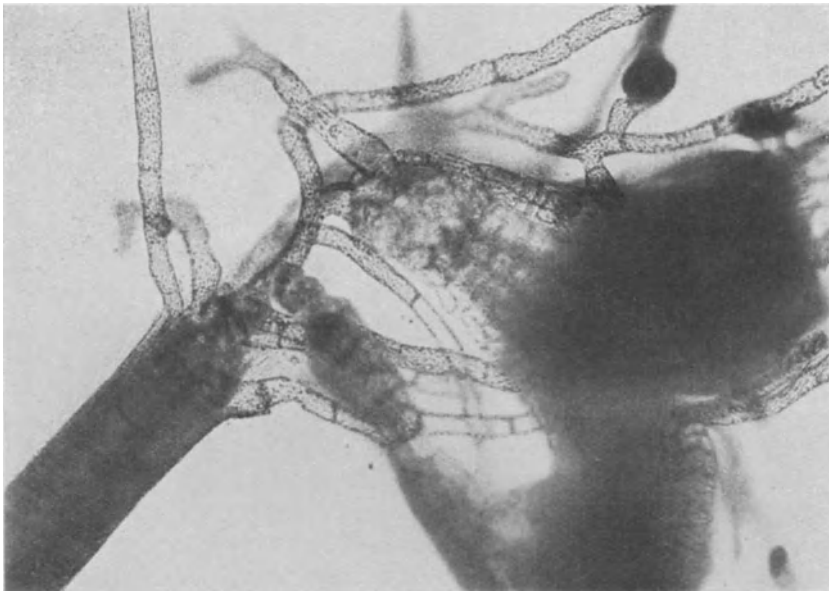


Abb. 1. Regenerationsvorgang der Seta zu bivalenten Protonemen des Laubmooses *Physcomitrium pyriforme*. Vergr. 60 $\times$ .

die Pollenentwicklung bei der Blütenpflanze *Epilobium*, Mitteilungen, denen sich andere Angaben an die Seite stellen lassen wie bei BORGERSTAM oder BELLING (3) u. a. Gerade hier erscheint für die Zukunft ein weites Feld experimenteller Betätigung offen, das vor allem für die praktische Züchterei von großem Werte werden kann.

Ein anderer Weg zur Herstellung multivalenter Pflanzen besteht in der Ausnützung des antithetischen Generationswechsels gewisser Gruppen. Besonders Laubmoose sind hierfür geeignete Objekte, an denen E. und EM. MARCHAL ihre klassischen Versuche durchführten. Viele Laubmoose zeigen die Fähigkeit, aus der diploiden Mooskapsel

(dem Sporophyten), Protonema, also in Gestalt der haploiden Moospflanze (dem Gametophyten) zu regenerieren. Dieses Protonema ist entsprechend seiner Herkunft aus diploiden Zellen aufgebaut, ist also bivalent. Aus ihm wachsen bivalente Rassen hervor mit diploidem Gametophyt und tetraploidem Sporophyt, der seinerseits wieder quadrivalentes Protonema und damit quadrivalente Gametophyten regenerieren kann. Es ist dies wohl der sicherste Weg, um polyploide Rassen zu erhalten (so sicher, daß die Versuche im Praktikum von Studenten durchgeführt werden können, z. B. bei *Funaria*). Die Versuche von MARCHALS wurden später von SCHWEIZER, SCHEIDT und F. v. WETTSTEIN (1-4) wiederholt und erweitert. Auch an anderen Archegoniaten kann Regeneration des Sporophyten in Gestalt des Gametophyten erreicht werden, so bei Farnen diploide Prothallien (GOEBEL), beim Lebermoos *Anthoceros* (BORNHAGEN). Abb. 1 bringt eine solche Sporophytenregeneration bei Laubmoosen zur Darstellung.

Die entwicklungsphysiologisch interessantesten Versuche dieser Art verdanken wir WINKLER (2). Von seinen bekannten Pfropfchimärenversuchen ausgehend, erhielt er als Adventivsprosse aus den Kallusgeweben zweier aufeinander gepfropfter Pflanzen derselben reinen Linie, Zweige, die durch verändertes Aussehen auffielen und als Stecklinge isoliert selbständige Pflanzen ergaben. Die zytologische Untersuchung bestätigte sie als bivalente Pflanzen. Der Vorgang ihrer Entstehung dürfte unter Hinweis auf die Diskussion aller Möglichkeiten bei WINKLER (2) darin zu suchen sein, daß in den wuchernden Kallusgeweben durch Gewebedruck zwei vegetative Zellen zur Verschmelzung gelangen oder auch eine Kernteilung in ihrem Verlauf gestört wurde. Solche bivalente Zellen bilden dann den Ausgangspunkt der neuen Pflanze. Eine andere Möglichkeit ist weniger wahrscheinlich. Es finden sich wohl in jeder Pflanze, vor allem in differenziertem Dauergewebe einzelne polyploide Zellen. Wenn eine solche Zelle entdifferenziert zum Ausgangspunkt eines neuen Sprosses würde, könnten auch so polyploide Pflanzen entstehen.

Zu polyploiden Reihen führen dann auch die Versuche zur Auslösung haploider Parthenogenese und polyspermer Befruchtung an tierischen Eiern. Im ersten Falle entstehen  $n$ , im zweiten  $3n$ ,  $4n$  . . . Zellen gegenüber den normal befruchteten diploiden  $2n$ -Eiern.

Neben diesen *experimentell* erreichten polyploiden Rassen finden sich häufig, besonders in Vererbungsexperimenten auftretende polyploide Individuen, deren Bildung in ihren direkten Ursachen meist unbekannt sind. Hieher gehören die früher als Mutationen gewerteten Gigasmutanten in verschiedenen Formenkreisen, bei *Oenothera* (zuletzt BOEDYN), *Datura* (BLAKESLEE [3-5], BLAKESLEE und FARNHAM), *Primula* (VOKOLEK, DIGBY, GREGORY), *Epilobium* (LEHMANN) und vielen anderen. Ihre Entstehung geht wohl sehr häufig auf eine Teil-

lungsstörung bei der Gonenbildung zurück, sei es, daß die Störung durch äußere Einflüsse wie Kälteeinwirkung bedingt ist (der aber die Ursachen in der genetischen Konstitution des betreffenden Individuums liegen).

So kennen wir bei *Drosophila* einen Fall (BRIDGES [2]), daß ein Gen für unregelmäßige Teilung verantwortlich gemacht werden muß. Es erfolgt durch seine Wirkung in verschiedenen Zellen Nondisjunction, das im Extrem zu haploiden Zellen einerseits, triploiden andererseits führt. Auch tritt uns besonders häufig an Bastarden die Tatsache entgegen, daß mit abnehmender genetischer Verwandtschaft der Eltern die Affinität der Chromosomen bei der Paarung in der Reduktionsteilung abnimmt, so daß diese mehr oder weniger unterbleiben kann. Die Folge ist bei solchen Bastarden, vor allem Art- und Gattungsbastarden, daß dann nach *Aquationsteilung* aller Chromosomen bivalente Bastardgonen gebildet werden (vgl. WINGE). So ist wohl vielfach die Entstehung polyploider Rassen bei Artkreuzungen zu verstehen, von dem bekannten Fall der *Primula kewensis* (DIGBY) und *Pygaera* (FEDERLEY) beginnend bis zu *Nicotiana* (CLAUSEN und GOODSPED [1]), *Epilobium* (LEHMANN), *Viola* (CLAUSEN), Getreidekreuzungen (TSCHERMAK und BLEIER), *Funariaceen* (F. WETTSTEIN [2, 4]) u. a.

Den früher erwähnten Versuchen künstlicher Parthenogenese zur Erzielung haploider Zellen ist die natürliche haploide Parthenogenese bei Diplonten anzureihen, die ebenfalls zu einer polyploiden Reihe ( $n$ ,  $2n$ ) führt. Das Auftreten haploider Fruchtkörper bei Pilzen (ZATTLER), haploider Pflanzen bei *Nicotiana* (CLAUSEN und MANN), *Datura* (BLAKESLEE und M. [1922]), haploider Tiere bei Fröschen, Seeigeln und anderen ist in diesem Sinne auszuwerten. Schließlich finden wir in neuester Zeit vielfach Versuche, die störende Einwirkung der Röntgenstrahlen und Radiumwirkung zur Erzeugung polyploider Rassen zu verwenden. Wenn die Untersuchungen auch noch nicht weit gediehen sind, zeigt sich in vielen Fällen eine Parallelwirkung mit Kälte und Narcoticis. Freilich liegen die Verhältnisse oft recht kompliziert (MULLER).

Als Ursachen der Entstehung von polyploiden Reihen können wir also zusammenfassend nennen: Gestörte vegetative Teilung oder Reduktionsteilung auf Grund von Außereinwirkungen oder Nichtvereinbarkeit fremder Genome bei Bastardierung, Regeneration der Sporophyten zu Gametophyten bei Organismen mit antithetischem Generationswechsel, Zellverschmelzung nach Pflropfung, Polyspermie und haploide Parthenogenese normal diploider Organismen.

## 2. Eigenschaften polyploider Rassen.

Die Betrachtung der Ursachen polyploider Zellen, wie sie im vorangegangenen Abschnitt zusammengestellt sind, zeigt, daß es sich stets um gestörte Kernvorgänge, gestörte Teilungen oder um vegetative Kern-

verschmelzungen handelt. Die *Kerne* sind es, die verändert werden. In den meisten Fällen bei gestörten Teilungen, spielt sich der ganze Vorgang von vornherein in einer Zelle ab, so daß an anderen Zellbestandteilen, etwa Plasma, Plastiden oder homologen Elementen primär nichts verändert wird. An den Kernen selbst werten wir heute die Chromosomen als die wichtigsten Teile, und sie sind es auch, die einer morphologischen Analyse besonders leicht zugänglich sind. An den polyploiden Zellen tritt uns darum die Vervielfachung der Chromosomenzahl stets deutlich als alleinige Veränderung hervor, so daß wir diese als primäre Ursache aller jetzt zu besprechenden Eigenschaften polyploider Zellen und der daraus aufgebauten Organismen annehmen können.

Es entzieht sich vorerst unserer Kenntnis, ob *gleichzeitig* mit der Erhöhung der Chromosomenzahl von dieser selbst aber unabhängig auch andere Abänderungen im Kern *und Plasma* durch die erwähnten Störungen verursacht werden, die *nicht* von der Erhöhung der Chromosomenzahl *sekundär* bedingt sind. Gerade für manche Organellen der pflanzlichen Zelle erscheint dies durchaus möglich, wie vor allem für die Chloroplasten. Doch liegen darüber wenig Untersuchungen vor. Wir kommen auf die Frage noch zurück, ebenso wie darauf, inwieweit eine Vermehrung der Centrosomen hier selbständig zur Wirkung kommen kann. Gerade auf diesen Gebieten muß erst noch ganze Arbeit geleistet werden.

Wenn wir die Vermehrung der Chromosomensätze als Ursache aller Eigenschaften polyploider Zellen werten, dann ergibt sich klar, daß gerade die *Zusammensetzung* der Genome von besonderer Bedeutung sein wird. Durch die experimentelle Herstellung polyploider Zellen sind wir in die Lage versetzt, die Genome quantitativ abzustufen, in verschiedener Quantität zur Wirkung zu bringen und damit diese Wirkungsweise der Genome quantitativ zu analysieren. Eine Analyse solcher quantitativer Wirkungen kann zunächst nur dann erfolgen, wenn wir *identische* Genome vervielfachen, also von *reinen* Linien, am besten Haplonten, ausgehen und so die quantitative Wirkung der Vermehrung desselben Genomes studieren. Die *Eigenschaften der polyploiden Rassen reiner Linien* werden uns daher zuerst beschäftigen. Sofort aber lockt die Möglichkeit der quantitativen Analyse der Wirkung der Genome gerade dann, wenn nicht nur eine Vermehrung gleicher Genome erfolgt, sondern eine Gegenüberstellung der Wirkung verschiedener Genome in verschiedenen Abstufungen, also die Zusammensetzung anisogonematischer polyploider Zellen möglich ist. Die polyploiden Zellen von Bastarden geben uns hier weittragende Ausblicke, so daß die Behandlung ihrer Eigenschaften sich hier anschließt.

a) **Polyploide Rassen reiner Linien.** Durch viele Untersuchungen haben wir heute die Möglichkeit, die Eigenschaften polyploider Zellen

aus allen möglichen Pflanzen- und Tiergruppen miteinander zu vergleichen, also das gemeinsam Charakteristische losgelöst von allen Art-eigentümlichkeiten zu studieren. Der Besprechung legen wir das Beobachtungsmaterial folgender Formen unter: *Spirogyra* (GERASSIMOW [1, 2], WISSELINGH), *Moose* (MARCHAL u. a.), *Solanum* (WINKLER [2, 4]), *Datura* (BLAKESLEE [1-5 u. M.]) an Pflanzen, *Artemia* (ARTOM [1, 2]), *Drosophila* (MORGAN L. u. M., BRIDGES [1, 3]), *Echiniden* (BOVERI u. a.) an Tieren.

Ein Vergleich der Zellen von  $n$ ,  $2n$ ,  $3n$ ,  $4n$ -Rassen reiner Linien zeigt uns zunächst stets eine bedeutende Größenzunahme. Wenn wir homologe  $n$  und  $2n$  Zellen miteinander vergleichen, ergibt sich für das Volumen solcher Zellen vielfach ein ungefähres Verhältnis von  $V_n : V_{2n} = 1 : 2$ . Dieses Verhältnis wurde von R. HERTWIG als Kernplasmarelation bezeichnet und in den Satz formuliert, daß sich die Zellvolumina wie die Kernvolumina verhalten. Diese Relation ist häufig auf Grund mannigfacher Messungen in verschiedener Weise ausgedrückt worden. Die Diskussion wurde für und wider Kernvolumen : Zellvolumen, Kernoberfläche : Zelloberfläche, Kernoberfläche : Zellvolumen geführt, ohne daß eine sichere Entscheidung möglich war. Bereiten schon genaue Messungen von Zellvolumen und vor allem Kernvolumen erhebliche Schwierigkeiten, so tritt besonders der Umstand störend dazwischen, daß das Kernvolumen sekundär durch Wachstumsvorgänge, Stoffwechselprozesse u. a. verändert wird. Wir wollen uns mit BOVERI zunächst damit begnügen, auf der einen Seite der Relation die feststellbare Tatsache der *Chromosomenvermehrung* zu setzen und damit die *Zellvolumenvergrößerung* in Beziehung zu bringen und gelangen damit für unsere polyploiden Zellen zu einer *Chromosomen-Plasmarelation* von der Form  $V_1 : V_2 = 1n : 2n = 1 : 2$ .

Dabei wollen wir betonen, daß die anderen oben erwähnten Abhängigkeitsbeziehungen durchaus in irgendeiner Form bestehen, daß es aber zu ihrer genauen Formulierung noch sehr eingehender Untersuchungen bedarf. Eine gültige Formulierung läßt sich heute noch nicht geben. Besonders aber möchten wir darauf hinweisen, daß solche Beziehung auch an nicht polyploiden Zellen bestehen, daß Zellgröße und Kerngröße auch an normalen Zellen in Abhängigkeit stehen. Doch fällt dies aus unserem Rahmen und wir wollen uns mit dem Hinweis auf die Notwendigkeit genauer Analysen dieses Gebietes begnügen.

Die gegebene Formulierung besagt, daß sich die Zellvolumina polyploider Zellen wie die Chromosomenzahlen verhalten bei  $n$ ,  $2n$ ,  $3n$ ,  $4n$ -Zellen, also wie  $1 : 2 : 3 : 4$ . Es hat sich aber vor allem bei Untersuchungen an Moosen gezeigt, daß schon das Verhältnis  $V_n : V_{2n} = 1 : 2$  selten Geltung hat.  $1 : 2$  stellt einen Mittelwert dar, um den sich bei verschiedenen Sippen die Werte gruppieren. Es hängt dies vor allem von einer sippenkonstanten Maßzahl  $x$  (vgl. F. WETTSTEIN [2]) ab, die

bewirkt, daß bei verschiedenen Sippen mehr oder weniger das Verhältnis von 1 : 2 abweicht. Als Extreme wurden bisher gefunden 1 : 1,45 bei *Bryum caespiticium* ♀ und 1 : 3,94 bei *Physcomitrella patens*. Es lassen sich daher diese Zusammenhänge besser formulieren durch den Ausdruck

$$V_2 = V_1 \kappa,$$

wobei  $\kappa$  stets empirisch als Sippenkonstante für jede Sippe festzustellen ist. Dabei bleibt zunächst dahingestellt, ob außerdem eine primäre Volumsvermehrung vorhanden ist auf  $\pm$  das doppelte und  $\kappa$  nur auf diesen Prozeß vermehrend oder verringernd wirkt oder ob die ganze Volumsvermehrung auf der vermehrten Wirkung des Vergrößerungsindex  $\kappa$  beruht. Diese Formulierung erweist sich noch aus anderen Gründen wertvoll. Wenn wir bei Moosen 3n und 4n Zellen erreichen, so läßt sich zeigen, daß diese Volumina gar nicht dem geforderten dreifachen oder vierfachen Verhältnis entsprechen. Dagegen konnten alle bisherigen Werte gut in Übereinstimmung gebracht werden, wenn wir annehmen, daß die Volumina entsprechend einer Exponentialfunktion ansteigen von der Form

$$V_n = V_1 \kappa^{n-1}.$$

Es wäre dann  $V_2 = V_1 \kappa^1$ ,  $V_3 = V_1 \kappa^2$ ,  $V_4 = V_1 \kappa^3$ , so daß wir bei Bestimmung von  $V_1$  und  $\kappa$  die Zellvolumina der höheren Valenzstufen vorher bestimmen können. Dabei sind  $V_1$  und  $\kappa$  für jede Sippe wichtige Größen, deren Zusammenhang oder deren Abhängigkeit von mendeln-

Tabelle 1. Zellvolumina einiger n, 2n, 3n und 4n Pflanzen in  $\mu^3$ .

Sippe	n	2n	3n	4n
<i>Spirogyra</i> (WISSELINGH) . . . vegetative Zellen	391760 $\mu^3$	1,130020 $\mu^3$	—	—
<i>Funaria hygrometrica</i> (WETTSTEIN) Blattzellen .	86561 „	158130 „	273075 $\mu^3$	472824 $\mu^3$
<i>Physcomitrella patens</i> (WETTSTEIN) Blattzellen .	49470 „	194833 „	—	—
<i>Datura stramonium</i> . . . . . (umgerechnet n. BLAKESLEE) Pollenkörner	96,950 „ d = 57 $\mu$	164700 „ d = 68 $\mu$	—	—

den Genen nachweisbar ist. In Tabelle 1 sind die Zellvolumina der polyploiden Rassen einiger Sippen von Pflanzen zusammengestellt, aus der sich auch die Übereinstimmung mit der gegebenen Formulierung ergibt. Abb. 2 bringt einige Zellen der n, 2n, 3n und 4n-Rasse von *Funaria hygrometrica*. Es wird künftig zu zeigen sein, ob die bisher bei einigen Moosen für höhere Valenzstufen erzielten Ergebnisse mit den an anderen Organismen gefundenen parallel laufen. Jedenfalls können wir aus dieser Formulierung ablesen, daß bei reinen Linien schon die triploiden und tetraploiden Valenzstufen sehr hohe Zell-



volumina erreichen, die erfahrungsgemäß an die Grenze der Entwicklungsmöglichkeit des betreffenden Organismus führen. Bei Moosen

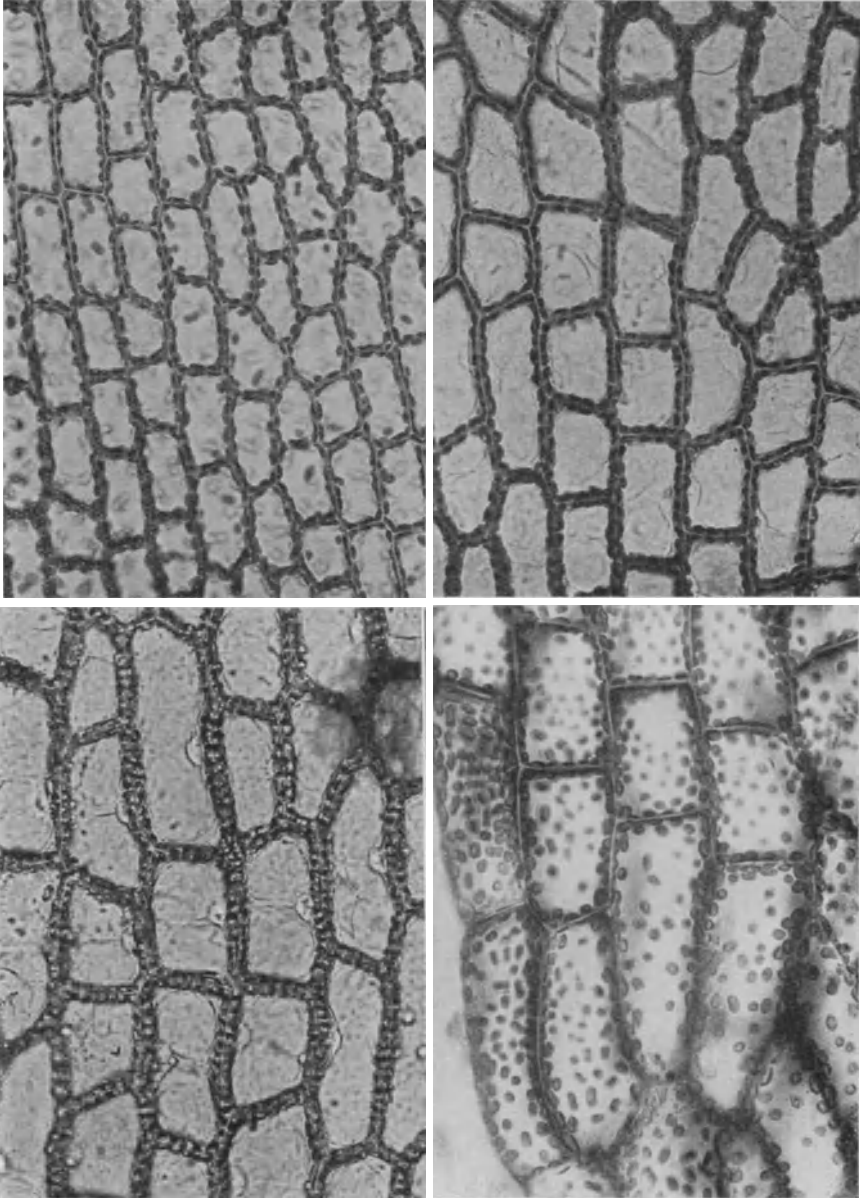


Abb. 2. Zellnetz von *Funaria hygrometrica* univalens, bivalens, trivalens, quadrivalens. Vergr. 200 $\times$ .

liegt diese empirisch ermittelte Grenze etwas über  $470\ 000\ \mu^3$ , die von *Funaria* mit der tetraploiden, von *Physcomitrella* aber schon mit der diploiden Stufe erreicht wird.

Die Volumenvergrößerung erfolgt nur selten *allseitig* gleichmäßig, woraus *gleichgestaltete* nur entsprechend vergrößerte Zellen entstehen. Oft ist eine Dimension stärker vergrößert als andere, so daß Gestaltsveränderungen der Zellen erfolgen. Gerade auf diesen Prozeß üben übrigens Außenbedingungen einen großen Einfluß aus. Es erfolgt dann unter den einen Außenbedingungen ein bedeutenderer unter anderen ein geringerer Längen- oder Breitenzuwachs bivalenter Zellen.

Die übrigen Teile der Zelle außerhalb des Kernes werden durch Polyploidie ebenfalls beeinflußt. Freilich wissen wir darüber noch relativ wenig. Die Zellwände werden verstärkt. Die Chloroplasten sind bei *Solanum* vergrößert (WINKLER [2]). Entgegengesetzte Beobachtungen an Moosen von F. WETTSTEIN (3) dürften durch Befunde an gleichen Objekten mit genaueren Meßmethoden von SCHRATZ im Sinne der Befunde an *Solanum* zu korrigieren sein. Besonders wertvoll wären Beobachtungen über die quantitative Beeinflussung der physiologischen Vorgänge im Plasma, die aber noch durchaus fehlen.

Die vermehrte Chromosomenzahl der polyploiden Zellen muß sich besonders an dem Verteilungsmechanismus der Chromosomen bei den vegetativen und Reduktionsteilungen solcher Zellen äußern. Wenn im allgemeinen auch die vegetativen Teilungen normal verlaufen, so beobachten wir doch recht häufig Unregelmäßigkeiten, die in einem Ausschalten von Chromosomen, in einer Verminderung, ja vegetativen Reduktion auf die Grundzahl bestehen. Ein solches Herabregulieren tritt immer wieder auf an *Solanum* (WINKLER [4]), an Moosen (F. WETTSTEIN [2, 3]), und an vielen anderen beschriebenen polyploiden Formen. Dabei ist festzustellen, daß das Eliminieren durchaus nicht immer zur Erreichung des haploiden Ausgangs-Genoms führt, sondern gelegentlich auch einfache haploide Zahlen mit geänderter Genomzusammensetzung erreicht werden. Die Art und die Häufigkeit der vegetativen Regulation hängt außerdem von der Konstitution der Sippe ab. Gerade bei Moosen finden sich Beispiele reichlich und schnell regulierender Arten (*Funaria hygrometrica*), langsamer regulierender (*Physcomitrium pyriforme*) und fast ganz konstanter bivalenter Sippen (*Ph. eurystomum*) im selben Formenkreis.

Viel empfindlicher erweist sich auch hier wieder die Reduktionsteilung, die bei polyploiden Zellen viel Charakteristisches bietet. An orthoploiden Rassen können wir gewöhnlich recht gleichmäßige Reduktionsvorgänge beobachten. Normale Paarung und wieder Auseinanderweichen ist hier die Regel, so daß z. B. aus tetraploiden Mutterzellen regelmäßig diploide Gonen aufgebaut werden. Häufig finden wir bei der Paarung sämtliche homologen Chromosomen zu Gruppen

vereinigt, so daß bei tetraploiden Zellen Bigemini mit vier vereinigten Chromosomen gebildet werden. Sie weichen zu zwei und zwei regelmäßig nach den Polen auseinander. Schon bei solchen Teilungen treten aber mitunter Störungen auf, unregelmäßiges Auseinanderweichen zu 3 und 1 oder mehrpolige Mitosen, wodurch ganz verschieden konstituierte anisogenomatische Gonen resultieren. Auch diese Vorgänge sind von Sippenkonstanten beeinflusst, die in Parallele stehen, vielleicht auch identisch sind mit den für die vegetativen Teilungen festgestellten. Wenn eine Sippe vegetativ leicht reguliert, geschieht dies in der Reduktionsteilung noch leichter. Es reguliert z. B. *Funaria hygrometrica* in manchen Rassen ganz zum Univalensgenom herab, durch vierpolige Mitosen werden acht haploide statt vier diploide Gonen gebildet. *Physcomitrium pyriforme* reduziert unregelmäßig, aber nur selten treten haploide Sporen auf, *Ph. eurystomum* dagegen bildet fast stets nur diploide Gonen.

Hier ist vielleicht auch der Ort darauf hinzuweisen, daß die vermehrte Anzahl der Teilungscentren in polyploiden Zellen oft zur selbständigen Wirkung kommt. Die vergrößerte Centrenzahl äußert sich öfters bei Teilungsvorgängen durch Bildung mehrpoliger Spindeln. Die bekannten Polyspermieversuche BOVERIS und anderer bieten genügend Beispiele für solche mehrpolige Spindeln und gleichzeitiger unregelmäßiger Verteilung der Chromosomen. Gerade das sippenverschiedene Verhalten mag darin begründet sein, daß in manchen Fällen in Mehrzahl vorhandene Centren als Einheit funktionieren können, in anderen dagegen getrennte Wirkung ausüben. Aus dem Auftreten vierpoliger Mitosen an bivalenten Pflanzenzellen bei *Funaria* läßt sich vielleicht das Vorhandensein von morphologisch nicht aufzeigbaren, aber individualisierten Centren bei höheren Pflanzen wahrscheinlich machen.

Wenn orthoploide Gonotokonten meist regelmäßige Verteilung zulassen, so ist das von vornherein bei anorthoploiden nicht möglich, also bei Zellen mit 1, 3, 5, 7 Genomen und daher je 1, 3, 5, 7 homologen Chromosomen. Tatsächlich vereinigen sich diese zu Gruppen bei der Geminibildung von soviel Gliedern als Genome vorhanden sind, diese weichen dann aber zu 1:0, 1:2, 1:4, 2:3, 1:6, 2:5, 3:4 usw. auseinander. Nachdem dies in jeder Gruppe in jeder möglichen Kombination erfolgen kann, gelangen wir aus anorthoploiden Mutterzellen zu Gonen mit jeder errechenbaren Chromosomenkombination. Praktische Bedeutung gewinnt das besonders bei triploiden Rassen, wo wir Keimzellen gebildet erhalten mit allen Zahlen von  $n$ ,  $n + 1$  bis  $2n - 1$  und  $2n$ . Die Reduktionsteilung haploider Rassen von diploiden Pflanzen wurde an *Datura* (BELLING und BLAKESLEE [2]) untersucht. Nachdem keine Paarung eintreten kann, erfolgt die zufällige Verteilung der vorhandenen  $n$ -Chromosomen nach den Polen im Verhältnis  $n : 0$ ,  $n - 1 : 1$ ,  $n - 2 : 2$  usw. So entstehen Gonen mit der Konstitution von 1 bis  $n$

Chromosomen, deren Lebensfähigkeit freilich bislang mit Ausnahme der n-Keimzellen nicht nachgewiesen ist. Das Auftreten von n-Gonen im ♂ und ♀ Geschlecht führt aber bei solchen Haplontenrassen zu einer Selbstbestäubung und diploiden Zygoten, die ihrer Entstehung nach aus einer haploiden Pflanze *absolut homozygot* sein müssen, ein

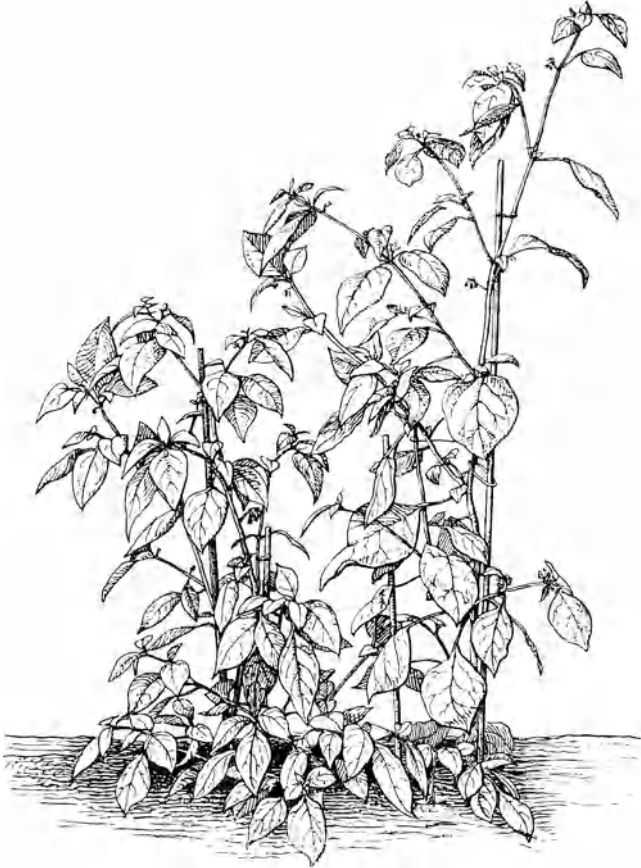


Abb. 3. *Solanum nigrum gigas* (rechts) neben *S. nigrum* Linie B (links). Beide Pflanzen sind nebeneinander im Gewächshaus ausgepflanzt. Das Bild zeigt den Riesenwuchs der Gigas-Form. (Nach WINKLER, umgezeichnet.)

ausgezeichnetes experimentelles Mittel von Diplonten absolut homozygotes Material zu erhalten.

Die genetische Zellgröße ist, wenn auch vielfach durch Außenbedingungen variiert, für den Aufbau eines Organes, eines ganzen Organismus entscheidend. Nachdem vielfach auch eine gewisse Zellenzahl konstant gehalten wird, muß eine Zellvergrößerung auch eine Organvergrößerung verursachen. Vergrößerte „Riesenformen“, Gigas-

formen, sind äußerlich das Produkt polypliden Zellaufbaues (vgl. Abb. 3, 4, 5). Sind die Zellzahlen wirklich konstant, werden die Organgrößen in einer Dimension im Verhältnis  $1 : \sqrt[3]{2}$  zunehmen. Das ist indessen nur selten der Fall. Erstens sahen wir früher schon, daß die einzelnen Dimensionen polyplider Zellen durchaus nicht gleichmäßig vergrößert werden, zweitens ist auch die Zellkonstanz meist nicht realisiert. Wir finden Formen, wo gerade als Folge der Polyplidie die Zellzahl eines Organes zunimmt, andere wo diese ab-

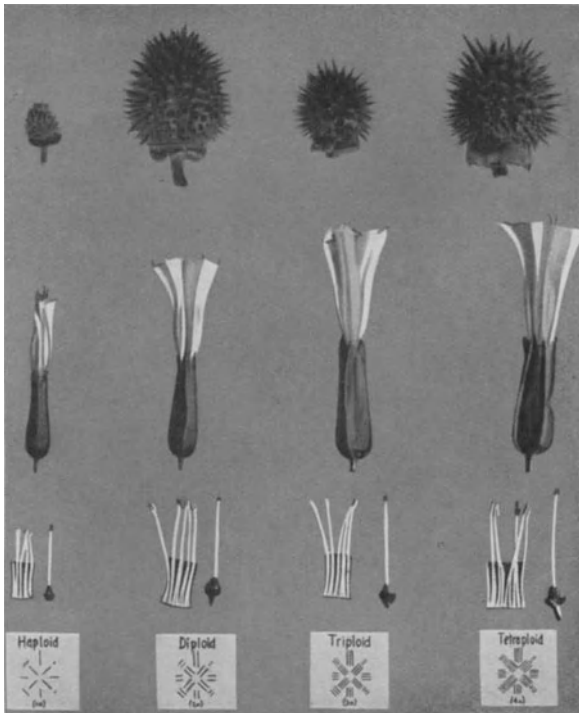


Abb. 4. *Datura stramonium*, polyplide Rassen,  $n$ ,  $2n$ ,  $3n$ ,  $4n$ , oben Kapseln, Mitte Blüten, unten Antheren und Fruchtknoten. Nach BLAKESLEE.

nimmt und nur selten solche, wo sie gleich bleibt. Die Größenzunahme der Polypliden ist also stets ein Kompromiß zwischen Zellgrößen- und Zellzahlveränderung, die zu einer sehr starken Vergrößerung, aber auch in allen Übergängen bis zur Verkleinerung der bivalenten Rassen führen kann. Die Verringerung der Zellenzahl macht sich dann besonders geltend, wenn die Zellgrößen bei triploiden oder tetraploiden Formen stark ansteigt. Das Wesen dieser Korrelation ist uns noch unverständlich. Es mag dies vielleicht mit dem stärkeren Verbrauch

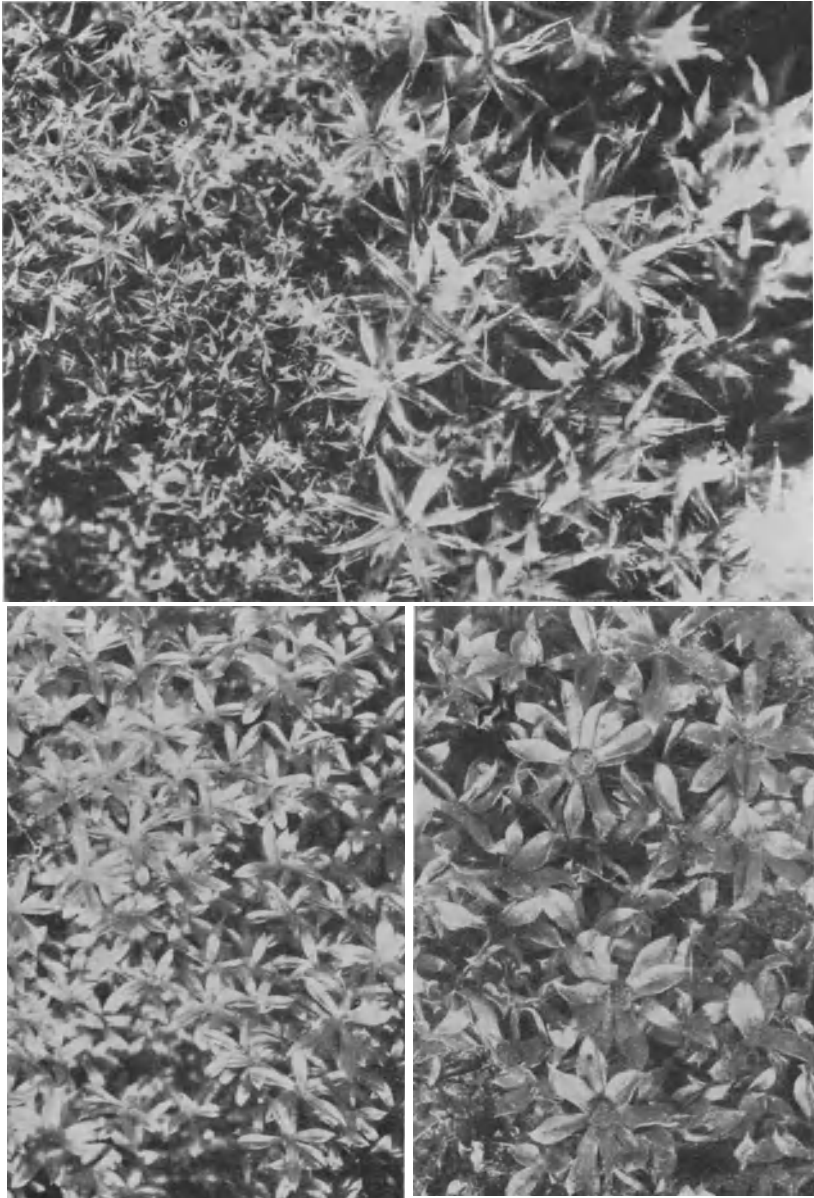


Abb. 5. Oben: Gametophyt von *Bryum caespiticium*, links univalens, rechts bivalens. Unten: von *Funaria hygrometrica*, links univalens, rechts bivalens. Vergr. 2,5  $\times$ .

der Nährstoffe pro Zelle zusammenhängen oder mit Interferenzen zwischen Teilungsrate und Gesamtausbildungszeit eines Organes. Morphologisch folgt daraus nur ein starkes Absinken der Organgröße gerade bei hochvalenten Rassen.

In jedem Organismus sind zweifellos für die einzelnen Gewebeteile eines Organs bestimmte Zellgrößen und Zellzahlen sowie bestimmte Teilungsgeschwindigkeiten zusammengestimmt, woraus sich die richtige Ausbildungsweise ergibt. Bei Tieren sind diese Größen strenger festgelegt, manchmal ins Extrem getrieben mit konstanter Zellenzahl für den ganzen Organismus. Das offene pflanzliche System läßt etwas weitere Schwankungen zu, die aber auch begrenzt sind. Daraus erscheint es uns verständlich, daß bei Pflanzen die Erscheinung der Heteroploidie viel reicher auftritt als bei Tieren, und daß erstere auch in ganz abweichend heteroploiden Formen lebensfähig sind, während im Tierreich meist schon einfach polypleide frühzeitig im Larvenstadium absterben. Andererseits wird uns daraus aber auch klar, daß bei Pflanzen Unregelmäßigkeiten der Organbildung resultieren, wenn diese Größen (Zellenzahl, Zellengröße und Zellform) nicht im gleichen Maße verändert werden. Monströse Ausbildungsformen sind darum an polypleiden Rassen häufig festzustellen, besonders an höhervalenten Formen, wo dann oft eine Grenze normaler Organbildung erreicht wird und nur unregelmäßige Zellhaufen gebildet werden (Moose). Auf dieser Grundlage finden wir auch leicht den Übergang von der bisher besprochenen quantitativen Wirkung zu solch qualitativer Art. Wenn auch die Ursachen quantitativer Natur sind, so werden morphologisch durch derartige Korrelationsstörungen Wirkungen entstehen, die durchaus den Eindruck qualitativer Abänderungen machen. Eines der schönsten Beispiele ist wohl das von MARCHALS beobachtete Auftreten eigenartiger keulenförmiger Bildungen an den bivalenten Rassen des Laubmooses *Phascum cuspidatum*, die den univalenten Pflanzen ganz fehlen.

Wir sehen also an den verschiedenen polypleiden Rassen Eigenschaften als Folgen der vermehrten Chromosomenzahl auftreten, die sich stets auf die quantitative Veränderung der Zellvolumina und die damit zusammenhängende Zellenzahl zurückführen lassen. Meist wenig untersucht, aber von besonderer Bedeutung ist der Einfluß der Valenz auf die Ausbildung spezialisiert differenzierter Zellen. Eine Tatsache tritt uns da besonders auffallend entgegen, daß wir bei sehr verschiedenen Organismen an Zellen ähnlicher Funktion gleiche Abänderungen beobachten können. So treten an den Pollenkörnern verschiedener Gigaspflanzen, *Solanum*, *Oenothera*, *Fuchsia* u. a. stets Vermehrung der Keimporenzahl auf. Häufig ist eine übereinstimmende Verstärkung des mechanischen Systems (Blütenpflanzen — Moose) zu bemerken, was wohl mit der Verstärkung der Zellmembran in Zusammenhang stehen mag. Diese Parallelen gewinnen für uns deshalb besondere Be-

deutung, weil eine vergleichende Analyse gerade dieser Organisationsmerkmale der Organismen verschiedenster Gruppen zu einer genetischen Konstitutionsanalyse gerade der für diese Merkmale verantwortlichen Anlagen verwertet werden kann. Diese Anlagen sind sonst einer Kreuzungsanalyse unzugänglich.

b) **Polyploide Bastardrassen.** Die Entstehung hybrider Polyploidrassen ist im allgemeinen in den Ursachen zu suchen, die früher behandelt wurden, nur daß manche Möglichkeiten etwas modifiziert werden müssen. Sind gestörte Teilungen die Ursache, dann muß das Ausgangsmaterial heterozygot sein. Wir betonten die häufigen Störungen der Reduktionsteilung von Bastarden, so daß die Bildung bivalenter Bastardgonen als Folge des Nichtzueinanderpassens der Genome verständlich ist. Erfahrungen an Moosen zeigen, daß die polyploiden Gonen immer zahlreicher auftreten, je weiter genetisch entfernt die Eltern stehen. Es erscheint auch möglich, daß die Bildung polyploider Gonen von Plasmaunterschieden abhängig ist, die zwischen Eltern bestehen. Auch hier wächst die Anzahl der gebildeten polyploiden Zellen mit der Größe des Unterschiedes. Wir kommen noch darauf zurück. Werden die Verhältnisse des antithetischen Generationswechsels ausgenutzt, dann führt die Regeneration von Bastardsporophyten zu polyploiden Bastardrassen, ist die Pfropfungsmethode WINKLERS der Ausgangspunkt, muß eine vegetative Verschmelzung zweier genotypisch verschiedener Zellen erfolgen, wie es die *Burdonen* (WINKLER [1]) lehren.

Gegenüber den polyploiden Rassen reiner Linien unterscheiden sich die jetzt zu besprechenden dadurch, daß die Genome, die die polyploiden Zellen aufbauen, nicht identisch sind. Der einfachste Fall wird dann gegeben sein, wenn zwei Genome nur durch *ein* oder wenige Allelomorphenpaare unterschieden sind. Die Wirkung aller anderen Konstitutionselemente ist dann gleich der bei polyploiden reinen Linien. Nur ein heterozygoten Allelomorphenpaar ist zu berücksichtigen. Solche Rassen zeigen auch das früher für reine Linien besprochene Verhalten. Die Kernplasmarelation ist die gleiche. Die Wirkung eines Genpaares bleibt gleich wie in den diploiden heterozygoten Ausgangszellen. Ist Dominanz oder intermediäres Verhalten vorhanden, so ist dies auch in den tetraploiden usw. Formen. Anders liegt die Sache, wenn es nicht zur gleichmäßigen Vermehrung der zwei verschiedenen Gene kommt, sondern das Genom mit Gen *A* öfters vermehrt wird als das mit Genom *a*, wir erhalten dann triploide Rassen von der Konstitution *AAa* oder *Aaa*, tetraploide mit *AAAA* oder *Aaaa*. Solche Versuche wurden vor allem an Moosen (F. WETTSTEIN [3]) und *Datura* (BLAKESLEE, BELLING u. FARNHAM) durchgeführt. Der praktische Gang dieser Versuche ist natürlich der — wenn wir uns an ein Beispiel aus den Versuchen mit Moosen halten —, daß zunächst eine Bastardierung einer Sippe mit z. B. spitzem Kapseldeckel *b* und einer mit flachem *B* vorgenommen wird.



Durch Regeneration einer *Bb*-Kapsel erhalten wir einen bivalenten *Bb*-Gametophyten. Durch Rückkreuzung erzielt man  $Bb \times B = BBb$ ,  $Bb \times b = Bbb$ ,  $Bb \times BB = BBBb$  und  $Bb \times bb = Bbbb$ . Die gefundenen Zahlenwerte sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Besonders klar tritt der Umschlag der Dominanz in der Ausbildung des Deckels hervor nach der Seite hin, wofür die Anlage quantitativ vermehrt ist. Wir erkennen daraus, daß *in diesen Fällen* die Dominanz abhängig ist von der Quantität der wirkenden Gene. Gleiches ergaben Versuche mit dem Genpaar Purpur-Weiß der Blütenfarbe an triploiden und tetraploiden

Tabelle 2. Vergleichende Maße der Deckelform  $\left(\frac{\text{Durchmesser}}{\text{Höhe}}\right)$  der Kapseldeckel von *Funaria hygrometrica* bei verschiedenen Sippen und Bastarden in polyploiden Valenzstufen.

diploid	<i>B B</i> 4,80			<i>B b</i> 2,99			<i>b b</i> 2,63
triploid	<i>B B B</i> 4,52		<i>B B b</i> 3,97		<i>b b B</i> 2,91		<i>b b b</i> 2,71
tetraploid	<i>B B B B</i> 5,29	<i>B B B b</i> 5,13		<i>B B b b</i> 3,04		<i>b b b B</i> 2,59	<i>b b b b</i> 2,68

*B* bedeutet Anlage für flachen Deckel, *b* für spitzen Deckel.

*Datura*-Rassen von BLAKESLEE. Die ersten derartigen Versuche waren aber die von CORRENS an *Zea Mays*, der schon 1900 und 1901 diese Tatsachen an den triploiden Endospermen der Mayspflanze ermittelte.

Wenn in triploiden und tetraploiden Zellen die homologen Chromosomen entsprechend der Genomanzahl drei oder viermal vorhanden sind, dann müssen wir auch für die Gene dasselbe erwarten. Das MENDELSche Spalten beruht aber unter anderem darauf, daß in den heterozygoten Bastarden jedes Allelomorph *einmal* vorhanden ist, daraus ergibt sich die Gonenbildung im Verhältnis 1 : 1 und daraus wieder durch freie Kombination das Verhältnis 3 : 1 oder 1 : 2 : 1 der Zygoten der  $F_2$ -Generation. Wenn bei einem tetraploiden Bastard jedes Allelomorph zweimal vorhanden, müssen sich natürlich ganz andere Zahlenverhältnisse in der  $F_2$ -Generation ergeben. Sie müssen im Einklang stehen mit den mendelistischen Grundlagen und können dann eine schöne Bestätigung des angenommenen Aufbaues tetraploider Heterozygoten bringen. Ich gebe einige Versuche von BLAKESLEE, BELLING u. FARNHAM an *Datura* wieder. Sie betreffen Kreuzungen der Bastarde mit Blütenfarben Purpur—Weiß und Bestachelung der Kapsel (stachelig—glatt). In Tabelle 3 und 4 sind einige Resultate wiedergegeben mit einer Gegenüberstellung der auf Grund unserer Anschauungen errechneten und gefundenen Zahlen. Die Übereinstimmung, wie sie in den gegenübergestellten Zahlen des gefundenen und Errechneten zum Ausdruck kommt, beweist die Richtig-

Tabelle 3. Ergebnisse einiger Kreuzung tetraploider Pflanzen von *Datura stramonium* mit dem Merkmalspaar Purpur—Weiß ( $P-p$ ). — Nach BLAKESLEE.

Genotypus(Gameten) × Genotypus	Theoretische $F_1$						Gefundene $F_1$									
	Genotypus					Phänotypus		gefunden		errechnet						
	$P^4$	$P^3p$	$P^2p^2$	$Pp^3$	$p^4$	$P$	$p$	$P$	$p$	$P$	$p$					
$P^2p^2 (P^2 + 4Pp + p^2)$	$P^4$	1	4	1	—	—	∞	0	} 128	0	128	0				
	$P^3p$	1	5	5	1	—	∞	0								
	$P^2p^2$	1	8	18	8	1	35	1					3225	106	3238'5	92'5
	$Pp^3$	—	1	5	5	1	11	1					394	42	399'6	36'3
	$p^4$	—	—	1	4	1	5	1					905	179	963'3	180'7
$Pp^3 (Pp + p^2)$	$P^4$	—	1	1	—	—	∞	0	} 75	0	75	0				
	$P^3p$	—	1	2	1	—	∞	0								
	$P^2p^2$	—	1	5	5	1	11	1					394	42	399'6	36'3
	$Pp^3$	—	—	1	2	1	3	1					1883	642	1893'7	631'3
	$p^4$	—	—	—	1	1	1	1					292	266	279	279
$p^4 (p^2)$	$P^4$	—	—	1	—	—	∞	0	} 532	0	532	0				
	$P^3p$	—	—	1	1	—	∞	0								
	$P^2p^2$	—	—	1	4	1	5	1					905	179	903'3	180'7
	$Pp^3$	—	—	—	1	1	1	1					292	266	279	279
	$p^4$	—	—	—	—	1	0	∞					0	563	0	563

keit unserer mendelistischen Vorstellungen auch für diese Fälle. Ähnliche Ergebnisse ließen sich aus den Untersuchungen an *Drosophila* anführen, wo gleichfalls Polyploidie in Verbindung mit den verschiedensten Allelomorphen studiert ist. Ich verweise auf MORGAN.

Tabelle 4. Kreuzung zweier tetraploider Pflanzen von *Datura stramonium* mit den Merkmalspaaren, Purpur—Weiß ( $P-p$ ) und stachelig—glatt ( $A-a$ ). — Nach BLAKESLEE.

Kreuzung $P^2p^2 A^2a^2 \times P^2p^2 A^2a^2$				
Phänotypen . . . . .	$PA$	$Pa$	$pA$	$pa$
theoretische $F_1$ . . . . .	1225	35	35	1
gefundene $F_1$ . . . . .	1696	58	63	1
errechnet . . . . .	1718'4	49'1	49'1	1'4

Ob wir nun ein Allelomorphenpaar oder mehrere bis viele in solche Kreuzungen einführen, es werden stets die aus unseren Grundlagen abzuleitenden Verhältnisse auftreten.

Anders verhalten sich dagegen Bastarde, die als Art- und Gattungsbastarde aufgebaut wurden. Die Untersuchungen wurden an Moosen durchgeführt (FR. v. WETTSTEIN [1—4]). Wir betrachten fünf Formen der Moosgruppe der *Funariaceen*, zwei Arten der Gattung *Funaria*, *F. hygrometrica* und *mediterranea*, *Physcomitrium pyriforme*, *Physcomitrella patens*. Eine Konstitutionsanalyse hat ergeben, daß von *F. hygrometrica* (*Hy*) eine größere Anzahl mendelnder Sippen vor-

kommen, die alle identisches Plasma enthalten, jedoch verschiedenen Genbestand. *F. mediterranea* (*Me*) unterscheidet sich von *F. hygrometrica* durch eine sehr große Anzahl Gene, außerdem aber durch ein anderes Plasma. *Ph. pyriforme* (*Py*) hat noch stärker differierendes Plasma, *Physcomitrella* (*Ph*) am extremsten geändertes. Der Grad der Plasmadifferenz kann vor allem an der Lebensfähigkeit des

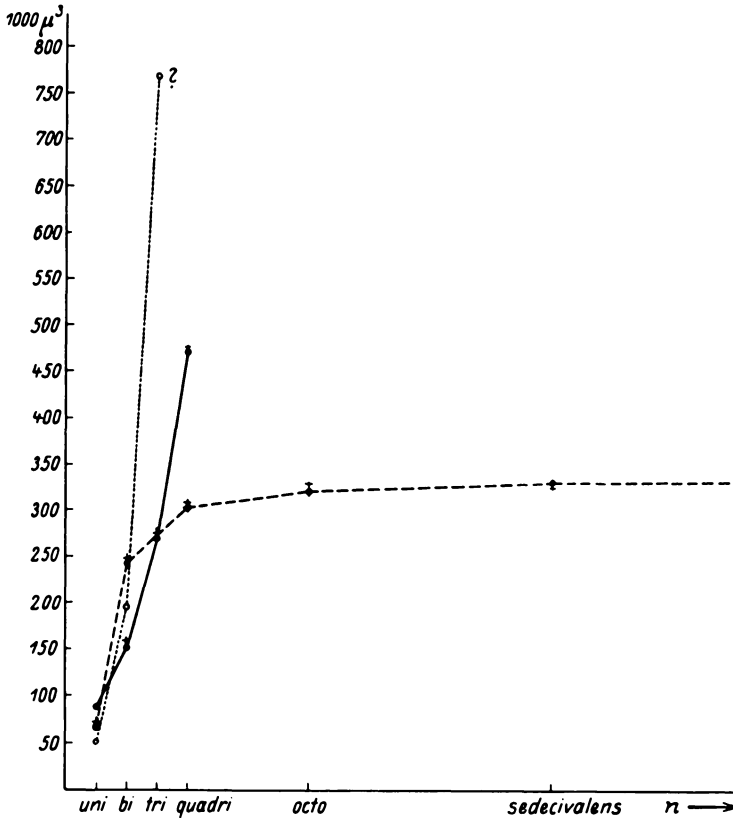


Abb. 6. Zunahme des Volumens in  $1000 \mu^3$  bei reinen Linien und Bastarden bei verschiedenen Valenzstufen der Moose *Physcomitrella patens* (punktiert), *Funaria hygrometrica* (ungebrochen) und beider Bastarde (gebrochen).

*Hy*-Genomes gekennzeichnet werden. Im *Me*-Plasma ist das *Hy*-Genom noch allein lebensfähig, ebenso reziprok, im *Py*-Plasma allein nicht mehr, wohl aber in Verbindung mit einem *Py*-Genom. Ähnlich verhält sich das *Hy*-Genom im *Ph*-Plasma, doch ist die Verschiedenheit noch größer wie sich an der Nachkommenschaftsanalyse zeigen läßt.

Durch Kreuzung gelingt es, die verschiedenen Kombinationen dieser Arten und durch Regeneration die entsprechenden polyploiden Rassen herzustellen. Eine Analyse dieser Formen ergab nun einige wichtige

Ergebnisse. Wenn wir zuerst die orthoploiden Rassen betrachten, beobachten wir mit Bezug auf die Kernplasmarelation, daß bei Sippenbastarden die gleichen Verhältnisse Geltung haben wie bei reinen Linien, die Volumina der Zellen steigen in gleicher Weise an. Sind dagegen bei Art- und Gattungsbastarden starke Genomverschiedenheiten und Plasmadifferenzen vorhanden, so nimmt das Volumen höherer Valenzstufen in immer geringerem Grade zu, je verschiedenartiger die Genome *und* die Plasmen der Eltern sind. Stellen wir das Ansteigen kurvenmäßig dar, so finden wir keine steil ansteigende Exponentialkurve, sondern Hyperbeln, die sich einem Grenzwert asymptotisch nähern, der um so niedriger liegt, je differenter die Eltern sind. Ein Ansteigen der Zellvolumina erfolgt auch hier. Während aber bei reinen Linien eine immer schnellere Zunahme erfolgt, geschieht

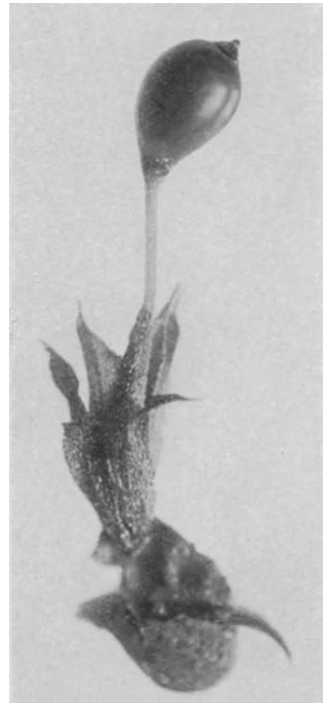


Abb. 7. Sporogone von *Physcomitrella patens bivalens*  $\times$  *Funaria hygrometrica univalens* (*Ph*  $\times$  *Hy*) links und *Physcomitrella univalens*  $\times$  *Funaria bivalens* (*Ph* *Hy*) rechts. — Vergr. 8 $\times$ .

dies bei Bastarden immer langsamer. Man kann den Verlauf der Kurven auch zahlenmäßig aus den uns bekannten Konstanten  $V_1$  und  $x$  der Eltern festlegen und so die einzelnen Volumina vorher bestimmen. Wie diese eigenartigen Verhältnisse zu deuten sind, müssen noch eingehendere Versuche lehren. Wir können uns vorstellen, daß die beiden Genome *und* das Plasma für die Größe des Zellvolumens wirksam sind. Sind die Genome gleich oder ähnlich, wirken sie vor allem in gleichem Sinne *mit* dem Plasma, erfolgt die Vergrößerung wie bei reinen Linien, wirken sie zum Teil entgegen, wird die Vergrößerung

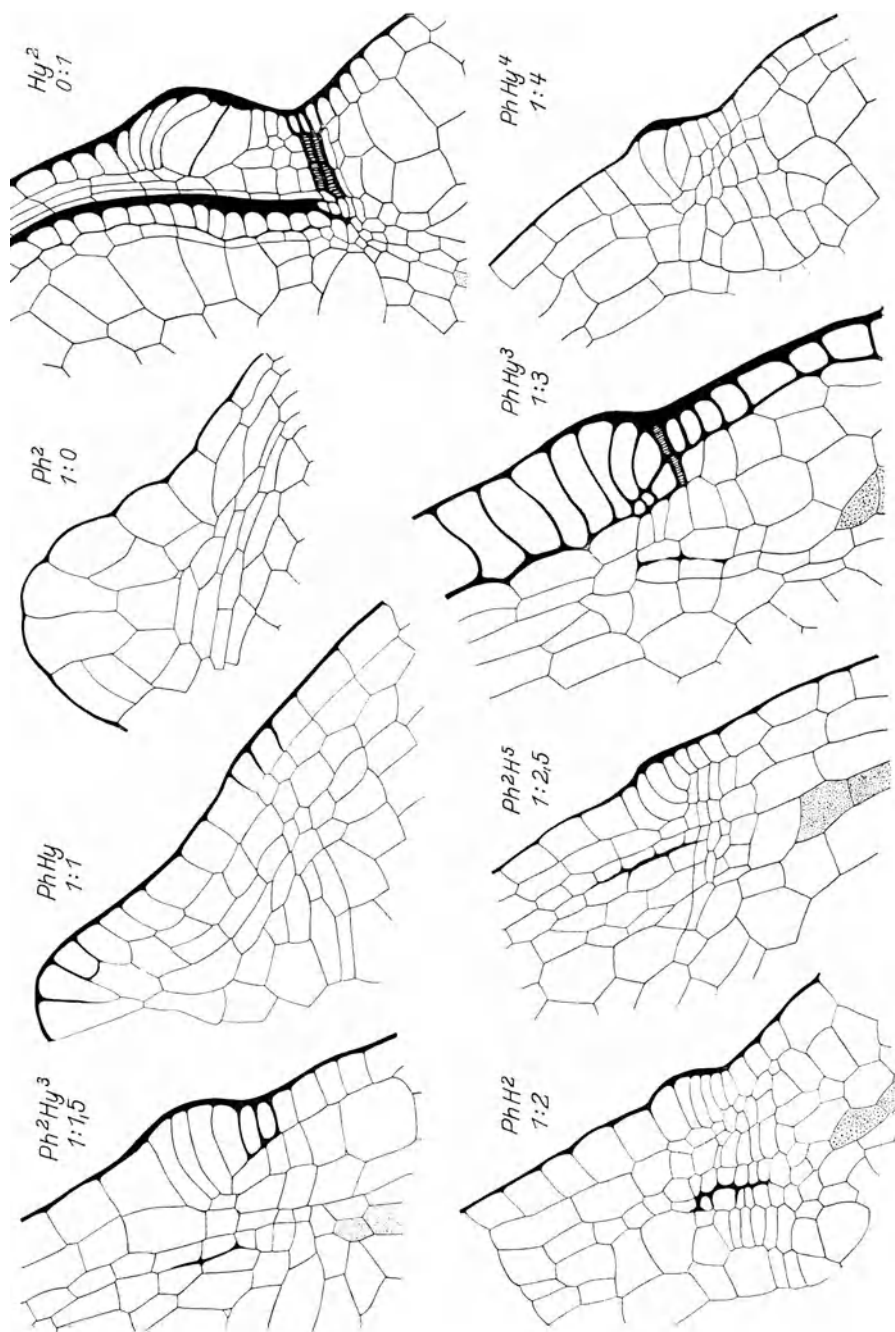


Abb. 8. Längsschnitte durch die Peristomregion der Kapseln von *Physcomitrella patens*, *Fusaria hygrometrica* und Bastarden in verschiedenen Valenzkombinationen. Vergl. etwa 140 X.

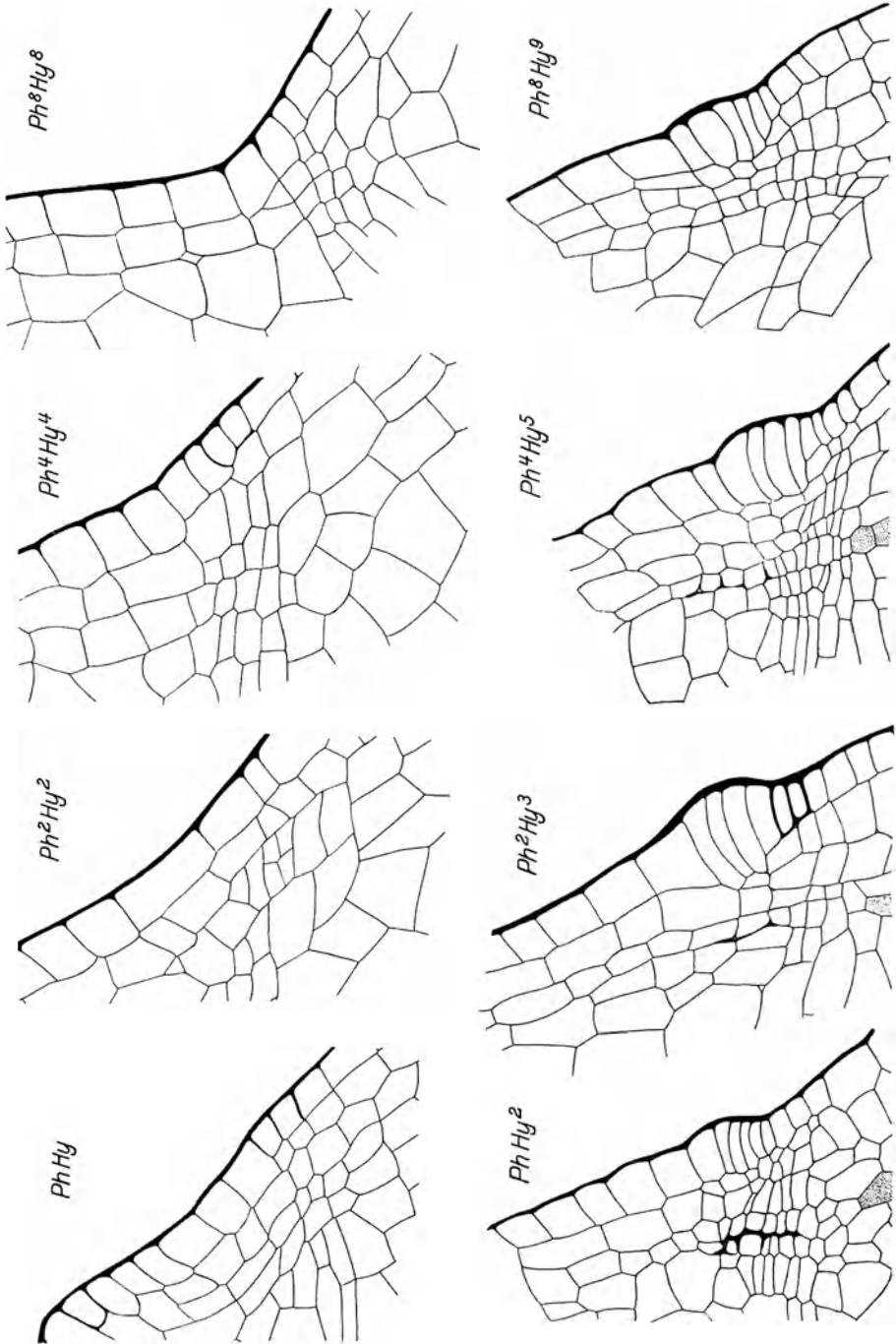


Abb. 9. Längsschnitte durch die Peristomregion der Kapseln von Bastarden in verschiedenen Valenzkombinationen der Kreuzung *Phytolacca patens* × *Funaria hygrometrica*. Vergl. etwa 140×.

gehemmt, und zwar um so stärker, je mehr hemmende Genome vorhanden sind. In Abb. 6 sind die gefundenen Kurven für die Rassen von *Physcomitrella*, *Funaria* und Bastarden zusammengestellt. Aus ihnen ersehen wir aber auch, daß die Volumvergrößerung sehr differenter Bastardrassen über ein bestimmtes Maß (dem Asymptotenendwert) nie hinauskommt, das noch weit unterhalb der empirisch festgelegten Entwicklungsgrenze der Moose liegt (vgl. S. 323). Wir verstehen darum, daß wir von Bastardrassen bis zu 16-valente ( $16n!$ ) Typen erhalten, während bei reinen Linien stets bei tetraploiden Formen die Grenze erreicht ist. Auch mehrere verschiedene Genome z. B. *Hy*, *Py* und *Ph* lassen sich in dieser Weise vereinigen, wobei ähnliche Erscheinungen auftreten, je nach der Kombination der Genome und des eingeführten Plasma.

Bei anorthoploiden Rassen von Bastarden sind es zunächst wieder die Dominanzverhältnisse, die unser Interesse besonders in Anspruch nehmen. Vergleicht man triploide Rassen, die sich durch je ein ganzes Genom unterscheiden, z. B. die in Abb. 7 wiedergegebenen Typen *Ph Ph Hy* und *Ph Hy Hy*, so tritt hier entsprechend dem starken Unterschied durch ein ganzes Genom die verschiedene Dominanzwirkung je nach den Anlagenquantitäten ganz besonders deutlich hervor. Die beiden Eltern der in der Abbildung wiedergegebenen Bastarde unterscheiden sich im Kapselstiel (stielloos bei *Ph* und langer Stiel bei *Hy*) in der Kapsel selbst (kugelig ohne Ring und Deckel bei *Ph*, birnförmig, einseitig gekrümmt mit Ring und Deckel bei *Hy*). In allen diesen Merkmalen prägt sich an den beiden gegenübergestellten Typen die Dominanzwirkung der Genome auf quantitativer Grundlage aus. Außerdem kommt aber auch hier die beobachtete Plasmadifferenz zur Wirkung mit den verschiedenen Genomquantitäten. Wenn wir uns an die Erfahrungen bei Sippenbastarden erinnern, dann erwarten wir bei starkem Überwiegen der einen Anlagenmenge eine völlige Dominanz. So müßte ein Typus von der Konstitution *Ph Hy*<sup>3</sup> oder gar *Ph Hy*<sup>4</sup> schon völlig dem *Hy*-Typus gleichen. Dies ist keineswegs der Fall. In der gattungsfremden Wirkung des *Hy*-Genoms im *Ph*-Plasma dürfen wir die Ursache sehen, daß trotz der großen Anlagenmasse keine völlige Dominanz eintritt. Die Verhältnisse werden dadurch noch ganz besonders interessant, daß es nachzuweisen gelingt, daß hier mit ansteigender Menge des gattungsfremden Genoms eine immer schwächere morphologische Wirkung eintritt, die schließlich so gering wird, daß der *Ph Hy*<sup>4</sup>-Typus nichts mehr von der Einwirkung der in vierfacher Menge vorhandenen *Hy*-Anlagen verrät. Besonders schön läßt sich dies an der Ausbildung der Peristomzähne verfolgen. *Hy* besitzt an der Kapselmündung ein großes, kräftiges, doppeltes Peristom (Abb. 8), das *Ph* ganz fehlt. Durch Interpolation läßt sich folgende Reihe untersuchen: *Ph<sup>2</sup>Hy* (2 : 1), *PhHy* (1 : 1), *Ph<sup>2</sup>Hy<sup>3</sup>* (1 : 1.5), *PhHy<sup>2</sup>* (1 : 2), *Ph<sup>2</sup>Hy<sup>5</sup>* (1 : 2.5), *PhHy<sup>3</sup>* (1 : 3),

$PhHy^4$  (1:4). Aus den Zeichnungen des Peristoms in Abb. 8 geht klar hervor, daß auch hier zunächst ein Ansteigen der  $Hy$ -Wirkung erfolgt bis zum Betrage der Wirkung von  $Ph : Hy$  im Verhältnis von ungefähr 1:2,5 und dann bei fortschreitender Massenvermehrung des gattungsfremden Elementes eine Hemmung auftritt bis zur völligen Unmöglichkeit der Auswirkung beim Verhältnis  $Ph : Hy$  wie 1:4. Auch diese Versuche sind noch nicht abgeschlossen, lassen aber tiefe Einblicke in das Wesen der Genwirkung erwarten.

Wenn wir uns dann die balanzierte polyploide Reihe nochmals vornehmen  $PhHy$ ,  $Ph^2Hy^2$ ,  $Ph^4Hy^4$ ,  $Ph^8Hy^8$  (Abb. 9), so wurde früher ge-

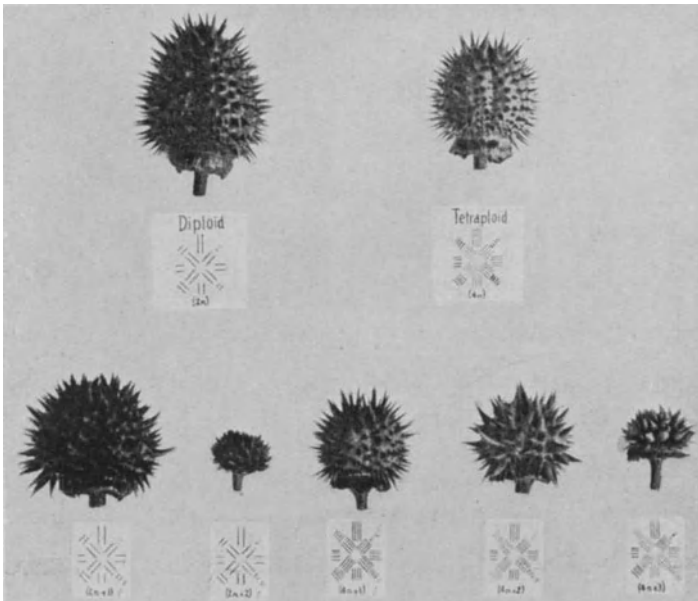


Abb. 10. *Datura stramonium*. Kapseln der  $2n$  und  $4n$ -Rasse (obere Reihe) und der  $2n + 1$ ,  $2n + 2$ ,  $4n + 1$ ,  $4n + 2$ ,  $4n + 3$ -Rasse (untere Reihe). — (Nach BLAKESLEE.)

zeigt, daß entsprechend den eigenartigen Kernplasmaverhältnissen auch die hohen Valenzstufen gut lebensfähig sind und vor allem läßt sich auch feststellen, daß diese alle sehr ähnliche, gleichmäßig gebaute „im Gleichgewicht“ befindliche Typen sind. Fügt man zu diesen Rassen stets je ein Genom der einen Sorte hinzu, so macht sich das Übergewicht dieses Extragenomes geltend durch morphologisches Hervortreten dieses Anlagenkomplexes. Aber auch da zeigt sich wieder eine Erscheinung, die mit den früher besprochenen in Einklang steht. Die Wirkung des Extragenomes hängt von der Quantität der vorhandenen



im Gleichgewicht befindlichen Genome ab. Sie wird immer schwächer, je mehr ausgeglichenen Genomen sie gegenübersteht. Untersuchungen wie wieder die Peristome  $PhHy-PhHy^2$ ,  $Ph^2Hy^2-Ph^2Hy^3$ ,  $Ph^4Hy^4-Ph^4Hy^5$ ,  $Ph^8Hy^8-Ph^8Hy^9$ , so tritt dies an der Abb. 9 sehr deutlich hervor.

Es erscheint mir besonders wertvoll, daß an einem Objekt ganz anderer Konstitution wie *Datura stramonium* von BLAKESLEE (3), BLAKESLEE u. BELLING (1) ähnliche Feststellungen gemacht wurden. Die Abb. 10 zeigt solche Typen. Statt der oben vermehrten Genome liegen hier einzelne vermehrte homologe Chromosomen in der Überzahl vor, die gegenüber den vorhandenen ausgeglichenen Chromosomensätzen die gleichen Wirkungsweisen zeigen. Die Abb. 10 zeigt in der oberen Reihe die normalen  $2n$  und  $4n$ -Fruchtkapseln. In der unteren Reihe ist die „Globe“-mutante dargestellt. Sie ist dadurch charakterisiert, daß mehr kugelige Kapseln gebildet werden durch den Einfluß eines überzähligen bestimmten Chromosoms ( $2n + 1$ ). Die Wirkung an der  $2n + 2$ -Form ist bedeutend stärker. Wieder schwächer ist sie bei  $4n + 1$ , um dann in stärkerem Maße bei  $4n + 2$  und  $4n + 3$  hervorzutreten.

Diese letzten Feststellungen leiten zur Besprechung sehr interessanter Befunde von BLAKESLEE an *Datura* über, die sich auf verschiedene andere heteroploide, meist trisome Rassen beziehen.

c) **Andere heteroploide Rassen.** Wir sahen früher (S. 324), daß als Ergebnis der Reduktionsteilung polyploider, vornehmlich triploider Rassen Gonen entstehen mit allen Sortimenten von  $n-2n$ -Chromosomen. Werden solche Gonen z. B. bei Moosen als Gametophyten weitergezogen, so erhält man aus einer reinen, absolut homozygoten (Haplonten!) Linie eine große Anzahl Formen sehr verschiedenen Aussehens. Besonders schön tritt das an solchen Formen wie *Physcomitrium pyriforme* oder *Funaria hygrometrica* auf, wo die R.T. sehr unregelmäßig verlaufen. Vor allem das erstere ist ein sehr günstiges Objekt.

Über ein gut durchgearbeitetes Material dieser Art berichten uns die Arbeiten von BLAKESLEE und seinen Mitarbeitern. Werden bei *Datura* die entstandenen  $n$  bis  $2n$ -Gonen durch Kreuzung mit normalen  $n$ -Gonen verbunden, erhält man theoretisch alle möglichen Kombinationen von  $2n$  bis  $3n$ . Unter diesen interessieren uns besonders die  $2n + 1$ -Typen.

Die haploide Chromosomenzahl von *Datura* ist  $n = 12$ . Es sind also zwölf verschiedene Chromosomenindividuen mit je ihrem charakteristischen Genbestand vorhanden. Bei den festgestellten quantitativen Wirkungen müssen wir erwarten, daß zwölf verschiedene trisome  $2n + 1$ -Formen auftreten werden. Tatsächlich wurden von BLAKESLEE solche Formen gefunden, die sich in verschiedenen Merkmalen (Blätter, Kapselgestalt, Bestachelung, Fertilität und anderem) unterscheiden. Die Deutung BLAKESLEES, daß in zwölf verschiedenen solchen Formen jeweils die vermehrte Wirkung aller der Anlagen zur Geltung kommt,

die in den einzelnen Chromosomen lokalisiert sind, liegt nahe. In Abb. 11 sind zwölf solche Formen wiedergegeben, die BLAKESLEE als die zwölf  $2n + 1$ -Formen anspricht. Freilich stehen der sicheren Erkennung dieser Formen noch einige Hindernisse entgegen. Nach den erörterten Vorstellungen sollten wir *nur* zwölf Formen erwarten von der Konstitution  $2n + 1$ . Tatsächlich wurden aber noch mehr nachgewiesen. Die Schwierigkeiten sucht BLAKESLEE zu überwinden durch genaue

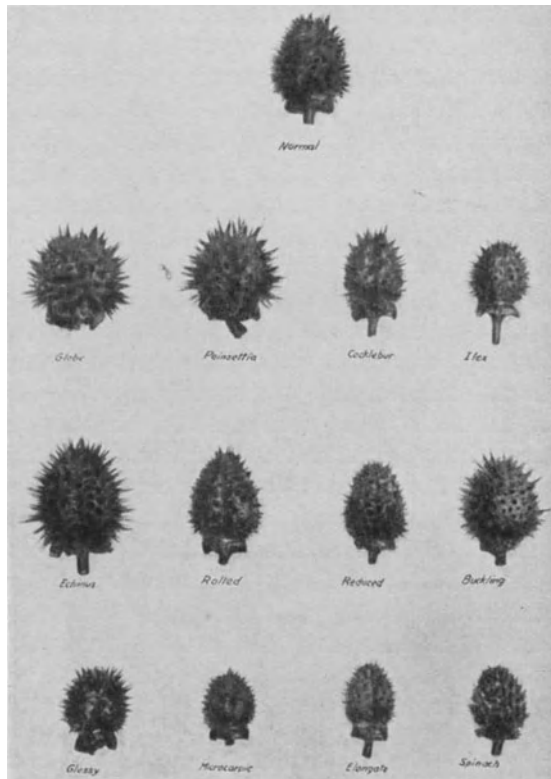


Abb. 11. *Datura stramonium*. Normale und zwölf  $2n + 1$ -Rassen. Kapseln. (Nach BLAKESLEE.)

Analyse der Chromosomenverhältnisse. Es wurden verschiedene Arten der Chromosomenbindung gefunden, die nach BLAKESLEE darauf hindeuten, daß in einzelnen dieser zwölf Formen sekundäre Veränderungen in den Chromosomen (Austausch von Stücken u. ä.) stattgefunden haben. Neben den zwölf  $2n + 1$ -Grundformen hätten wir also noch einige abgeänderte, die dann die obige Deutung nicht stören würden.

Mir erscheint noch eine andere Möglichkeit gegeben. Seitdem nach-

gewiesen wurde, daß die haploide *Datura*-Pflanze lebensfähig ist, dürften von vornherein noch eine ganze Anzahl Chromosomenkombinationen realisierbar sein mit der Zahl  $n = 25$ . Es erscheint nicht notwendig, 25chromosomige Formen durchweg als  $2n + 1$ -Formen anzusprechen, so daß es aus diesen Gesichtspunkten heraus verständlich wäre, wenn mehr als zwölf 25chromosomige Rassen auftreten. Die Untersuchungen, die auch sonst noch Schwierigkeiten bei der Analyse der Nachkommen-schaft solcher trisomer Typen ergaben, sind noch nicht abgeschlossen. Es ist auch hier nicht der Platz, eine eingehendere Diskussion des Vorliegenden durchzuführen. Ich werde an anderer Stelle dem-nächst darauf zurückkommen. Aber wenn auch manche Einzelheiten hier noch sehr der Aufklärung bedürfen, so stellen diese Arbeiten vor allem in methodischer Hinsicht einen schönen Versuch dar, in die genetische Konstitution der Organismen auf diesem Wege weiter ein-zudringen. Gerade die *Datura*-Versuche BLAKESLEES zeigen uns einen Weg mit Hilfe der Heteroploidie, durch das Studium der vermehrten Wirkung einzelner vermehrter Chromosomen zu einer Konstitutions-analyse der Elemente in den Chromosomen zu gelangen, deren Analyse durch Kreuzung aus Mangel an Allelomorphenpaaren unmöglich ist. Die Zusammenhänge erscheinen jetzt schon dort sehr enge geknüpft, wo es gelingt, ein Allelomorphenpaar, also Purpur (*P*)—Weiß (*p*) oder stachelig-glatt in die Analyse der trisomen Formen einzubeziehen. Trisome Formen, deren verdreifachtes Chromosom eines dieser mendeln-den Gene enthält, müssen auch in vier verschiedener Ausbildung mit Bezug auf dieses Anlagenpaar auftreten können mit den das entschei-dende Chromosom betreffenden Kombinationen *PPP*, *PPp*, *Ppp*, *ppp*. Das ist auch tatsächlich der Fall und der Zusammenhang zwischen dem trisomen Charakter „*Poinsettia*“ und „Purpur—Weiß“, sowie zwischen „Cocklebur“ und „stachelig-glatt“ konnte erwiesen werden. Das Un-sichere an diesen Versuchen ist die Unmöglichkeit der gewollten Zu-sammensetzung bestimmter Heteroploider. Der Gang der Analyse kann nur zufällig auftretende Typen untersuchen. Aus diesem Grunde wur-den auch die Ergebnisse meiner Moosuntersuchungen hier in der Be-sprechung vorangestellt, weil wir bei ihnen von gewollten Kumulationen ausgehend die Wirkungen prüfen können.

Neben den trisomen Formen sind bei *Datura* noch viele andere heteroploide gefunden. Die Möglichkeiten sind so mannigfaltig, daß vielleicht am besten eine von BLAKESLEE gegebene Übersicht der mög-lichen und gefundenen heteroploiden Kumulationen hier kurz in Ta-bellenform (Tabelle 5) wiedergegeben sei.

Wenn wir uns im vorangehenden vorwiegend an Ergebnisse bei Pflanzen gehalten haben, so liegt dies daran, weil die günstigen Ex-perimentierbedingungen, die bessere Entwicklungsfähigkeit pflanzlicher heteroploider Rassen, die große Regenerationsfähigkeit die Analysen

Tabelle 5. Mögliche und gefundene heteroploide Rassen von *Datura stramonium* nach einer Zusammenstellung von BLAKESLEE.

Chromosomenkombination	Mögliche Anzahl von Typen	Gefundene Typen
1n, 2n, 3n, 4n	4	4
2n + 1	12	12 <sup>1)</sup>
2n + 2	12	1
2n - 1	12	1
2n + 1 - 1	66	10
2n + 1 + 1 + 1	220	1
3n + 1	12	1
3n - 1	12	1
4n + 1	12	8
4n + 2	12	1
4n - 1	12	5
4n + 1 + 1	66	1
4n + 1 - 1	132	1
4n - 1 - 1	66	1
4n + 1 + 1 - 1 - 1	2970	1

hier leichter und sicherer gestalten. An wenigen Objekten im Tierreich haben wir ähnliche Beobachtungen, die gerade wegen ihrer Parallele von Wichtigkeit sind. Die Kernplasmarelation wurde an den bekannten günstigen Objekten disperm befruchteter Seeigeleier und ähnlichem besonders genau studiert. Aus allen bisherigen Beobachtungen läßt sich ableiten, daß die Verhältnisse der Kernplasmarelation für den tierischen Organismus genau so Geltung haben wie für den Pflanzenkörper.

Polyploide Bastardrassen treffen wir in den Untersuchungen FEDERLEYS (1) an *Pygaera*. Von *Drosophila* sind im Laufe der Zeit alle möglichen heteroploiden Formen bekannt geworden. Die Rassen n, 2n, 3n, 4n in den verschiedensten Zusammensetzungen an Genkombination finden wir vor. Aber auch hypodiploide Typen, also 2n-1-Kombination aller vier Chromosomen, ebenso wie 2n + 1-Rassen sind aufgetreten. Daß diese Formen in allen Genkombinationsmöglichkeiten genau studiert sind, ist bei der imponierend durchdachten Experimentalkunst der Schule MORGAN selbstverständlich. Die Analyse der polyploiden ist besonders an den Namen BRIDGES 2, 3) geknüpft. Wir wollen uns mit der Feststellung hier begnügen, daß die Ergebnisse im allgemeinen mit dem hier Besprochenen in vollem Einklang stehen. Eine weitere Besprechung müßte uns zu sehr in das Gebiet des speziellen Mendelismus führen, wodurch unser Rahmen gesprengt wäre. Wir wollen uns unter Betonung aller gedanklichen Verbindungen mit diesem Gebiet bescheiden. Nur auf eines sei in diesem Zusammenhange hingewiesen.

<sup>1)</sup> Seit dieser Zusammenstellung durch BLAKESLEE sind hier und bei den anderen Kombinationen noch eine größere Anzahl gefundener Typen hinzugekommen (vgl. S. 339).

Einige Untersuchungen (BONNIER) zeigen, daß ein neues Kapitel heteroploider Erscheinungen sich hier auftut, das Auftreten von Kumulationen einzelner Gene in *einem* Chromosom. Es treten Formen auf, in denen ein bestimmtes Gen in einem Chromosom quantitativ vermehrt ist. Schon die vorliegenden Untersuchungen lassen hier weite Vorstöße in das Gebiet der Entwicklungsphysiologie der Genquantitäten erwarten. Sie sind aber noch nicht zum Abschluß gekommen.

Eine weitere Aufklärung verlangen auch noch die Befunde FEDERLEYS (I) an *Pygaera*. Die Ausbildung der triploiden *Aaa*- und *AAa*-Tiere stimmen durchaus nicht mit unseren an Moosen und *Datura* gemachten Erfahrungen überein. Ein Dominanzumschlag findet nicht in der Weise statt. Auch diese Fälle bedürfen weiterer Untersuchung.

d) **Heteroploidie der Geschlechtsrealisatoren.** Auf erfreulich sicherem Boden steht heute unsere Vorstellung der Geschlechtsbestimmung als Folge des Zusammenwirkens bestimmter in den Geschlechtschromosomen gelagerter Realisatoren — trotz nicht verstummender Zweifler, die noch nicht erkannt haben, daß wir auch in der Biologie in das Stadium des exakten experimentellen Beweises getreten sind.

Als Folge dieser Vorstellung ergibt sich die Anwendung des bisher Besprochenen auf die Geschlechtsrealisatoren und ihre Wirkung. Erst zwei Objekte lassen hier einiges feststellen. Die wichtigsten Untersuchungen sind an *Drosophila* durchgeführt. Die im X- und Y-Chromosom gelagerten Realisatoren können entsprechend der Vermehrung dieser Chromosomen quantitativ gesteigert werden, was sich in vermehrter Wirkung ausdrücken muß. Nachdem wir schon aus frühen Experimenten von CORRENS (1913) wissen, daß die Ausbildung der Geschlechtsorgane von einem ganzen Komplex von Anlagen abhängig ist, die nur durch den einen oder anderen Realisator wirkungsfähig werden, wird es uns nicht wundern, daß daher für das Auftreten eines bestimmten Geschlechtes nicht nur die Quantität der Realisatoren, sondern vor allem auch der verschiedenen eigentlichen „Geschlechtsanlagen“ entscheidend ist. Nachdem diese in den verschiedenen Chromosomen ihre Lage haben dürften, so ist damit ausgesprochen, daß das relative Verhältnis der Menge der Autosomen und der Geschlechtschromosomen maßgebend ist. Es konnten darum gerade an *Drosophila* alle Ab-

Geschlecht	X-Chromosomen	Autosomensätze	Geschlechtsindex = X:A
Überweibchen . . . . .	3	2	1'5
Weibchen { triploid . . . . .	3	3	1
{ diploid . . . . .	2	2	1
Intersexe { ♀-Typus . . . . .	2	3 (- 4. Chromos.)	0'67 +
{ ♂-Typus . . . . .	2	3	0'67
Männchen . . . . .	1	2	0'5
Übermännchen . . . . .	1	3	0'33

stufungen von Autosomenzahlen und Geschlechtschromosomenzahlen gefunden werden, die entsprechend auch alle Zwischenstufen von Geschlechtsausbildung zeitigten. BRIDGES (1) stellt die Beobachtungen in beifolgender Übersicht zusammen.

Dabei ist als Grenze zwischen ♂ und ♀ Ausbildung 0,67 als Geschlechtsindex angenommen. Ein haploides Tier mit  $1 : 1 = X : A = 1$  müßte also gleichfalls ein ♀ sein, was inzwischen (BRIDGES (3)) auch bestätigt wurde.

In einer anderen Arbeit versucht BRIDGES (4), die von mir an dem diözischen Moos *Bryum caespiticium* festgestellten Geschlechtsverhältnisse in ein analoges Schema zu bringen. Die normale haploide Pflanze ist hier ♂ oder ♀, die diploide ist protandrisch zwittrig, ebenso die tetraploide, dagegen die triploide Form der Kombination ♀♀♂ protogyn-zwittrig. Auch hier wird ein Zusammenwirken von Realisatoren und Autosomen angenommen. Die Wirkungsgröße der Autosomen wird mit 80, die der Realisatoren mit 100 und 50 angenommen. Daraus ergibt sich die Übersicht.

Geschlecht	Anzahl $X$	Anzahl $X^2$	Anzahl $A$	Geschlechtsverhältnis $(X + X^2) : A$	Geschlechtsindex
Weibchen { $2n$ . . .	2	—	2	200 : 160	1'25
{ $n$ . . .	1	—	1	100 : 80	1'25
Protogyn. Zwitter $3n$ .	2	1	3	250 : 240	1'04
Protandr. Zwitter { $4n$	2	2	4	300 : 320	0'94
{ $2n$	1	1	2	150 : 160	0'94
Männchen { $2n$ . . .	—	2	2	100 : 160	0'63
{ $n$ . . .	—	1	1	50 : 80	0'63

Als Grenze wird 1 angenommen und so erscheinen die gefundenen Tatsachen eingeordnet.

In einer Spezialarbeit werde ich auf diese Zusammenstellung näher eingehen. Hier sei nur soviel festgestellt, daß zwar die Zusammenstellung bei BRIDGES sehr anschaulich ist, die Darstellung in einer solchen Zahlenreihe sicher die Vorstellung vom Zusammenwirken der Realisatoren und Autosomen verständlich macht. Irgendeinen anderen Wert denn als reines Demonstrationsmaterial kann man diesen Zahlen aber nicht zusprechen, da die angenommenen Werte für  $X$ ,  $X^2$  und  $A$  ebenso rein willkürlich sind wie die angenommene Grenze von 1 zwischen ♂ und ♀ oder 0,67 im Falle von *Drosophila*. Ich glaube nicht, daß es vorteilhaft ist, die Möglichkeit der Analyse tatsächlich quantitativ-dynamischer Verhältnisse durch ein Zahlenmodell vorzeitig zu verschleiern.

Wichtig erscheint uns aber in diesem Zusammenhang die auch für die Geschlechtsbestimmung geltende quantitative Wirkung abgestufter heteroploider Formen. Daß sich hieran begrifflich die Befunde der quantitativen Genwirkungen von GOLDSCHMIDT an *Lymantria* ebenso

anschließen ließen, wie oben an die *Heteroploidie*-Verhältnisse eine Reihe Erscheinungen mendelistischer Prägung bei *Drosophila*, darauf sei hier nur hingewiesen, wir wollen auch hier den Rahmen dieser Übersicht nicht sprengen.

Damit sind wir aber gleichzeitig ans Ende der Besprechung der wichtigsten experimentell ermittelten Tatsachen gekommen. Die Entstehung der heteroploiden Formen ist auf verschiedenen Wegen aufgedeckt. Die daraus auftretenden Formen zeigen viele gemeinsame Züge, die vor allem das Wesen der Gigasformen bestimmen. Die weitere Analyse bringt nicht nur interessante Ausbeute an morphologischen und physiologischen Einzelheiten dieser heteroploiden Formen, sondern kann vor allem zu einer entwicklungsphysiologischen Analyse der Genwirkung und zu einer erbanalytischen der Konstitutionselemente verwertet werden, die nicht als Allelomorphenpaare bearbeitbar sind.

### III. Zytologisch ermittelte Tatsachen.

Auf Grund der experimentellen Ergebnisse wissen wir jetzt, daß Vermehrung der Chromosomenzahlen zu Gigasformen, daß Kumulationen in allen möglichen Kombinationen zu ebensoviel auch morphologisch unterscheidbaren heteroploiden Rassen führen. Es fragt sich nun, wie weit wir diese Ergebnisse verallgemeinern dürfen und ob wir zytologisch festgestellte Zahlenunterschiede und Zahlenverhältnisse der besprochenen Art so deuten dürfen, daß ihre Träger gleichfalls heteroploide Rassen einer Grundform sind.

Seit längerer Zeit ist eine große Anzahl Zytologen am Werke, die einzelnen Pflanzen- und Tierarten auf ihre Chromosomenbestände hin durchzuarbeiten. Die Listen bei TISCHLER und WILSON zeugen von dieser umfangreichen Arbeitsleistung. Die Zusammenstellung zeigt uns aber gleichzeitig eine andere auffallende Tatsache, die besonders im Pflanzenreich deutlich hervortritt. Sehr oft sind die Zahlen der einzelnen Arten verschieden. Häufig aber besitzen Arten derselben Gattung oder auch höherer systematischer Einheiten gleiche Chromosomenzahlen. Manchmal lassen sich die verschiedenen Zahlen in Reihen von Vielfachen einer Grundzahl anordnen, die an unsere Reihen polyploider Chromosomenzahlen erinnern. Abb. 12 zeigt eine solche Vielfachenreihe, wie sie TÄCKHOLM in der Gattung *Rosa* gefunden hat. Im übrigen verweise ich auch hier auf TISCHLER und WILSON.

Dürfen wir für diese polyploiden Chromosomenreihen dieselben Entstehungsursachen anziehen und damit die betreffenden Organismen als Heteroploide deuten? Mir scheint es notwendig, hier mit vorsichtiger Kritik vorzugehen, um keine Fehlschlüsse zu tun. Ein Vergleich muß hier besonders die gefundenen Entstehungsweisen und Eigenschaften heteroploider Formen berücksichtigen.

Mit Sicherheit dürfen wir heute die Deutung als heteroploide Rassen dort anwenden, wo wir solche Formen in den verschiedenen groß angelegten Experimentalkulturen gelegentlich auftreten sehen und diese auch richtige Heteroploideigenschaften aufweisen. So ist vor allem seit den *Solanum*-Untersuchungen WINKLERS eine Klärung der Natur mancher vielumstrittener Pflanzen erfolgt. Die berühmte *Oenothera Lamarckiana gigas*, *Primula kewensis* und ähnliche Typen sind heute als richtige polyploide Gigasformen erkannt mit den charakteristischen Eigenschaften wie größere Zellen, größerer Wuchs, mehrporige Pollenkörner usw. auf Grund von verdoppelter Chromosomenzahl. Die Ent-

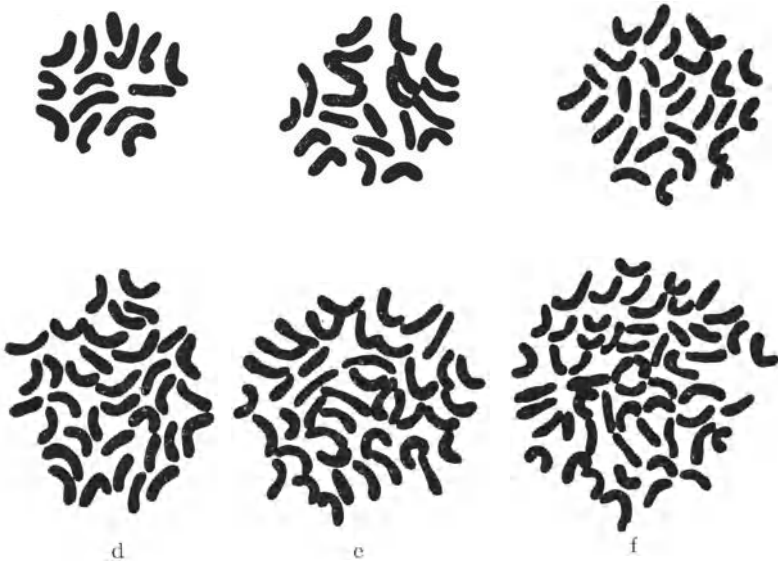


Abb. 12 a -f. Somatische Chromosomenplatten verschiedener *Rosa*-Formen. a *R. webbiana* ( $2n = 14$ ), b *R. chinensis* ( $3n = 21$ ), c »Konrad Ferdinand Meyer« ( $4n = 28$ ), d *R. tomentosa cuspidatooides* ( $5n = 35$ ), e *R. nutkana* ( $6n = 42$ ), f Oktoploider Bastard ( $8n = 56$ ). — (Nach TÄCKHOLM.)

stehung ist zwar im einzelnen unbekannt, seit wir aber eine ganze Reihe auch für diese Fälle anwendbarer Möglichkeiten kennen, ist das prinzipielle Interesse an der Entstehung gerade dieser Formen gesunken. Es würde auch den Umfang dieser allgemeinen Zusammenfassung stark belasten, wenn ich eine Einzelbesprechung der Beobachtungen dieser Art hier anfügen wollte. Ich erwähne noch die Untersuchungen von CLAUSEN und Mitarbeitern an *Nicotiana*, von LEHMANN an *Epilobium*. In dieser Hinsicht gleichzuwerten ist das ungeheure Material, das im Laufe der Jahrhunderte die praktische Züchterei entstehen ließ, wo gerade die durch Größe und auffallende Ausbildung besonders praktisch verwertbaren Heteroploiden hochgezüchtet wurden.



Ein sehr schönes Beispiel lehrt uns die Untersuchung DE MOLs (1—4) über den Werdegang der holländischen *Narzissus*- und *Hyacinthus*-Zucht. Es konnte gezeigt werden, wie allmählich mit dem Herauszüchten immer neuer, größerer Rassen im Laufe der Zeit die Formen mit polyploiden Chromosomenzahlen immer mehr hervortraten, so daß schließlich jetzt hochchromosomige Rassen die Hauptmasse dieser Blumensorten bilden. Die Wildrassen *H. Romanus* und *Webbianus* besitzen haploid vier Chromosomen, die besten Züchtungen wie „La Grandesse“ und „Totilla“ zeigen  $n = \frac{28}{2}$  und  $\frac{30}{2}$  als nach der festgestellten Diploidzahl errechenbare haploide Zahl. Jede Blumenausstellung bietet hier neues Material, das in dieser Richtung auszuwerten ist, so der Formenreichtum von *Dahlia* (ISHIKAWA), *Chrysanthemum* (TAHARA), *Fuchsia* (WARTH [1, 2]) mit vielen Rassen mit polyploiden Chromosomenzahlen. Es ist wohl verständlich, daß nach dem Auftreten polyploider Rassen auch andere heteroploide in allen Kumulationsmöglichkeiten entstehen können. Dies ist oft der Fall und so findet ein Teil der Formenmannigfaltigkeit der *Oenothera*-Mutationen auf dieser Grundlage seine Erklärung.

Den eben beschriebenen Gang der Züchtungen haben dann viele unserer Kulturpflanzen durchschritten. Es ist längst erkannt, daß unsere Getreiderassen solche polyploide Reihen erkennen lassen, die z. B. beim Weizen von schlechteren Sorten wie *Triticum monococcum* ( $n = 7$ ) über *T. dicoccum*, *turgidum* und *durum* ( $n = 14$ ) zu gutem *T. vulgare*, *compactum* und *Spelta* ( $n = 21$ ) führen. Daß durch die Untersuchungen von TSCHERMAK und BLEIER auch experimentell an *Aegilops*-Weizenbastarden Tetraploidie erzielt wurde, ist für die Ansichten über die Entstehung unserer Getreide von großer Bedeutung. Ähnliches wissen wir von den Baumwollrassen (DENHAM [1, 2]), dem Zuckerrohr (BREMER [1—3]) und anderen Kulturpflanzen.

Schließlich sind heute einige Gattungen aufgeklärt, wo zweifellos auch der natürliche Formenbestand aus einer ganz großen Zahl polyploider und anderer heteroploider Rassen zusammengesetzt ist. Gerade manche wegen ihrer Formenmannigfaltigkeit systematisch als kritisch bezeichneter Gattungen gehören hierher. Durch die glänzenden Untersuchungen von TÄCKHOLM (1, 2), von BLACKBURN und HARRISON (1) an *Rosa*, von BLACKBURN und HARRISON (2) an *Salix* wissen wir für diese beiden Gattungen, daß Bastardierung und Heteroploidie, vielfach erstere als Ursache der letzteren die Grundlagen sind, auf denen sich die Mannigfaltigkeit dieser Gattungen aufbaut. Ob andere artenreiche Gattungen wie *Trifolium* (BLEIER und KARPETSCHENKO) u. a. einer ähnlichen Deutung zugänglich sind, bleibt abzuwarten. Mir ist dies weniger wahrscheinlich.

So erscheint die Tatsache, daß die Chromosomenzahlen verwandter Sippen besonders im Pflanzenreich in Vielfachenreihen auftreten, weit

verbreitet. Sie kann in den Fällen, wo die Entstehungsmöglichkeiten und die Eigenschaften mit den experimentell ermittelten Tatsachen übereinstimmen, auch die gleiche Deutung erfahren. Damit bekommt aber diese weit verbreitete Erscheinung auch eine ganz allgemeine Bedeutung für die Entstehung neuer Sippen überhaupt. Gerade diese Fragen sollen uns darum jetzt noch am Schlusse beschäftigen.

#### IV. Theoretischer Ausblick.

Wenn wir die zuerst besprochenen experimentellen Ergebnisse den zytologischen Beobachtungen an vielen anderen Formen gegenüberstellen, was liegt dann näher als der Gedanke einer Verbindung beider Komplexe. Wenn wir an vielen Formen von Pflanzen und auch Tieren die Einordnung in polyploide Reihen nach ihren Chromosomenzahlen vornehmen können, wenn viele andere darnach als heteroploid zu nennen sind, wenn wir schließlich auf der anderen Seite im Experiment diese Heteroploidie entstehen sehen, ja mitunter ihre Entstehung meistern können, ist damit nicht gleichzeitig ein Weg gefunden, die Entstehung so vieler guter Arten zu verstehen und zu erklären? So verlockend diese Vorstellung auch wäre, so sehr muß gerade hier eine besonders scharfe Kritik einsetzen, damit nicht wieder, wie so oft bei deszendenztheoretischen Gedankengängen, einer stürmischen Entwicklung ein Katzenjammer folgt.

Vorerst wollen wir nochmals betonen, daß die richtigen heteroploiden, vor allem die polyploiden Gigasformen ganz bestimmte Eigenschaften zeigen. Nicht die *Zahlen*verhältnisse der Chromosomen allein sind das Charakteristische, sondern die doppelte Zahl muß aus doppelten Genomen aufgebaut sein. Sind einzelne Chromosomen vorhanden, müssen sie schon vorhandene wiederholen. Sind die polyploiden Zellen aus verschiedenen Genomen aufgebaut, muß diese Bastardnatur erwiesen sein. Wir sehen also, daß aus der Zahl allein keine sicheren Schlüsse zu ziehen sind.

Die Heteroploiden zeigen charakteristische Reduktionsteilungsvorgänge, das Zusammenlegen *mehrerer* homologer Chromosomen. Reduktionsteilungen wie vegetative Teilungen verlaufen häufig gestört, woraus eine Inkonstanz der ganzen Rasse folgt. Die Zellen folgen der Kernplasmarelation mit ihren morphologischen Konsequenzen. Häufig wird bei reinen Linien an relativ niedrigen Valenzstufen die Entwicklungsgrenze erreicht.

Wenn also für eine Formengruppe die Entstehung als heteroploide Sippenschar angenommen werden soll, muß diese Gruppe wenigstens in einigen dieser Eigenschaften übereinstimmend gefunden werden. Dies ist auch bei manchen Gruppen der Fall. Ich sehe von Einzelfällen, wo unter vielen anderen Sippen gelegentlich eine Gigasform auftritt,

ab. Aber manche Gattungen haben wir früher als polyploid erkannt, so *Rosa*, *Salix*, *Nicotiana*, *Hyacinthus*, *Narcissus* und andere. Wie können wir die Entstehung dieser Formenmannigfaltigkeit erklären?

In manchen Fällen werden Außenbedingungen wie Kälte u. a. die Bildung bivalenter Ausgangszellen erreichen, es werden so bivalente Pflanzen aus reinen Linien entstehen, dort besonders häufig, wo eine große Empfindlichkeit gegen solche Einwirkungen genotypisch ist. So viel wir wissen, tritt dies seltener hervor. Konstitutionsanomalien, die zu Nondisjunction und analogen Erscheinungen führen, werden eine andere Quelle polyploider Ausgangszellen darstellen. Auch sie werden zur Heteroploidie in reinen Linien führen. In allen diesen Fällen dürfen wir aber erwarten, daß nicht hohe Valenzstufen erreicht werden können, da die rasch ansteigende Kernplasmarelation im Wege steht. Allerdings werden diese, wenn sie orthoploid sind, auch vielfach konstante geschlossene Typen bilden.

Teilungsanomalien sind aber auch die Folge des Nichtzusammenpassens verschiedener Genome bei Kreuzungen, der Unmöglichkeit des Zusammenarbeitens fremder Genome und Plasmen. Sie lassen polyploide und heteroploide Gonen entstehen in um so größerem Prozentsatz, je weiter genetisch die Eltern entfernt stehen.

Die Vorgänge bei Moosbastarden, *Primula kewensis*, die *Aegilops-Triticum*-Bastarde, *Pygaera* bieten uns viele Beispiele. Die Hypothese, die zuletzt WINGE betonte, daß auf diesem Wege polyploide Gonen entstehen, ist heute vielfach bestätigt. Für die aus solchen Gonen entstehenden multivalenten Rassen haben damit alle die Feststellungen Geltung, die wir für polyploide Bastardzellen machten, so vor allem die Lebens- und Entwicklungsfähigkeit auch hochvalenter Zellen.

Allein trotz dieser erhöhten Entwicklungsfähigkeit würden wir aus solchen entstandenen bivalenten Bastardrassen niemals *konstante* polyploide Rassen erhalten können, da die Bastardnatur die fortwährende Umkombination der Anlagen verursacht. Bei Bastarden sehr entfernter Eltern wird die große Sterilität von vornherein normale Fortpflanzung unmöglich machen. Aus diesen Schwierigkeiten hilft uns die Beobachtung heraus, daß an den klaren Beispielen natürlicher Formenmannigfaltigkeit auf Grund von Heteroploidie wie *Rosa*, *Salix*, *Nicotiana*, *Hyacinthus* stets *apomiktische* Fortpflanzungsweisen zu beobachten sind wie Apogamie oder sehr reichliche vegetative Fortpflanzung. Sie wird gerade dann für eine *konstante* Fortpflanzung einer Rasse sorgen können, wenn auf Grund der Bastardnatur und Polyploidie die normale Gonenbildung ausbleibt. Auch bei apogamer Fortpflanzung ist aber die Entstehung neuer höherer Valenzstufen verständlich, wenn durch Teilungsanomalien wieder neue polyploide Zellen gebildet werden.

Diese beobachtete Neigung zur Apogamie ist aber nicht, das möchte ich nachdrücklich betonen, Folgeerscheinung der Bastardierung, son-

dern eine genotypische Eigenschaft. Sie liegt vielleicht in vielen Organismen verborgen, kommt aber erst dann zur Wirkung, wenn durch andere Ursachen wie Bastardierung, Polyploidie oder Außenbedingungen die normale Gonenbildung zerstört, ist. Daß diese Anlage häufig in den Typen liegt, scheint mir das in letzter Zeit öfters beobachtete Auftreten haploider Rassen normaler Diplonten zu beweisen. Daß die Anlage für apogame Entwicklung als Gen den mendelschen Gesetzen folgt, zeigen die Versuche ZATTLERS an *Schizophyllum*, wo die Überkreuzungsmöglichkeit solcher Anlagen sicher gestellt ist. Es ist darum gewiß kein Zufall, daß gerade in den früher aufgezählten Gattungen neben Heteroploidie, Bastardierung und Apogamie nachgewiesen ist. Die Bastardierung, besonders entfernter Sippen, läßt multivalente Zellen entstehen, die multivalenten Bastardrassen den Ursprung geben. Die Natur dieser Sippen läßt sie in hohen Valenzstufen lebensfähig auftreten, vernichtet aber gleichzeitig jede spaltende Gonenbildung. Liegt die Anlage für Apogamie im Genotypus einer der Ausgangsformen, dann tritt sie jetzt hervor und sorgt gerade dann für *konstante* Fortpflanzung polyploider Bastardrassen. Die Entstehung heteroploider Formenscharen bietet aus jeder anorthoploiden Rasse keinerlei Schwierigkeiten. *So bilden weite Bastardierungsfähigkeit und Anlage zu apomiktischer Fortpflanzung die Basis, von der aus sich manche Gruppe zu immer höheren Valenzstufen in immer mannigfaltigerer Heteroploidie emporschrauben konnte.*

In solchen Gruppen werden wir die Entstehung neuer Formen auf der Grundlage der Heteroploidie annehmen dürfen.

Für die meisten anderen halte ich dies für sehr verfrüht. Vielfach sind nicht einmal die Zahlen ganz sicher gestellt, sondern werden mit vorgefaßter Meinung in ein Polyploidschema gepreßt. Und wenn selbst gewisse Vielfache vorhanden sind, so können solche doch ebenso gut durch Zerfall entstehen. Dies bedeutet aber nicht nur einen anderen Entstehungsmodus, sondern auch ganz andere Konsequenzen. Im ersten Falle wird die Keimzellbildung, das Quantitätsverhältnis und damit die Genwirkung vor allem Dominanz beeinflußt, im zweiten Falle die Koppelungsverhältnisse und damit die Kombinationsmöglichkeit geändert. Gerade aber der zweite Modus ist nach den Erfahrungen an verschiedenen Arten der Gattung *Drosophila* wahrscheinlich genug. Solange wir über die Entstehung der Chromosomen gar nichts wissen, ist es da wirklich eine befriedigende Erklärung, wenn jede Neuentstehung nur auf Kombination oder Kumulation von bereits vorhandenem beruht? Umfangreiche Untersuchungen müssen erst im Einzelfalle nachweisen, daß eine Form mit der vielfachen Chromosomenzahl auch wirklich vielfache Genome besitzt, sonst wird das ganze nur eine ganz oberflächliche Zahlenspielererei!

Trotz dieser Bedenken wollen wir aber die Wichtigkeit der Hetero-

ploidie für die Entstehung *mancher* Formenmannigfaltigkeit nicht gering achten. Gerade diejenige, die uns an all den züchterisch seit Jahrhunderten behandelten Gruppen entgegentritt, erhält so ihre Aufklärung. Die Züchter haben von jeher die auftretende Polyploidie benutzt und eine Auslese der Gigasrassen und abnorm ausgebildeten Heteroploider betrieben. So ist die Formenmannigfaltigkeit der Gartenprimeln, *Chrysanthemum*, *Cyclamen* usw. uns heute in ihrem Werden verständlich.

Ist eine polyploide Sippe vorhanden, ist sie aber auch stets der Ausgangspunkt einer Schar heteroploider Formen, die gerade wieder bei Apogamie erhalten bleiben. So sind damit die großen Möglichkeiten gegeben, die Variation eines Typus bedeutend zu vergrößern und die Entstehung vieler neuer Formen zu ermöglichen, ausgehend von einem gegebenen Grundtypus. Doch muß ein Wort über die Natur dieser Formen gesagt werden. Wird nicht jeder, der eine Blumenausstellung besucht, auch das Empfinden haben, diese Mannigfaltigkeit ist nur unter den pflegenden Händen des Menschen möglich. Der vielfach monströse Charakter dieser Formen ist viel zu klar. Ein Blick über meine Mooskulturen zeigt, daß diese Fülle interessanter Typen im Freien alle nicht lebensfähig sind. Eine gewisse Resignation muß hier Platz greifen. Diese Zuchtergebnisse der Kulturpflanzen liegen wohl, soweit es sich nicht um Auswertung von auftretenden Mutationen handelt, auf dem Gebiet der Heteroploidie, aber trotz der züchterischen Bedeutung ist sie für die große Frage nach der Artentstehung von untergeordnetem Belang. Die Variation in gewissen Gattungen wie *Rosa*, *Salix*, *Hieracium* mag so zustande gekommen sein, die raffinierten Anpassungen der tropischen Orchideen aber niemals. So sehr dieses Teilgebiet uns heute auch schon erschlossen ist, die Lösung der Hauptfrage der Artentstehung bedeutet die „Heteroploidie“ nicht.

Damit soll aber die Bedeutung für die züchterische Praxis nicht geschmälert werden. Die Erfolge planmäßiger Züchtung sind gerade auf diesem Gebiet großartig. Liegt doch das Geheimnis der Entstehung vieler Kulturpflanzen, vor allem der Getreide, in den Tatsachen der Heteroploidie verborgen. Gerade quantitative Erfolge sind hier ausschlaggebend und gerade quantitative Wirkungen fanden wir durch Heteroploidie verursacht. Die Versuche WINKLERS werden in der Praxis noch zu vielen Erfolgen führen, manch anderer gangbarer Weg der Teilungsstörung muß erprobt werden und die Gigasformen als Folgen von Bastardierungen sind heute bereits Gemeingut der Züchtere. Vielleicht mag dazu die Erkenntnis von Wert sein, daß die Wahrscheinlichkeit zu Gigasformen zu gelangen, mit dem Grade der genetischen Entfernung steigt, die zwei Ausgangssippen trennen.

Auch auf anderem Gebiet, dem des Zusammenarbeitens von Genetik und Entwicklungsphysiologie liegt noch die besondere Bedeutung der

besprochenen Erscheinungen. Die Methodik der Kreuzungsanalyse gibt uns die Möglichkeit, bei vorhandenen Allelomorphen das Vorhandensein der Gene festzustellen, ihre Lokalisation und damit auch die räumlichen Beziehungen ihrer Anordnung mit allen Konsequenzen. Wie weit diese Analysen führen können zeigen uns die Ergebnisse an *Drosophila* oder *Antirrhinum*. Die konsequente Verfolgung der durch die *experimentelle* Heteroploidie gebotenen Möglichkeiten führt darüber hinaus. War es zunächst die Analyse der qualitativen Verhältnisse im Genbestand, die durch die Kreuzungsexperimente erreicht wurde, so wird die quantitative Betrachtung jetzt möglich, und zwar nicht in der Form des Rückschlusses von quantitativer Wirkung auf ebensolche Ursache, sondern durch Ausgehen von quantitativ abgestuften Ursachen und dem Studium deren Wirkungen. Wir können das im Chromosom liegende Erbgut qualitativ und quantitativ erfassen, wir können die einzelnen Gene in verschiedenen gewollten Quantitäten zur Reaktion bringen und so die Wirkungsweise in ähnlicher Weise studieren, wie der Chemiker die ihm vorliegende Substanz, qualitativ und quantitativ. Das bedeutet aber nichts anderes als die Möglichkeit der Analyse der Dynamik der Genwirkung, das eigentliche Ziel des Zusammenwirkens von Genetik und Entwicklungsphysiologie.

Wenn wir jetzt imstande sind, eine Genwirkung durch eine bestimmte Quantität in ihrer Wirkungsweise gewissermaßen zu markieren, dann werden wir diese Wirkung eher durch den ganzen Organismus durch verfolgen können als bei der bisherigen Betrachtungsweise. Sie wird überall an den Stellen der Entwicklung besonders hervortreten, wo das betreffende Konstitutionselement gerade wieder in den Entwicklungsgang eingreift und diese Wirkung wird nicht durch Fehlen oder Vorhandensein, sondern durch abgestufte Wirkung festzulegen sein und dadurch erst wirklich studierbar werden. Besonders das Zusammenspiel der Erbinheiten wird so erst durchdringbar sein; während wir sonst einen festen unverrückbaren Komplex vor uns haben, von dem wir höchstens einen Teil ganz wegnehmen können, erreichen wir jetzt ein Studium durch Verstärkung oder Abschwächung und das führt uns gleich zu einem besonders entscheidenden Punkt.

Es mag möglich sein und ist sicher oft der Fall, daß ein Gen im Genbestand ganz fehlen kann und durch Spaltung auch zu eliminieren ist. Das ist aber doch nur dann denkbar, wenn es nicht entscheidend in die Lebensfähigkeit eingreift. Ist dies der Fall, werden wir einen Organismus ohne dieses Gen oder auch nur mit diesem, aber in stark veränderter Form, nicht lebensfähig erhalten und nicht studieren können. Daraus folgt wohl von selbst die Tatsache, daß die bisher meist studierten Gene der ersten Kategorie angehören und dort wo sie in die zweite übergehen, werden sie, fehlend oder verändert, letal wirken. Diese ganze Kategorie wird dann als Letalfaktor zusammengefaßt.

Gerade diese Gruppe umfaßt aber vielleicht alle die entscheidend eingreifenden Elemente, diejenigen die uns am Lebensprozesse und an der entscheidenden Ausgestaltung des Individuums beteiligt erscheinen. Dadurch, daß ich nicht im Gegensatz von Fehlen und Vorhanden oder in der Gegenüberstellung von Starkverändert und Normalvorhanden die Möglichkeit der Analyse habe, sondern den Gegensatz der quantitativen Stufen ein und desselben Elements zur Analyse verwende, werde ich gerade durch Ausnützung der Heteroploidie auch die Elemente analysieren können, die nicht in Allelomorphen lebensfähig sind und vor allem auch die, die verändert letal wirken. Darin erscheint mir die weittragende Bedeutung der Analyse heteroploider Experimente.

Gleichzeitig damit eröffnet sich hier aber auch ein langgesuchter Weg zum Studium der anderen Konstitutionselemente der Erbmasse, die nicht in den Chromosomen gelagert sind, vor allem des Plasmas (vgl. WINKLER [5]). Gerade an Experimenten mit Moosen ließ sich zeigen, daß Plasmaunterschiede vorhanden sind. Sie werden dann besonders klar, wenn es gelingt, *Kerngene* in der Wechselwirkung mit dem Plasma zu studieren, die nicht normal abgestimmt sind, sondern gerade sehr starke Dissonanzen zeigen. Je größer die Dissonanz, desto klarer die Wirkung. Mit einer großen Dissonanz steht aber, soweit wir jetzt wissen, Sterilität der Nachkommen, oft Lebensunfähigkeit vieler Spaltungsindividuen bei Kreuzung in Verbindung. Eine Analyse ist durch Spaltungsanalyse nicht möglich. Die quantitative Analyse heteroploider tritt aber gerade dann helfend hervor. Es ist möglich, ganz artfremde Kerngene im fremden Plasma einzulagern mit Hilfe der Polyploidie, und zwar in gewollten Stufen und damit auch zu einer Kenntnis der Plasmawirkung zu gelangen. Dadurch wird das Plasma nicht mehr zur genetischen Unbekannten, sondern zu einem erfaßbaren Teil der erblichen Konstitution. Es erscheint mir gerade in diesem Zusammenhang von ganz besonderer Bedeutung, daß uns WINKLER auch einen Weg gewiesen hat, bei dem verschiedene, vielleicht sehr verschiedene Plasmen zur Verschmelzung gebracht werden können und damit der Plasmaanalyse in Verbindung mit den anderen Möglichkeiten der experimentellen Heteroploidie ungeahnte Zukunftsmöglichkeiten entstehen.

#### Literatur.

(Es wurde nur eine Auswahl der wichtigsten Arbeiten, vor allem solcher, die zusammenfassend in die weitere Literatur einführen, zusammengestellt.)

AFZELIUS, K.: Embryologische und cytologische Studien in *Senecio* und verwandten Gattungen. Acta horti Bergiani 8, 129—219. 1924.

ARTOM, C. (1): Specie micropireniche e macropireniche del genere *Artemia*. Ricerche di morfol. 2. 1921.

— (2): Il significato delle razze e delle specie tetraploidi e il problema della loro origine. Riv. di biol. 3. 1921.

- BĚLAŘ, K.: Chromosomen und Vererbung. *Naturwissenschaften* 13. 1925.
- BELLING, J. (1): Homologous and similar chromosomes in diploid and triploid hyacinths. *Genetics* 1925, I.
- (2): The origin of chromosomal mutations. *Journ. of genetics* 15, 245 bis 266. 1925.
- (3): The origin of chromosomal mutations in *Uvularia*. *Ebenda* 15. 1925.
- and BLAKESLEE, A. F. (1): The Assortment of chromosomes in triploid *Daturas*. *Americ. naturalist* 56. 1922.
- — (2): The reduction division in haploid, diploid, triploid and tetraploid *Daturas*. *Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.)* 9. 1923.
- (3): The distribution of chromosomes in tetraploid *Daturas*. *Americ. naturalist* 58, 60—70. 1924.
- BLACKBURN, K. B.: Chromosomes and classification in the genus *Rosa*. *Ebenda* 59, 200—205. 1925.
- and HARRISON, J. W. (1): Genetical and cytological studies in hybrid roses. I. The origin of a fertile hexaploid form in the pimpinellifoliae—villosae crosses. *Brit. journ. of exp. biol.* 1, 557—570. 1924.
- — (2): A Preliminary Account of the Chromosomes and Chromosome Behavior in the Salicaceae. *Ann. of botany* 38, 361—379. 1924.
- BLAKESLEE, A. F. (1): The globe mutant in the Jimson Weed (*Datura-Stramonium*). *Genetics* 1921.
- (2): The Globe, a simple trisomic mutant in *Datura*. *Proc. of nat. acad. of sciences* 7. 1921.
- (3): Variations in *Datura* due to changes in chromosome number. *Americ. naturalist* 56. 1922.
- (4): Variation in Jimson Weed. *Proc. of the internat. congr. of eugenics, New York* 1. 1923.
- (5): Distinction between primary and secondary chromosomal mutants in *Datura*. *Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.)* 10, 111—116. 1924.
- and BELLING, J. (1): Chromosomal mutations in the Jimson Weed, *Datura Stramonium*. *Journ. of heredity* 15. 1924.
- — (2): The configuration and sizes of the chromosomes in the trivalents of 25-chromosome *Datura*. *Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.)* 10. 1924.
- and FARNHAM, M. E.: Inheritance in tetraploid *Daturas*. *Botan. gaz.* 76. 1923.
- — — BERGNER, D.: A haploid mutant in the Jimson Weed, „*Datura Stramonium*“. *Science* 55. 1922.
- and FARNHAM, M. E.: Trisomic inheritance in the Poinsettia mutant of *Datura*. *Americ. naturalist* 57. 1923.
- BLEIER, H.: Chromosomenstudien bei der Gattung *Trifolium*. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 64, 604—636.
- BOEDYN, K.: Die Gigas- und Deutergigasformen der Oenotheren. *Biol. Zentralbl.* 44. 1924.
- BONNIER, G.: Note on the so-called vermilion-duplication. *Hereditas* VII, 2. 1926.
- BORNHAGEN, H.: Die Regeneration (Aposporie) des Sporophyten von *Antipoceros laevis*. *Biol. Zentralbl.* 46. 1926.
- BORGERSTAM, E.: Zur Cytologie der Gattung *Syringa*. *Arch. für Botanik* 17. 1922.
- BOVERI, TH.: Zellenstudien. V. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. *Jena* 1905.



- BREMER, G. (1): Een cytologisch onderzoek aan eenige soorten en soortbastaarden van het geslacht *Saccharum*. Proefschr. s' Gravenhage 1921. III S.
- (2): The cytology of the sugar-cane. *Genetica* 6. 1924.
- (3): Die Cytologie van het Suiherriet. III. Bijdrage. Die Chromosomen bij primitive vormen van het geslacht *Saccharum*. Arch. Suikerindustrie Nederlandsch. Indie 16. 1924.
- BRIDGES, C. B. (1): The origin of variations in sexual and sex-limited characters. *Americ naturalist* 56. 1922.
- (2): Elimination of chromosomes due to a mutant (minute-N) in *Drosophila melanogaster*. Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) 11. 1925.
- (3): Haploidy in *Drosophila melanogaster*. *Ebenda* 11. 1925.
- (4): Sex in relation to chromosomes and genes. *Americ. naturalist* 59. 1925.
- CLAUSEN, J.: Increase of chromosome numbers in *Viola* experimentally induced by crossing. *Hereditas* 5. 1924.
- CLAUSEN, R. E. and GOODSPEED, T. H. (1): Interspecific Hybridisation in *Nicotiana*. II. A tetraploid *Glutinosa-Tabacum* Hybrid. An Experimental Verification of WINGES Hypothesis. *Genetics* 10. 1925.
- — (2): Inheritance in *Nicotiana Tabacum*. IV. The trisomic character „enlarged“. *Ebenda* 9. 1924.
- and MANN, M. C.: Inheritance in *Nicotiana Tabacum*. V. The occurrence of haploid plants in interspecific progenies. Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) 10. 1924.
- CORRENS, C.: Bastarde zwischen Maisrassen. *Bibl. botan.* 53. 1901.
- und GOLDSCHMIDT, R.: Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin 1913.
- DENHAM, H. J. (1): The cytology of the cotton plant. I. Microspore formation in Sea Island Cotton. *Ann. of botany* 38. 1924.
- (2): The cytology of the cotton plant. II. Chromosome number of Old and New-World cottons. *Ebenda* 38. 1924.
- DIGBY, L.: The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula* hybrids. *Ebenda* 36. 1912.
- ERNST, A.: Chromosomenzahl und Rassenbildung. *Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. zu Zürich* 67. 1922.
- FEDERLEY, H. (1): Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. *Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre* 9. 1913.
- (2): Bilden Chromosomenkonjugation, Mendelspaltung und Fertilität bei Speziesbastarden einen Dreibund? *Hereditas* 4. 1923.
- GATES, R. R. (1): The trisomic mutations of *Oenothera*. *Ann. of botany* 37. 1923.
- (2): Polyploidy. *Brit. journ. of exp. biol.* 1. 1924.
- (3): Species and Chromosomes. *Nature* 114. 1924.
- (4): Present problems of *Oenothera* research. Mem. publ. in honor of the 100th birth-day of J. G. MENDEL iss. by the Czech. eugen. soc. in Prague 1925.
- GERASSIMOW, J. J. (1): Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. *Zeitschr. f. allgem. Physiol.* 1. 1902.
- (2): Über die Größe des Zellkerns. *Beih. z. botan. Zentralbl.* 1904.
- GOEBEL, K.: Organographie der Pflanzen. I. Jena 1913.
- GOIDSCHMIDT, R. und PARISER, K.: Triploide Intersexe bei Schmetterlingen. *Biol. Zentralbl.* 43. 1923.
- GOODSPEED, T. H.: Parthenogenesis, parthenocarpy and phenospermy in *Nicotiana*. Univ. of California publ. in botany 5. 1915.

- GREGORY, R. P.: On the Genetics of tetraploid Plants in *Primula sinensis*. Proc. of the roy. soc. of London 87. 1915.
- HÅKANSSON, A.: Über die Chromosomenzahl einiger *Oenothera gigantea*-Pflanzen. Hereditas 5. 1924.
- HURST, CH. CH.: Experiments in Genetics. Cambridge 1925.
- ISHIKAWA, M.: Cytologische Studien von Dahlien. Botan. Mag. Tokyo 25. 1911.
- JOLLOS, V.: Selektionslehre und Artbildung. Jena 1922.
- KARPETSCHENKO, G. D.: Caryologische Studien über die Gattung *Trifolium* L. Bull. appl. botan. Petrograd 14. 1924/25.
- KIHARA, H. (1): Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit bes. Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. Mem. of the coll. of sciences of Kyoto 1. 1924.
- (2): Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. I. Jap. Journ. of botany 2. 1925.
- LEHMANN, E.: Die Gattung *Epilobium*. Bibliogr. genetica 1925.
- MARCHAL, EL. et EM.: Aposporie et sexualité chez les Mousses. I—III. Bull. de l'acad. roy. de Belgique 1907—1911.
- MARCHAL, EM.: Recherches cytologiques sur le genre *Amblystegium*. Bull. de la soc. roy. de botan. de Belgique 51. 1912.
- METZ, C. W.: Prophase chromosome behavior in triploid Individuals of *Drosophila melanogaster*. Genetics 10. 1925.
- MICHAELIS, P.: Über den Einfluß der Kälte auf die Reduktionsteilung von *Epilobium*. Planta 1. 1926.
- DE MOL, W. E. (1): De l'existence de variétés hétéroploïdes de l'*Hyacinthus orientalis* L. dans les cultures Hollandaises. Arch. néerland. des sciences exact. et nat., Ser. III B, 4. 1921.
- (2): On hypotriploid dwarf-hyacinths derived from triploid dutch Varieties through somatic variation. Proc. k. acad. v. wetensch., Amsterdam 24. 1922.
- (3): Die Veredelung der holländischen Varietäten von *Hyacinthus orientalis* L. und damit im Zusammenhang: einige Ergebnisse über Selbstbestäubung und Kreuzbestäubung bei diploiden mit heteroploiden Formen dieser Pflanzenart. Studia Mendeliana. Brünn 1923.
- (4): Het celkundig-erfelijk Onderzoek in Dienst gesteld van de Veredeling der Hyazinten, Narcissen en Tulpen. Genetica 7. 1925.
- MORGAN, L. V.: Polyploidy in *Drosophila melanogaster* with two attached X-chromosomes. Genetics 1925.
- TH. H., BRIDGES, C. B. u. STURTEVAUT, A. H.: The genetics of *Drosophila*. Bibliogr. genetica 2. 1925.
- MULLER, H. J. and DIPPEL, A. L.: Chromosome breakage by x-Rays and the production of eggs from genetically male tissue in *Drosophila*. Brit. Journ. of exp. biol. 3. 1926.
- v. OVEREEM, C.: Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. Beih. z. botan. Zentralbl. 39. 1920.
- SCHIEHMANN, E.: Die Phylogenie der Getreide. Naturwissenschaften 10. 1922.
- SCHRATZ, E.: Vergleichende Untersuchungen an uni- und bivalenten Laubmoosen. Biol. Zentralbl. 44. 1924.
- SCHWEIZER, J.: Polyploidie und Geschlechtsverteilung bei *Splachnum sphaericum* (L. fol.) SWARTZ. Flora 16. 1923.
- STOLZE, K. V.: Die Chromosomenzahlen der hauptsächlichsten Getreidearten nebst allgemeinen Betrachtungen über Chromosomen, Chromosomenzahl und Chromosomengröße im Pflanzenreich. Bibl. genetica 8. 1925.

- STOMPS, TH.: Erblichkeit und Chromosomen. Eine gemeinverständliche Darstellung. Jena 1923.
- TÄCKHOLM, G. (1): On the cytology of the genus *Rosa*. Svensk. botan. tidschr. 14. 1920.
- (2): Cytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta horti Bergiani 7. 1922.
- TAHARA, M.: Cytological studies on *Crysanthemum*. Botan. mag. Tokyo 29. 1915.
- TISCHLER, G.: Allgemeine Pflanzencaryologie. Berlin 1921/22.
- TSCHERMAK, E. und BLEIER, H.: Über fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 44. 1926.
- VOKOLEK, H.: Über Riesenwuchs bei einigen Formen der Gattung *Primula*. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 40. 1925.
- DE VRIES, H. und BOEDIJN, K.: Die Gruppierung der Mutanten von *Oenothera Lamarckiana*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 42. 1924.
- WARTH, G. (1): Über Fuchsien mit verschieden gestaltetem Pollen und verschiedener Chromosomenzahl. (Vorl. Mitt.) Ebenda 41. 1923.
- (2): Cytologische, histologische und stammesgeschichtliche Fragen aus der Gattung *Fuchsia*. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 38. 1925.
- v. WETTSTEIN, F. (1): Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrassen. Biol. Zentralbl. 43. 1923.
- (2): Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrassen. II. Ebenda 44. 1923.
- (3): Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 33. 1924.
- (4): Genetische Untersuchungen an Moosen. Bibliogr. genetica 1. 1925.
- WILSON, E. B.: The Cell in Development and Heredity. New York 1925.
- WINGE, OE.: The chromosomes, their numbers and general significance. Cpt. rend. laborat. Carlsberg 13. 1917.
- WINKLER, H. (1): Über das Wesen der Pfropfbastarde. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 28. 1910.
- (2): Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Botanik 8. 1916.
- (3): Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich. Jena 1920.
- (4): Über die Entstehung von genotypischer Verschiedenheit innerhalb einer reinen Linie. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 27. 1922.
- (5): Die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. Ber. d. deutsch. Ges. f. Vererbungswiss. 1923.
- v. WISSELINGH, C.: Über Variabilität und Erblichkeit. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 22. 1919/20.
- ZÄTTLER, F.: Vererbungsstudien an Hutpilzen (Basidiomyzeten). Zeitschr. f. Botanik 16. 1924.

# Der GOLGISCHE Binnenapparat. Ergebnisse und Probleme.

Von WERNER JACOBS, München.

Mit 6 Abbildungen.

## Einleitung.

Einen zusammenfassenden Bericht über den „GOLGISchen Binnenapparat“ vorzulegen, bedarf an und für sich keiner besonderen Begründung mehr. Die diesbezüglichen cytologischen Forschungen etwa der letzten 30 Jahre lassen es als erwiesen erscheinen, daß die genannte Zellstruktur in der Tat ein konstanter Bestandteil zum mindesten jeder nicht degenerativ veränderten tierischen Zelle ist. So ist es verständlich, daß schon des öfteren in zusammenhängenden cytologischen Werken (z. B. COWDRY in „General Cytology“ [5], WILSON in „The Cell in development and heredity“ [1]) der GOLGISCHE Binnenapparat als regulärer Zellbestandteil aufgefaßt und zum Teil auch monographisch behandelt wurde.

Einer Begründung aber bedarf es, schon jetzt, zwei Jahre nach dem Erscheinen von COWDRYS General Cytology, worin über den GOLGISchen Binnenapparat zusammenfassend abgehandelt ist, aufs neue zusammenfassen zu wollen. Es erscheint mir nützlich, ein wenig eingehender, als es COWDRY tut, und zugleich mit dem Blick auf einigermaßen bekannte und konstante Differenzierungsvorgänge innerhalb der Zelle das Problem zu beleuchten; dies vor allem auch deshalb, weil gerade im Verlauf der letzten drei Jahre sehr viele Arbeiten erschienen sind, die von COWDRY nicht mehr berücksichtigt werden konnten, und die immer wieder versuchen, über das Verhalten des GOLGISchen Binnenapparates in Beziehung zur Zellfunktion Klarheit zu erhalten. Und es hat den Anschein, als ob unser Forschen in dem vorliegenden Falle bis zu einem Punkte gekommen ist, der ein gewisses Zusammenfassen erlaubt, wobei allerdings das vorliegende Resultat, wie wir sehen werden, keineswegs hohe Befriedigung erwecken kann. Vielmehr scheint mir klar aus den bisherigen Forschungen hervorzugehen, daß der augenblicklich eingeschlagene methodische Weg, der freilich bis heute eine Anzahl guter Dienste geleistet hat, nicht mehr viel weiter führt und durch irgendeinen anderen ersetzt werden muß. Dies sei zur Begründung der vorliegenden Arbeit gesagt; den Beweis für die zuletzt

genannten Behauptungen hoffe ich im Laufe der Abhandlung erbringen zu können.

Es ist notwendig, kurz auf die Nomenklatur einzugehen. Denn vor kurzem hat KOPSCH (1) eine Arbeit veröffentlicht, in der er als neue Bezeichnung für unser Zellorgan den Namen „Binnengerüst“ oder „Endopegma“ vorschlägt; er hat auch unter dieser Bezeichnung in der 3. Auflage der „Enzyklopädie der mikroskopischen Technik“ (2) die Darstellungsmethoden aufgeführt. Es ist wahr, daß besonders zu Beginn dieses Jahrhunderts derselbe Strukturbestandteil der Zelle je nach Technik und Standpunkt des Forschers mit verschiedenen Namen bezeichnet wurde. Aber es ist nicht mehr nötig, darauf einzugehen, da die Meinungen hierüber heute als einigermaßen geklärt betrachtet werden können. Man hat sich angewöhnt, unsere Struktur im Deutschen mit dem Namen „GOLGIScher Binnenapparat“ zu bezeichnen, ein Ausdruck, der freilich in mancher Hinsicht ungünstig ist. Immerhin hat er den Vorteil, daß heute mit diesem Begriff ein cytologisch einigermaßen eindeutiger Inhalt verbunden ist, und es würde großer Vorsicht bedürfen, einen besseren an seine Stelle zu setzen. Mir scheint nun der Vorschlag von KOPSCH nicht allzu günstig zu sein, wenn er auch wohl versucht, dem Wesen der Struktur etwas gerechter zu werden, soweit dies heute möglich ist. Die oft gebrauchte Bezeichnung „Netz“ durch „Gerüst“ zu ersetzen, um damit den dreidimensionalen Charakter der Struktur hervorzuheben, dürfte wohl kaum nötig sein; denn im Ernst wird kaum jemand auch bei der Bezeichnung „Netz“ die Ausdehnung im Raum nicht beachten. KOPSCH betont ferner selbst, daß der Ausdruck „Gerüst“ für den GOLGI-Apparat von Evertibraten zumeist nicht zutrifft, und die für diesen Fall vorgeschlagene Bezeichnung „Pegmatosomen“ erscheint deshalb ungünstig, weil begrifflicherweise „Pegmatosomen“ nur Teile eines „Pegma“, eines „Gerüsts“, sein können; dies trifft aber für die Evertibraten zumeist nicht zu. Die größten Bedenken dürfte die Bezeichnung „Binnengerüst“ aber deshalb erregen, weil damit in dem Leser eine falsche Vorstellung von etwaigen statisch-mechanischen Funktionen der betreffenden Struktur hervorgerufen werden kann. Nach allem aber, was bisher über den GOLGI-Apparat bekannt ist, kommt gerade eine solche Funktion am wenigsten in Betracht; vielmehr ist immer wieder betont worden, daß wir uns den GOLGI-Apparat als einen sehr labilen Strukturbestandteil der Zelle vorzustellen haben (vgl. COWDRY [5]); wir werden weiterhin noch darauf zurückzukommen haben. Aus den angeführten Gründen werden wir nicht die von KOPSCH vorgeschlagene Bezeichnung einführen, sondern in Ermangelung einer besseren den altbekannten Ausdruck „GOLGIScher Binnenapparat“ oder um der Kürze willen „GOLGI-Apparat“ (abgekürzt G.A.) anwenden. Damit befinden wir uns zugleich in Übereinstimmung mit den meist gebrauchten Bezeichnungen ausländischer Autoren.

## I. Probleme der Morphologie des GOLGISCHEN Apparats.

Bevor wir zu der Besprechung dessen kommen, was uns hier in erster Linie interessiert: zu der Frage nach der Bedeutung des G.A. im Zelleben, müssen wir uns über die allgemeinsten morphologischen Eigenschaften des G.A. Klarheit verschaffen. Wir müssen versuchen, auf Grund der vorliegenden Tatsachen das rein statische Bild des G.A. zu konstruieren und müssen so die Vorbedingungen für die eigentliche Aufgabe erfüllen. Dies ist um so notwendiger, als noch heute über das rein statische „Wie“ des G.A. in gewissen Punkten gestritten wird; wir werden diese Kontroversen kennen lernen müssen. Zugleich aber werden wir erfahren, auf welchem Niveau der Erkenntnis wir jetzt stehen, und wieweit infolgedessen die Frage nach der Funktion des G.A. überhaupt gelöst werden kann.

### 1. Darstellungsmethoden und daraus sich ergebende Probleme.

Es ist praktisch, um im weiteren Wiederholungen zu vermeiden, zuerst kurz auf die Darstellungsmethoden des G.A. einzugehen. Wir berühren sofort einen sehr wunden Punkt in der ganzen Frage nach dem Wesen des G.A., wenn wir darauf hinweisen müssen, daß er in der lebenden Zelle fast niemals sichtbar ist. Zwar meinen einige wenige Autoren, ihn vital gesehen zu haben, als gesichert kann dies aber nur für die männlichen Sexualzellen von *Helix*-Arten gelten (KARPOVA, AVEL [3 u. 4]). Es hat sich in diesem Falle herausgestellt, daß das Vitalbild mit dem Bilde in der fixierten und gefärbten Zelle übereinstimmt. Bei *Helix* ist auch Vitalfärbung mit verschiedenen Farbstoffen gelungen; dies kann jedoch trotz mancher entgegengesetzten Ansichten (s. u.) nicht auch für andere untersuchte Zellarten gelten. Es ist auch kein Trost in diesem Unglück, wenn KARPOVA meint, die Teile des G.A. wären in den Untersuchungen in anderen Zellen lediglich wegen gewisser topographischer Eigentümlichkeiten übersehen worden. Neuerdings berichtet SOKOLOW in seinen Untersuchungen über die Spermatogenese der Pseudoskorpione, daß er bei *Obisium muscorum* Leach. den G.A. sehr deutlich ohne jede Färbung vital gesehen hat, und zwar in derselben Form, in welcher er im Imprägnationsbild erscheint. Es müßte bei weiteren Untersuchungen mehr als früher auf die Vitalbeobachtung Wert gelegt werden.

Wir gehen zu den Färbungsmethoden über. Wesentliche Vorbedingungen für ihr Gelingen ist eine geeignete Fixierung (siehe KOPFSCH [2]). Es hat sich ergeben, daß eine Darstellung der Strukturen des G.A. unmöglich ist, wenn an der Zusammensetzung des Fixiergemisches Stoffe wie hochprozentiger Alkohol, Chloroform, vor allem aber Essigsäure beteiligt sind. Als geeignete Fixierer kommen einerseits Formol, anderer-

seits Osmiumsäure, diese besonders in Verbindung mit Chromsalzen, in Betracht. Es ist überflüssig, hier genaue Rezepte zu wiederholen, wegen derer man in jedem einschlägigen Buch nachlesen kann; es soll nur das Wesentliche mitgeteilt werden.

Nach der Behandlung mit diesen Fixierern ist die mit nachfolgenden Methoden darzustellende Substanz offenbar für Stoffe wie Alkohol, Chloroform, Xylol u. ä. unlöslich gemacht, ist jedoch auch jetzt noch nicht oder nur selten sichtbar, wenn ja, dann in Form von hellen Stellen auf dem homogenen grauen Plasma.

Zur Sichtbarmachung bedient man sich der Imprägnation mit Osmium oder Silber, über deren genauere Handhabung hier ebenfalls nichts gesagt zu werden braucht. Mit einer Silbermethode arbeitete GOLGI; Verbesserungen dieser Darstellungsweise wurden von DA FANO und RAMON Y CAJAL ausgearbeitet. Einen wesentlichen Fortschritt bedeutete es, als KOPSCH fand, daß dieselben Zellstrukturen wie bei der Silberimprägnation durch langdauernde Behandlung der Gewebstücke mit Osmiumsäure dargestellt werden können. Er fixierte die Gewebe mit der Osmiumsäure selber und ließ den Fixierer dann längere Zeit einwirken. Heute pflegt man die langdauernde Behandlung mit Osmiumsäure an eine andere, geeignete Fixierung anzuschließen.

In beiden Fällen beruht die Sichtbarmachung der Strukturen wohl darauf, daß in ihnen die in den angewandten Stoffen vorhandenen Metallsalze (Silber bzw. Osmium) gespeichert, darauf reduziert, die Metalle als solche ausgefällt werden (bei Anwendung von Osmiumsäure wohl  $\text{OsO}_2$ , vgl. PARTINGTON und HUNTINGFORD). Der G.A. erscheint dann schwarz auf hellem Grunde.

Können diese Methoden als spezifisch für den G.A. angesehen werden? Es ist leider eine Tatsache, daß wir bisher zum Studium des G.A. auf diese spezialisierten und meist recht umständlichen Methoden angewiesen sind; und hinzu kommt noch, daß diese Methoden nicht als spezifisch anzusprechen sind. Sowohl mit Osmium als besonders mit Silber können mancherlei Zellstrukturen imprägniert werden, die auf Grund verschiedener Eigentümlichkeiten nicht mit dem G.A. identifiziert werden können. Wir müssen also nach weiteren, eigentümlicheren Charakteren des G.A. suchen, als es die Darstellungsmethoden sind. Um noch bei den letzteren zu bleiben, so ist zuerst die Differentialdiagnose unter den mit Metall imprägnierbaren Zellstrukturen in Hinblick auf den G.A. zu stellen.

Wir beginnen mit der Silberimprägnation und stellen fest, daß es wohl kaum einen Strukturbestandteil der Zelle gibt, der nicht gelegentlich mit Silber imprägniert werden könnte. Zur Identifizierung des G.A. ist es deshalb notwendig, verschiedene Umstände zu beachten. Man muß sich der ganz spezialisierten Methoden in genauester Weise bedienen; man muß andere Methoden zum Vergleich heranziehen; man

hat die morphologischen Eigentümlichkeiten des G.A. auf die wir noch kurz eingehen werden, in Betracht zu ziehen; man muß so viel Zelltypen als möglich untersuchen. Dies alles ist natürlich von den Untersuchern beachtet worden, und es ist so ermöglicht, mit einiger Sicherheit den G.A. von solchen Zellstrukturen zu scheidern, die als Anpassungen an spezielle Zellfunktionen aufzufassen sind. Wir erkennen aber doch den beschränkten Erkenntniswert gerade der Silberimprägnation und werden an anderer Stelle darauf zurückkommen. Die Diagnose wird noch dadurch besonders erschwert, daß sich herausgestellt hat, daß auch ein anderer konstant in jeder Zelle vorkommender morphologischer Bestandteil: die Mitochondrien, sehr oft bei den Darstellungsmethoden des G.A. imprägniert wird.

Diagnostisch wertvoller als die Silbermethoden sind die Osmiumsäuremethoden; sie können als spezifischer gelten. Daß auch Fett mit Osmiumsäure geschwärzt wird, kann kaum zu Verwechslungen Anlaß geben; denn 1. wird das Fett durch die Osmiumsäure sehr schnell, der G.A. aber sehr langsam gefärbt, 2. wird bei Behandlung der Schnitte mit Terpentin schnell die Fettschwärzung, langsam aber die G.A.-Schwärzung entfernt. Aber ebenso wie bei Silberimprägnation können auch mit Osmiumsäure sehr oft die Mitochondrien imprägniert werden; es ist deshalb hier die Stelle, kurz auf die aus diesem Verhalten sich ergebenden Fragen einzugehen.

Man betrachtet schon lange die Mitochondrien als einen konstanten Bestandteil jeder lebenden Zelle. Man ist zu ihrem Nachweis im Dauerpräparat zwar auch auf gewisse spezialisierte Färbemethoden angewiesen, ist aber nicht darauf beschränkt; denn die Mitochondrien sind schon ohne Färbung in der lebenden Zelle sichtbar und können ferner mit verschiedenen Farbstoffen supravital gefärbt werden (siehe COWDRY [5]). Sie haben also wesentliche, die Erkenntnis erleichternde Eigenschaften vor dem G.A. voraus. Trotzdem hat man immer wieder, bis in die jüngste Gegenwart hinein, versucht, einen Zusammenhang zwischen beiden Zellbestandteilen herzustellen, vor allem auf Grund des annähernd gleichen Verhaltens gegenüber Silber und Osmium. Besonders hat die Reaktion auf Osmium viele Autoren dazu veranlaßt. Dies wird noch um so verständlicher, wenn man bedenkt, daß in gewissen Fällen, z. B. in Geschlechtszellen von Insekten, mit fast allen Mitochondrienfärbungen auch der Binnenapparat dargestellt werden kann (NUSSBAUM). Man hat ferner gemeint, die Fähigkeit, sich mit bestimmten Vitalfarbstoffen (Janusgrün, Dahliaviolett, Cresylblau u. a.) zu färben, sei eine spezifische Eigenschaft der Mitochondrien. Nun ist aber der in den Samenzellen von *Helix pomatia* schon ohne Färbung vital sichtbare G.A. mit denselben Methoden vital färbbar wie die Mitochondrien (KARPOVA). Man nimmt heute allgemein an, daß die Imprägnierbarkeit, sowohl der Mitochondrien als des G.A., mit Osmium durch den Gehalt der be-



treffenden Substanzen an Lipoiden bedingt ist (vgl. SJÖVALL [1], NASSONOV [2—6], GIROUD [1, 2] u. v. a.). Aus der Färbbarkeit mit anderen Stoffen läßt sich recht wenig über die Natur der gefärbten Strukturen aussagen. Dazu sind wir in die Natur des Färbungsprozesses viel zuwenig eingedrungen. Dasselbe gilt für die Vitalfarben; es kann nur auf die Mitteilung von MOELLENDORFF (1, 2) hingewiesen werden, wonach den Mitochondrienfärbern, die also gelegentlich auch den G.A. anfärben, als gemeinsames Merkmal große Lipoidlöslichkeit zukommt. Es ist demnach durchaus verständlich, wenn immer wieder nach einem Zusammenhang zwischen Mitochondrien und G.A. gesucht wird. KARPOVA sagt deshalb auf Grund ihrer Studien an den männlichen Samenzellen von *Helix*, daß die Mitochondrien und die Diktyosomen (d. h. die einzelnen Elemente des G.A. bei Fehlen der Netzform) eine fast identische chemische Natur haben, und an anderer Stelle, daß die Elemente des G.A. nichts anderes als eine modifizierte Art Mitochondrien sind. Auf Grund von Untersuchungen an demselben Objekt kommen neuerdings PARAT und PAINLEVÉ (10) zu derselben Ansicht.

Doch sollten so weitgehende Ansichten nur mit großer Vorsicht geäußert werden. In den meisten Fällen ist es sehr gut möglich, beide Strukturen in ein und derselben Zelle nicht nur morphologisch und topographisch, sondern auch nach ihrem Verhalten gegenüber den Farbstoffen zu unterscheiden. Nach der Mehrzahl der Mitteilungen sind die Mitochondrien mit Osmium schwerer zu imprägnieren als der G.A. und mit Kaliumpermanganat leichter zu entfärben. Dann muß vor allem auch wieder auf die vitale Sichtbarkeit der Mitochondrien hingewiesen werden. Überhaupt ist die gleichzeitige Darstellung beider Strukturen besonders bei Anwendung von Mitochondrienmethoden viel seltener als die Darstellung der einen. Die Beobachtungen von KARPOVA bedürfen auch noch der Bestätigung an weiterem Material, bevor sich daraus weitgehende Schlüsse ziehen lassen.

Wir müssen uns darauf beschränken, zuzugeben, daß auf Grund des färberischen Verhaltens ein gewisser Zusammenhang zwischen Mitochondrien und G.A. nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist; doch fehlt für eine strikte derartige Behauptung bisher jeder Beweis, und Farbreaktionen können nicht den Ausschlag in einer solchen Frage geben. Andererseits ist in den allermeisten Fällen eine Verwechslung beider Strukturen unmöglich, ihr Verhalten im Zelleben schon nach dem heutigen Stand des Wissens ein recht verschiedenes. Es wird deshalb von der Mehrzahl der Forscher streng zwischen beiden Strukturen unterschieden. Eine Klärung dürfte nur durch eine Untersuchung mit anderer Methodik und an der Hand eines besonders geeigneten Materials möglich sein. Wir haben dies Problem deshalb erwähnt, weil es uns von bedeutender Wichtigkeit zu sein scheint. Andererseits berührt es die im zweiten Teil dieser Arbeit erörterten Fragen

wenig, da es sich dort um Fälle handelt, in denen eine eindeutige Identifikation des G.A. möglich ist.

Allein auf Grund der gebräuchlichen Imprägnationsmethoden ist also keine genaue Beantwortung der Frage „Was ist der G.A.?“ möglich. Es ist aber trotzdem ein Versuch gemacht worden, die gestellte Frage lediglich durch die Darstellungsmethode zu lösen. Diesen Versuch hat der französische Forscher PARAT und eine Reihe seiner Mitarbeiter unternommen. Sie begründen ihre Ergebnisse in erster Linie durch Versuche mit den Vitalfarbstoffen Neutralrot und Janusgrün und versuchen für die tierische Zelle dasselbe zu zeigen, was von DANGEARD und GUILLIERMOND (vgl. auch die Arbeiten von EMBERGER) in einer ganzen Reihe von Arbeiten an Pflanzen nachgewiesen wurde. Die Ergebnisse aller dieser Forscher können kurz folgendermaßen zusammengefaßt werden: In jeder Zelle, tierischen und pflanzlichen, können mit den genannten Vitalfarbstoffen innerhalb des Grundplasmas zwei charakteristische morphologische Bildungen nachgewiesen werden, ein „chondriome“ und ein „vacuome“; ersteres ist die Summe aller mit Janusgrün, letzteres die Summe aller mit Neutralrot vital färbbaren Strukturen. Wie können diese Ergebnisse mit den bisherigen G.A.-Forschungen in Zusammenhang gebracht werden? Untersuchungen an Pflanzenzellen (GUILLIERMOND, SANCHEZ [1]) hatten gezeigt, daß wenigstens in jungen Zellen das Vacuum mit G.A.-Methoden dargestellt werden kann, und man glaubt demnach in dem Vacuum dieser Zellen das Homologon des G.A. der tierischen Zellen gefunden zu haben. (Wir werden weiter unten noch hierauf zurückkommen.) PARAT und seine Schule verglichen nun an ihrem Tiermaterial die Vitalfärbungsbilder mit den gebräuchlichen Imprägnationsbildern für den G.A. und glauben auch bei tierischen Zellen das „vacuome“ mit dem bekannten G.A. identifizieren zu müssen. Da ferner der mit Neutralrot färbbare Vacuoleninhalt in keinem untersuchten Falle Lipoidreaktion gab, sprechend sie dem G.A. in seiner Substanz auch jede lipide Komponente ab. Der G.A. ist also nach ihrer Meinung ein System von Vacuolen, deren Inhalt, wohl aus kristallinen Lösungen bestehend, mit Neutralrot vital färbbar, und nach bestimmten Fixierungen mit Osmium oder Silber imprägnierbar ist; durch die Fixierung soll häufig Verschmelzung und Deformierung der Vacuolen stattfinden und dadurch ein von der Vitalfärbung etwas abweichendes, oft netzförmiges Bild entstehen, wodurch bisher die Identität beider Strukturen übersehen wurde.

Dies von PARAT und PAINLEVÉ geschaffene System hat zwar den Vorteil einer großen Einheitlichkeit; aber es steht in Widerspruch mit fast allen Ergebnissen anderer Forscher betreffs der Art des G.A. Es wird deshalb durchweg abgelehnt, nicht nur von solchen Forschern, die sich anderer Methoden bedienen (BOWEN [15]), sondern auch von solchen, die genau dieselben Methoden anwandten wie PARAT und PAINLEVÉ (AVEL, verschiedene Arbeiten). Und es liegen in der Tat schwerwiegende Bedenken vor, auf die kurz hinzuweisen ist.

1. Was wissen wir vom Wesen der Neutralrotfärbung? Durch die Vitalfärbungsversuche von v. MOELLENORFF (1) ist wohl erwiesen, daß von basischen Farbstoffen — Neutralrot ist ein basischer Farbstoff — im Gegensatz zu den sauren Farbstoffen nur schon in der Zelle präformierte Granula angefärbt werden, wobei wir mit dem Begriff „Granulum“ keine bestimmten physikalischen oder chemischen, lediglich morphologische Charaktere zu verbinden haben. Also über die chemische Natur der gefärbten Gebilde kann auf Grund der Färbung nichts ausgesagt werden. Es ist in erster Linie wohl das Bedürfnis, einer allgemein auftretenden Zellkomponente wie dem G.A. eine einheitliche Struktur zuzuschreiben, wenn PARAT dem Vacuoleninhalt die Eigenschaften einer kristallinen Lösung zuspricht. Ganz offenbar können chemisch ganz heterogene Dinge mit Neutralrot gefärbt werden, wie einerseits daraus geschlossen werden kann, daß v. MOELLENORFF nichts Bestimmtes hierüber aussagt, andererseits auch aus der Betrachtung des von PARAT und seinen Mitarbeitern verwendeten, sehr verschiedenartigen Zellmaterials und aus den Ergebnissen etwa der Vitalfärbungsversuche von AVEL. Direkt entgegen den landläufigen und berechtigten Anschauungen vom Wesen des G.A. läuft es, wenn v. MOELLENORFF (1) zu dem Schlusse kommt, „daß die durch die basischen Vital- und Supravitalfärbungen dargestellten Granula passive eingelagerte Substanzen sind, denen besondere aktive Eigenschaften für die Funktionen der Zelle nicht zugesprochen werden können“ (S. 491).

2. Was ergibt sich aus dem Vergleich der Vitalfärbungsbilder mit den Metallimprägnationsbildern? Die Betrachtung der von PARAT und seinen Mitarbeitern veröffentlichten Abbildungen lehrt ohne Zweifel, daß die mit Neutralrot färbbaren Vacuolen in einen gewissen topographischen Zusammenhang mit den Metallimprägnationsstrukturen stehen. Aber offenbar sind es in der Mehrzahl der Fälle nicht die Vacuolen selbst, die imprägniert sind, sondern die *zwischen* diesen liegenden Zellteile. Diese Tatsache ist gelegentlich auch von den Autoren selbst notiert worden. Unsere Beobachtung stimmt überein mit den Ergebnissen von AVEL, nach denen nur in den seltensten Fällen ein Niederschlag von metallischem Silber oder Osmium innerhalb der vital gefärbten Vacuolen vorkommt, die imprägnierten Strukturen im Gegenteil vollkommen unabhängig von den Vacuolen sind. Die französischen Forscher haben auch Drüsenzellen für ihre Studien benutzt, und es kann kaum zweifelhaft sein, daß die vital gefärbten Vacuolen in solchen Fällen zumeist mit den Sekretvacuolen identisch sind. Wie aus vielen Untersuchungen hervorgeht (NASSONOV [2, 3, 6], BOWEN [8, 11, 17, 18], MORELLE) liegen aber diese Vacuolen in engster Nachbarschaft des G.A. Es gibt auch noch einen anderen Fall, in dem mit Neutralrot färbbare Substanz in engster Beziehung zu den Elementen des G.A. steht: In den Spermatozyten und Spermatoziden ist jedes Ele-

ment des G.A. mit einer nicht imprägnierbaren Substanz vergesellschaftet, die man in ihrer Gesamtheit die „idiosomatische Substanz“ nennt (siehe weiter unten). Aus den Untersuchungen von KARPOVA und AVEL bei *Helix* geht nun hervor, daß anscheinend diese Substanz, ganz oder zum Teil, mit Neutralrot färbbar ist, zugleich aber so eng mit den Teilen des G.A. verbunden ist, daß auch durch Zerdrücken der Zelle eine Trennung beider unmöglich ist. —

Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß das „vacuome“ von PARAT und PAINLEVÉ nicht mit dem durch Metallimprägnation nachweisbaren G.A. identisch ist, worauf auch BOWEN (15) in einer seiner neuesten Arbeiten ohne weitere Begründung kurz hinweist.

3. Welche chemische Zusammensetzung hat der G.A.? Wir hörten schon, daß vor allem auf Grund seines Verhaltens gegen Osmiumsäure der Substanz des G.A. lipoider Bestandteile zugeschrieben werden; und wir weisen auch noch auf das Wenige hin, was v. MOELLENDORFF von den Eigenschaften der Farbstoffe sagt, die nach den Untersuchungen von KARPOVA sowohl Mitochondrien als G.A. vital färben: auf ihre starke Löslichkeit in Lipoiden. KARPOVA fand ferner in den von ihr untersuchten männlichen Sexualzellen von *Helix*, daß sowohl die Mitochondrien als der G.A. mit den Lipoidreaktionen von DIETRICH-SMITH, LORRAIN-SMITH und CIACCIO dargestellt werden konnten. Nach den Mitteilungen von ESCHER kommt nun der Osmiumsäure eine recht große Bedeutung für die Erkennung fettartiger Substanzen zu, wenn auch nicht vernachlässigt werden darf, daß eine Reduktion auch durch andere als Fettstoffe möglich ist; dies ist für die Handhabung der Imprägnationstechnik von großer Bedeutung. Wir wissen andererseits, daß gelegentlich der G.A. auch mit Mitochondrienfarbstoffen darstellbar ist. Die meisten dieser Methoden sind aber ihrem Wesen nach nichts anderes als Methoden zur Unlöslichmachung und darauffolgenden Färbung von lecithinartigen Substanzen (vgl. ESCHER). Überblicken wir dies alles, so weisen die verschiedenen Verhaltensweisen des G.A. sowohl wie der Mitochondrien daraufhin, daß lipoidartige Bestandteile an dem Aufbau der Strukturen zum mindesten stark beteiligt sind, wie immer wieder von verschiedensten Untersuchern betont ist (WEIGL, NUSSBAUM, COWDRY, NASSONOV, KARPOVA, BOWEN u. v. a.)<sup>1)</sup>. Beachten wir andererseits, daß nach den Untersuchungen von v. MOELLENDORFF ein so glänzender Granulafärber wie Neutralrot sich gerade durch seine starke Lipoidunlöslichkeit auszeichnet und daß PARAT und seine Mitarbeiter ihrem Vacuominhalt gerade keine lipoiden Bestandteile zuschreiben, so erscheint es auch von diesem Gesichtspunkt aus als un-

<sup>1)</sup> Die gelegentlich auch mitgeteilten fehlgeschlagenen Versuche, den G.A. mit Lipoidmethoden darzustellen, müssen erwähnt werden; es dürfte aber in diesem Falle prinzipiell einem negativ ausgefallenen Versuche nicht die Wichtigkeit zuzuschreiben sein wie sonst in einem Experimente.

zweifelhaft, daß das Vacuum der französischen Forscher mit dem bekannten G.A. nicht identifiziert werden kann.

In einer neueren Arbeit, die über Untersuchungen an männlichen Sexualzellen von Pulmonaten berichtet, haben übrigens PARAT und PAINLEVÉ (10) selber die Einheitlichkeit ihres Theoriengebäudes erheblich erschüttern müssen. Sie stellten fest, daß die sogenannten PLATNERSchen Fäden, die nichts anderes als den G.A. dieser Zellen darstellen, sich nicht nur mit Janusgrün färben lassen, sondern auch auf die Lipoidreaktionen von SMITH-DIETRICH und CIACCIO positiv reagieren. Damit sind auch von dieser Seite die Beobachtungen von KARPOVA bestätigt. Wie schon gesagt, stellen PARAT und PAINLEVÉ die PLATNERSchen Fäden daher zum Chondriom. Das Vacuum haben sie zwischen diesen Fäden gefunden. In diesem Falle decken sich die Begriffe „Vacuum“ und „G.A.“ also auch in der Darstellung von PARAT und PAINLEVÉ nicht mehr: denn mit Metallimprägnation wird dann nicht mehr ihr „Vakuom“ dargestellt.

Wir müssen also den Versuch von PARAT und PAINLEVÉ, den G.A. durch eine einfache Methode morphologisch eindeutig zu fassen, als verfehlt ansehen. Die Betrachtung der gebräuchlichen Techniken zur Darstellung des G.A. hat aber gezeigt, daß lediglich auf ihrer Basis eine scharfe Definition ebenfalls unmöglich ist. Es muß also nach anderen Kriterien für eine genauere Bestimmung des G.A. gesucht werden.

In der Tat mußten wir schon auf andere Eigentümlichkeiten des G.A. hinweisen, auf die nunmehr kurz einzugehen ist.

## 2. Probleme der Gestalt und Struktur des GOLGI-Apparates. Untersuchungen an tierischen Zellen.

GOLGI entdeckte den Binnenapparat in Ganglienzellen der Eule. Er fand ihn hier als ein Netz von anastomosierenden Fäden, das den Kern rings umgibt, ohne mit ihm in direkte Verbindung zu treten, das aber die peripheren Teile des Zellkörpers freiläßt. Er nannte das von ihm entdeckte Gebilde nach seiner Form: „apparato reticolare interno“. Die weiteren ausgebreiteten Untersuchungen an Wirbeltiergeweben verschiedener Art förderten auch fast überall einen typischen „Netz“-apparat zutage, so daß diese auf die morphologische Gestalt gegründete Bezeichnung ihre Berechtigung zu haben schien. Sobald aber auch die Gewebe der Wirbellosen in die Untersuchung gezogen wurden, ergab sich, daß die mit den Silber- bzw. Osmiummethoden darstellbaren Strukturen durchaus nicht immer in Netzform aufzutreten brauchen. Man findet hier zumeist isolierte schwarze Fäden oder Ballen, deren Größe und Verteilung in der Zelle je nach Gewebe und Tierart stark wechselt. Und auch in Wirbeltierzellen tritt, vielleicht als Ausdruck eines bestimmten Funktionszustandes, nicht immer Netzform auf (CORTI [2]). Heute kann infolgedessen nicht mehr von einem „Netzapparat“ gesprochen werden; man gebraucht indifferente Bezeichnungen

wie „GOLGI-KOPSCHE-Apparat“ oder „Binnenapparat“, worunter dann in jedem Fall die Summe der einzelnen mit Silber oder Osmium imprägnierten, von den eventuell ebenfalls imprägnierten Mitochondrien durch morphologische und topographische Eigentümlichkeiten meist gut unterscheidbaren Zellbestandteile zu verstehen ist.

Falls ein netzförmiger G.A. vorliegt, ist eine Unterscheidung von den meist zarten, fädigen oder granulierten Mitochondrien morphologisch ohne Schwierigkeit möglich. Bei der diffusen Form des G.A. ist der Unterschied nicht ganz so auffallend; doch sind seine einzelnen Elemente in der Regel größer und anders gestaltet als die Mitochondrien. Hinzu kommen noch die topographischen Unterschiede: Der G.A. bevorzugt die centralen, in Kernnähe gelegenen Teile der Zelle, der netzförmige Apparat nimmt oft sogar eine streng polare Lage ein zwischen Kern und einer irgendwie ausgezeichneten Seite der Zelle — z. B. in Drüsenzellen zwischen Kern und Drüsenlumen —. Die Mitochondrien dagegen liegen besonders reichlich in den peripheren Zellteilen.

Wir müssen kurz auf die immer noch strittige Frage hinweisen wieweit insbesondere der netzförmige G.A. Ausdruck einer vital wirklich in dieser Form vorhandenen Struktur oder eines Produktes technischer Behandlung ist. Die Lösung dieser Frage ist durch die vitale Unsichtbarkeit des G.A. ungemein erschwert. SJÖVALL (1) untersuchte den G.A. in Spinalganglien vom Huhn. Um die Wirkung der Fixierung auf den G.A. festzustellen, vergleicht er ihn mit den Myelinscheiden der Nerven. In derjenigen Schicht des Präparates, in welcher die Scheiden am besten erhalten sind, soll auch der G.A. seine natürlichste Form bewahrt haben. Er findet bei Anwendung der Methode von KOPSCHE, daß dies dort der Fall ist, wo der G.A. überhaupt nicht imprägniert ist, d. i. in den peripherischen Schichten des Präparates. Aus weiteren systematischen Untersuchungen zieht er nun den Schluß, daß der G.A. in der lebenden Zelle *metamikroskopisch* vorhanden ist, daß jedoch zu seiner Imprägnation mit Osmium eine vorangehende Quellung notwendig ist; diese Quellung soll durch das im Fixierer vorhandene Wasser besorgt werden. SJÖVALL erkennt also *metamikroskopisch* eine Netzform des G.A. an.

MORELLE glaubt, bei seinen Untersuchungen an Pancreaszellen verschiedener Tiere unter Anwendung der Methode von KOLATČEV (Fixierung nach CHAMPY, Imprägnation mit Osmium) gerade die centralen Partien des Objekts am lebenswahrsten imprägniert zu haben; als Maßstab dient ihm der Erhaltungsgrad der Mitochondrien in derselben Zelle. Auch bei ihm ist die Imprägnation minimal. Doch schreibt er dem G.A. einen ganz anderen Bau zu als SJÖVALL: Er faßt ihn als eine ziemlich kompakte, nicht netzförmig verzweigte Masse einer ursprünglich nicht imprägnierbaren Substanz auf und hält die imprägnierten Fäden für technisch bedingte Schädigungen an der Oberfläche

dieser Masse. Ein Vergleich zwischen diesen beiden extremen Ansichten ist kaum möglich, da die Methoden und das Material verschieden sind. Doch wirkt die Darlegung von MORELLE wenig überzeugend bei Vergleich mit allen vorliegenden Arbeiten an demselben Material. Die graue Masse („tache plus ou moins alveolaire, teinte en gris par l'acide osmique“, S. 286 [3]), auf der die Fäden des G.A.-Netzes liegen sollen, hat in Drüsenzellen außer ihm niemand gesehen. Und es ist auch fraglich, ob die Erhaltung der Mitochondrien ein Maßstab für die des G.A. ist. Andererseits ist es schwer, die von SJÖVALL geäußerte Ansicht in vollem Umfange in Übereinstimmung mit gewissen rhythmischen quantitativen Veränderungen des G.A. bei verschiedenen Funktionszuständen der Zelle zu bringen. Es scheint doch, als wenn die Quellung des G.A. bei der Fixierung nicht in dem Maße eine Rolle spielt, wie SJÖVALL es annimmt. Der Vergleich mit der Markscheidensubstanz dürfte auch ebensowenig präzise durchführbar sein wie der von MORELLE mit den Mitochondrien. Bis von berufener, etwa kolloidchemischer Seite, die Frage einer Lösung näher geführt wird, ist es unerläßliche Voraussetzung für jede Untersuchung, die sich mit der Funktion des G.A., wie wir ihn jetzt kennen, befaßt, die Technik auf das peinlichste genau gleichmäßig zu gestalten. Hierhin gehört Gleichmäßigkeit der Objektgröße und aller angewandten Zeiten und Temperaturen. Auch in den neuesten Arbeiten scheint mir dieser Umstand zu wenig beachtet zu sein, denn er ist nirgendwo stark betont worden.

Wir übergehen hier die Diskussion über die verschiedenen Ansichten darüber, ob der G.A. ein System von Kanälchen ist oder nicht (cf. CAJAL, CORTI [2], COWDRY [5]); denn nach dem Stand unserer Erfahrung über den morphologischen Charakter der imprägnierten Substanz halte ich einen Streit für fruchtlos und eine Entscheidung heute für unmöglich. Es sei auch nur kurz auf das Verhältnis der HOLMGRENSchen Trophospongien zu unserm G.A. hingewiesen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß in den Fällen, in denen eine Kommunikation der Trophospongienkanälchen mit der Außenwelt der Zelle nicht eindeutig nachgewiesen ist, zumeist beide Strukturen miteinander zu identifizieren sind. Nur, wenn die Verbindung mit der Außenwelt erwiesen ist, haben wir es mit echten Trophospongien zu tun. Die typischen Kanälchenbilder der Trophospongien lassen sich leicht auf die Art der Fixierung zurückführen.

Aber eine die Morphologie des G.A. betreffende Frage muß noch erörtert werden: *Ist der G.A. morphologisch homogen oder heterogen?* Diese Frage mag sehr auffallen, aber es liegt eine Reihe von guten Beobachtungen vor, die die zweite Möglichkeit diskutabel macht.

I. HIRSCHLER (4) stellt vor allem auf Grund seiner Untersuchungen an Embryonalzellen von *Limnaea stagnalis* die Hypothese auf, daß der G.A. stets aus zwei Komponenten bestehe: aus einem nicht imprägnierbaren „Apparatinhalt“ und einer diesen umgebenden, imprägnierbaren,

also lipoidoferen „Apparathülle“. Er findet, daß in dem von ihm untersuchten Fall der G.A. aus einzelnen Brocken besteht, und daß jedes einzelne von diesen Körperchen nicht kompakt, sondern lamellös gebaut ist, meist ein kleines Schälchen oder eine Hohlkugel darstellt, von der eben nur die Hülle imprägniert ist. HIRSCHLER findet auch an anderen Objekten Stützen für seine Ansicht und spricht allgemein auch dem netzförmigen G.A. diese Doppelnatur zu; er hält die Apparathülle für eine Membran, die die Aufgabe hat, den Apparatinhalt von dem umgebenden Plasma zu isolieren. Später wurde die von HIRSCHLER geäußerte Ansicht ganz ähnlich von HYMAN formuliert, der an den G.A.-Körperchen zwischen einer centralen „chromophoben“ und einer peripheren „chromophilen“ Substanz unterscheidet; doch sollen beide nicht immer aneinander gebunden sein, sondern auch isoliert vorkommen können. Der hypothetische Charakter dieser Feststellungen ist zu groß, als daß darüber zu diskutieren wäre. Ohne Zweifel tritt aber die von HIRSCHLER beobachtete und sehr instruktiv abgebildete Form des G.A. vor allem bei Wirbellosen auf, anscheinend vorwiegend in embryonalen Zellen. HIRSCH und JACOBS fanden diese Form in den wenig differenzierten Zellen, die das blinde Ende in den Schläuchen der Mitteldarmdrüse von *Astacus* bilden. Aber eine Verallgemeinerung, wie HIRSCHLER sie vorschlägt, ist auf Grund des vorliegenden Materials insbesondere von Wirbeltieren nicht möglich.

2. Vor allen Dingen aus Beobachtungen über das Verhalten des G.A. bei der Spermiogenese hat sich ergeben, daß der G.A. hier stets vergesellschaftet mit einer nicht imprägnierten, aber vom umgebenden Plasma meistens deutlich zu unterscheidenden Substanz vorkommt (Abb. 1, S. 380); der G.A. liegt in der Regel in Form von einzelnen Brocken, aber als fast homogene Hülle auf dieser zu einem Klumpen zusammengeballten Substanz, die man Idiosom nennt, und die, wie sich herausgestellt hat, nichts mit dem Centrosom und der Herausbildung der achromatischen Teilungsfigur zu tun hat<sup>1)</sup>. Vielmehr steht

<sup>1)</sup> CORTI (2) stellt auf Grund seiner Untersuchungen an Magen- und Darmepithelzellen und auf Grund von Untersuchungen anderer Autoren über Samenzellenentwicklung die These auf, Idiosom und Centriol gehörten eng zusammen, und zu diesem Komplex gehörten auch die sog. „corpuscoli periferici dell'idiosoma“; in den Spermatiden würde letzteren also das entsprechen, was sonst in den letzten Jahren als der G.A. dieser Zellen bezeichnet wurde. Ich glaube nicht, daß die an sich sehr interessanten, aber wie mir scheint recht spärlichen Beobachtungen und Abbildungen von CORTI über derartige Körper in Darm- und Magenepithelzellen schon zu einem Vergleich mit den oft und gut untersuchten männlichen Geschlechtszellen herangezogen werden können. Auf jeden Fall ist die Frage des Interesses wert. Aber ich finde keinen Anlaß, auf Grund der bisherigen Beobachtungen von CORTI die bis jetzt in den meisten Fällen geäußerte Ansicht über den G.A. in der Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen (S. 377 ff.) im Prinzip zu verändern.



sie in engster Beziehung zum G. A. ; denn wenn dieser mit seinen einzelnen Teilen sich in der Zelle zerstreut, wie es in einzelnen Fällen beobachtet wurde, wie es stets aber bei der Zellteilung eintritt, dann wird auch die idiosomatische Substanz aufgeteilt, und zwar, wie es scheint, aber nicht immer gesehen ist, so, daß jedes GOLGI-Körperchen sein Teil von ihr mitbekommt. Nach den Beobachtungen von AVEL und KARPOVA an den männlichen Sexualzellen von *Helix* haben anscheinend die Idiosomsubstanz oder Differenzierungen in ihr die Fähigkeit, sich mit Neutralrot zu färben; und beim Zerquetschen solcher gefärbten Zellen zeigt sich, wie schon einmal erwähnt, daß eine mechanische Trennung der GOLGI-Körperchen und der gefärbten Substanz nicht möglich ist. So ist es verständlich, wenn BOWEN folgende Definition aufstellt: „GOLGI-body“ = „GOLGI-rodlet“ + „idiosmic material“, und beide für eine Einheit hält.

3. Bei seinen recht genauen Untersuchungen über die Spermatogenese der Pseudoskorpione hat SOKOLOW, der sich der Osmierungsmethode von KOLATSCHEW bediente, regelmäßig zwischen einer „osmiophilen“ und einer „osmiophoben“ Substanz unterscheiden können; hierbei ist zu beachten, daß immerhin auch die osmiophobe Substanz durch das Osmium noch dunkler gefärbt ist als das umgebende Plasma, aber bedeutend heller als die tiefschwarze osmiophile Substanz. Die räumliche Lage dieser beiden Substanzen zueinander ist bei den beiden untersuchten Tieren (*Obisium* und *Chelanops*) verschieden, ebenso auch bei ein und demselben Tier auf verschiedenen Entwicklungsstadien. Oft erscheint die osmiophile Substanz in der osmiophoben in Form kleinster Granula eingebettet. SOKOLOW kommt daher zu dem Schluß: „... besteht ... eine Konstanz in dem allgemeinen Aufbau sowohl der Elemente als auch des gebundenen (d. i. kompakten, d. Ref.) Apparates selbst aus zweierlei Substanzen: einer osmiophilen und einer osmiophoben; es variiert nur ihre gegenseitige Verteilung“ (S. 665). Eine Homologisierung von „osmiophober“ mit „idiosomatischer“ Substanz führt SOKOLOW nicht durch. Seine Beobachtungen sind durch Abbildungen gut belegt.

4. Es liegen auch aus anderen Zellarten einige Beobachtungen vor, daß der G. A. mit einer anderen, nicht imprägnierbaren Substanz vergesellschaftet ist. Hierhin gehört z. B. die oben schon angedeutete Behauptung von MORELLE, daß in Pancreaszellen verschiedener Tiere die imprägnierten Fäden und Stäbchen des G. A. auf der Peripherie einer vom umgebenden Plasma morphologisch zu unterscheidenden, nicht imprägnierten Substanz liegen. Er hält die imprägnierten Strukturen überhaupt für durch die Fixierung hervorgerufene Alterationen dieser Substanz. Diese an sich sehr interessante Mitteilung muß aber fürs erste sehr kritisch betrachtet werden. Nach den Mitteilungen MORELLES ist nicht klar, ob die Technik der Untersuchung wirklich einwandfrei ist. Auch sind die Pancreaszellen schon oft

Gegenstand solcher Untersuchungen gewesen, und niemals haben die Ergebnisse zu solchen wie MORELLES Behauptungen Anlaß gegeben. BOWEN berichtet in einer seiner neuesten Arbeit (15) sogar, daß es ihm trotz mühevollen Suchens nach einer solchen Substanz niemals gelungen ist, sie zwischen den Maschen des G.A. zu finden. Und das diesem Forscher zur Verfügung stehende Material ist zweifelsohne groß.

Wir sind also nicht imstande, ganz allgemein dem G.A. eine Doppelnatur zuzuschreiben, sondern müssen uns auf das Registrieren der beobachteten Sonderfläche beschränken. Ich wage es auch nicht, den HIRSCHLERSCHEN „Apparatinhalt“ mit der „idiosomatischen Substanz“ zu homologisieren. Wahrscheinlich sind sehr verschiedenartige Gebilde als „Apparatinhalt“ bezeichnet worden. Und es bleibt bei der ganzen Frage nach der Heterogenität des G.A. als nicht zu unterschätzende Fehlerquelle immer unsere Unkenntnis der Vorgänge bei der Fixierung bestehen. Aber es ist durchaus nützlich, im Hinblick auf die Funktion des G.A. die strittige Frage im Auge zu behalten.

Überblicken wir, was über die Darstellungsweisen, Morphologie und ganz kurz über die Chemie des G.A. gesagt wurde, so wird als Haupt-eindruck der haften bleiben, daß wir weit davon entfernt sind, auch in den einfacheren Fragen schon volle Klarheit zu besitzen. Schuld daran sind in erster Linie die Mängel der Untersuchungstechnik. *Woran wir uns immer wieder zu halten haben, ist der Umstand, daß den gleichförmigen Ergebnissen verschiedener Untersucher auch bei Anwendung verschiedener Techniken an demselben Material etwas Reales zugrunde liegen muß; und daß dieser „Substanz“, wie wir es wohl fassen können, in der Tat irgendeine fundamentale Bedeutung für das Zelleben zukommen muß.* Dafür spricht ihre weite Verbreitung im Organismenreich. Darauf braucht heute kaum mehr hingewiesen zu werden. Doch müssen auch hier die strittigen Grenzfälle erwähnt werden. Ist jeder lebenden Zelle ein G.A. zuzuschreiben? Da es bisher noch nicht präzise möglich ist, eventuelle Zustandsänderungen des G.A. technisch einwandfrei zu fassen, können wir heute lediglich sagen: Dort ist ein G.A. vorhanden, wo er mit den jetzigen Methoden tatsächlich dargestellt ist. Da zeigte sich, daß *fast jede Metazoen-Zelle einen G.A. hat.* Ausgenommen sind solche Zellen, die baldigem Tode geweiht sind; z. B. kernlose Erythrocyten, verhornte Epithelzellen; in *reifen* Spermatozoen ist nicht bei allen untersuchten Tierformen ein G.A. gefunden; auf jeden Fall ist er noch in den Spermatiden vorhanden (siehe Abschnitt Spermatogenese). Bei einer Anzahl Protozoen ist er ebenfalls festgestellt (siehe Arbeiten von FAURÉ-FREMIET [1], HIRSCHLER [2, 5], JOYET-LAVERGNE, NASSONOV [4, 5]).

### 3. Der GOLGI-Apparat in Pflanzenzellen.

Man ist versucht, zu fordern, daß auch bei Pflanzenzellen ein G.A. vorhanden ist, wo doch z. B. ebenso wie in tierischen Zellen ein

wohlausgebildetes Chondriom zu finden ist. Eine Reihe von Untersuchern (GUILLIERMOND, SANCHEZ, COWDRY u. a.) glauben in der Tat in den Anfängen des Vacuolensystems junger Meristemzellen ein Homologon zum tierischen G.A. gefunden zu haben. Zu diesem Schlusse führten einerseits cytologische Untersuchungen bei Anwendung von G.A.-Methoden, andererseits gewisse Vorstellungen über die morphologische Natur des G.A., dem man besonders auf Grund der Trophospongienuntersuchungen Kanälchencharakter zuschrieb. Hierzu kamen noch die oben erwähnten Anschauungen von DANGEARD und PARAT-PAINLEVÉ über das „vacuome“ in Pflanzen und Tierzellen. Wir haben uns oben mit letzteren auseinandergesetzt, können also in Übereinstimmung mit BOWEN (15) auf Grund der „vacuome“-Forschungen sagen, daß das Vacuolensystem der Pflanzenzellen selbst wohl nicht dem G.A. der tierischen Zellen entspricht. Ob nun in der Umgebung der Vacuolen der G.A. der Pflanzenzellen zu suchen ist, bleibt bisher ganz fraglich. Besonders erschwert wird die Homologisierung durch die geringe Zahl der von botanischer Seite vorliegenden Arbeiten, und vor allem dadurch, daß anscheinend nur Silberimprägnationsmethoden angewandt wurden. Wir wissen nicht, wieweit sie für die Pflanzenzellen spezifisch sind. BOWEN lehnt die ganze „vacuome“-Lehre ab. In der Überzeugung, daß auch in der Pflanzenzelle ein G.A. vorhanden ist, sucht er ihn anderswo als in dem Vacuolensystem. Er knüpft an die Untersuchungen vor allem von GUILLIERMOND an, der zwei Arten von Chondriosomen annimmt: 1. Chondriosomen, die den plastosomalen Anteil der Pflanzenzelle bilden, also mehr oder weniger in Beziehung zur Photosynthese stehen; 2. Chondriosomen mehr ursprünglichen Charakters, die undifferenziert bleiben und den Mutterboden für eventuelle Differenzierungen bilden (siehe die Arbeiten von GUILLIERMOND, NOEL und MANGENOT).

BOWEN erörtert rein spekulativ die Möglichkeit, daß in einem von diesen beiden Anteilen des Chondrioms das Homologon des G.A. der tierischen Zellen zu suchen wäre; doch trifft er keine Entscheidung. Eine solche ist heute in der Tat in keiner Weise möglich. Mit Hilfe der Osmierungsmethoden von WEIGL und KOLATSCHEV hat BOWEN (19) bisher nicht zum Ziel kommen können, da sich alle möglichen Zellbestandteile imprägnierten. Daß dieser Punkt noch so strittig ist, ist im Sinne einer möglichst allgemeinen Formulierung des Problems „GOLGI-Apparat“ äußerst bedauerlich.

## II. Der GOLGI-Apparat in seiner Beziehung zur Zellfunktion.

Die Darstellung der morphologischen Tatsachen und strittigen Fragen hat einen recht breiten Raum eingenommen. Ich glaube aber, nicht nur im Interesse einer möglichst vollständigen und abgerundeten

Darstellung hierzu berechtigt zu sein, sondern auch aus dem Grunde, weil die folgenden Ausführungen in besonderem Maße der morphologischen Basis bedürfen; oder besser, weil wir im Erfassen des G.A. bisher ganz ausschließlich auf morphologische Daten angewiesen sind. Andererseits ist es selbstverständlich, daß die Tatsache der weiten Verbreitung des G.A. und gewisse morphologische Eigentümlichkeiten immer wieder dazu geführt haben, ihm eine große Rolle für das Zelleben zuzuschreiben, und daß immer wieder der Versuch gemacht wurde, einen Einblick in seine Tätigkeit zu erlangen. Die Zahl dieser Versuche ist wohl ebenso groß wie die Zahl der Untersucher. Aber der Wert der ausgesprochenen Gedanken ist nicht immer der gleiche. Einerseits ist nicht immer beachtet worden, wie eng in unserm Fall Morphologie und histologische Technik miteinander verbunden sind; in allen Untersuchungen hätte darauf hingewiesen werden müssen, daß die technischen Bedingungen, insbesondere was die Zeiten angeht, aufs peinlichste gleichmäßig gestaltet wurden; solche Mitteilungen sind in diesem Falle zu wichtig, als daß ihr Nichterwähnen mit der Selbstverständlichkeit solcher Arbeitsweise zu entschuldigen wäre. Andererseits scheint die Notwendigkeit, sich auf morphologische Daten zu beschränken, viele Untersucher verleitet zu haben, den Sinn einer physiologischen Feststellung zu wenig zu beachten. Physiologisch arbeiten — und das muß jeder, der einer Funktion nachgeht — bedeutet im wesentlichen dynamisch sehen, morphologisch arbeiten: statisch sehen. In einer Histologie, die physiologisch ausgewertet werden soll, kommt es also wesentlich darauf an, die statische Untersuchung so zu gestalten, daß die erhaltene Reihe morphologischer Bilder in einer bestimmten Folge *zwangsläufig* in den Ablauf eines physiologischen Vorganges hineinprojiziert wird; daß nicht lediglich eine *mögliche* Parallele zwischen der Reihe der morphologischen Bilder und dem Ablauf eines physiologischen Prozesses festgestellt wird. Leider haben die bisher gezeitigten Ergebnisse betreffs der funktionellen Deutung morphologischer Veränderungen des G.A. im Laufe physiologischer Prozesse allzu häufig den Charakter einer Möglichkeit; die Untersuchungen sind sehr oft auf ein zu großes Artenmaterial und auf ein zu kleines Individuenmaterial und vor allem ohne ausreichende Ausnutzung des Experiments ausgeführt worden.

Können also, was die Methodik der Untersuchung angeht, die Bedingungen gar nicht hoch genug gestellt werden, so müssen wir uns doch darüber klar sein, daß die zu erwartenden Erkenntnisse in recht engen Grenzen bleiben werden. Wir können bisher nur eine zwangsläufige Parallelität zweier morphologischer Reihen feststellen. Von diesen beiden Reihen kann die eine auf Grund langjähriger Erfahrungen und erprobter Definitionen in relativ enge Beziehungen mit einem physiologischen Vorgang gebracht werden; z. B. Sekretgranulabildung

und Drüsenzellenfunktion. Dies ist aber für die zweite Reihe — in diesem Falle die Reihe der morphologischen Änderungen des G.A. — noch nicht möglich; denn die Feststellung der Parallelität der beiden Reihen soll zur Vertiefung unserer Erkenntnisse führen, und dazu fehlen die Vorbedingungen mangels jeden positiven Wissens über physikalische und chemische Eigenschaften des G.A.

Es kommt also darauf an, den Parallelismus zweier morphologischer Reihen festzustellen. Gewisse Tatsachen, die sich aus den Untersuchungen vieler Forscher ergeben haben, ermutigen uns, Beziehungen zwischen G.A. und physiologischer Struktur überhaupt nachzugehen. So zeigte sich, daß Gestalt und Topographie des G.A. für bestimmte Zelltypen einigermaßen charakteristisch sind (COWDRY [5], LUDFORD [7]). Als Typen seien genannt: geschlossenes GOLGI-Netz rings um den Kern einer entwickelten Vertebratenganglienzelle; Lage des G.A. in Drüsenzellen zwischen Kern und Drüsenlumen. Aus den Ergebnissen der Geschwürforschung geht hervor, daß solche Gestalt- oder Lageeigentümlichkeiten mit der Eigenart der differenzierten Zelle sehr fest verbunden sind; denn in den dedifferenzierten Zellen von Geschwüren kann noch von der Ausbildung des G.A. auf das Ausgangsmaterial des Geschwürs geschlossen werden.

Der vorliegende Stoff soll folgendermaßen gegliedert werden: Ausgehend von einem fast jeder Zelle eigenen Vorgang wird zuerst das Verhalten des G.A. während der Mitose kurz erwähnt werden. Anschließend soll das Verhalten des G.A. während der ontogenetischen Entwicklung funktioneller Struktur, also während eines sich rhythmisch an der Zelle nicht wiederholenden Differenzierungsvorganges besprochen werden. Hieran schließt sich von selber die Erörterung seiner Beziehungen zur voll entwickelten funktionellen Struktur.

### **A. Der GOLGI-Apparat während der Mitose.**

Der G.A. wird heute als ein konstanter Zellbestandteil angesehen; die wenigen Fälle seines Fehlens waren schon erwähnt. Es ist aus diesem Grunde schon zu erwarten, daß auf irgendeine Weise von der Zelle dafür gesorgt wird, daß bei der Teilung jeder Partner seinen G.-A. erhält. Es ist schon seit langem bekannt, daß dies nicht etwa durch einen Neubildungsprozeß von seiten des Plasmas der einen der neu gebildeten Zelle geschieht, sondern durch einen eigenartigen Teilungsprozeß, der auch seinen besonderen Namen erhalten hat. Das Wesentlichste an diesem Vorgange ist, daß vor der Durchschnürung der Zellen, zumeist schon vor der Teilung des Kernes, das G.A.-Material gleichmäßig im Zelleib verteilt wird. Wenn der G.-A. komplexe Form hat, also etwa Netzform, zerbricht er in einzelne kleine Stücke, die sich im Plasma verteilen. Hierbei wird die engere oder weitere Umgebung der Centrosomen bevorzugt. Eine Anordnung der G.A.-Bruchstücke

in einer Art Äquatorialplatte ist nicht beobachtet. Man hat diesen Teilungsvorgang des G.-A. „Diktyokinese“ genannt, die einzelnen G.-A.-Teile die „Diktyosomen“. Der Ablauf der Diktyokinese kann variieren; es handelt sich hierbei vor allem um Verschiedenheiten im Eintritt des Zerfalles des komplexen G.A. in die Diktyosomen, gemessen an den Teilungsvorgängen des Kernes. LUDFORD (7) versucht dies verschiedene Verhalten in Beziehung zur Zellart zu setzen, indem er es mit dem Verhalten bei Geschwulstbildung vergleicht; er kommt zu dem Ergebnis, daß die Zerstreuung des netzförmigen G.A. in solchen Zellen am spätesten erfolgt, deren Wachstumsenergie bei Geschwulstbildung am stärksten ist; bei denen also die Zellteilungen am schnellsten aufeinander folgen. Während der Diktyokinese scheinen auch noch andere als rein mechanische Vorgänge im G.A. vor sich zu gehen; denn die technische Darstellung der Diktyosomengelingt meistens vielschwerer.

Bei den Reifeteilungen treten im Prinzip ganz dieselben Vorgänge wie bei einer gewöhnlichen Mitose auf; wir gehen deshalb nicht auf feinere Details ein. Als Ausnahmefall mag eine Mitteilung von MORGAN genannt werden: Bei den Teilungen der Samenelemente von *Cyrtophyllus* findet keine typische Diktyokinese statt; der kompakte G.A. wird bei der Zellteilung mehr oder weniger gleichmäßig in zwei Teile geteilt. Hier und da hat der Vorgang der Diktyokinese zu Vergleichen mit der Verteilung des Chromatins angeregt. Man hat daher die feineren Vorgänge bei der Bildung der Diktyosomen festzustellen versucht, ist bisher aber zu keinem einigermaßen sicheren Resultat gekommen. BOWEN (3, 7) glaubt bei den Spermatocyteinteilungen von Hemipteren und Salamandern, bei denen der G.A. aus einzelnen Elementen besteht, gesehen zu haben, daß vor der Diktyokinese jedes dieser Körperchen sich teilt. Diese Beobachtungen sind aber bei der Kleinheit der Elemente wohl nicht allzu sicher und sind auch in anderen Fällen nicht bestätigt worden. Man hat überhaupt den Eindruck, als wenn es sich bei der Diktyokinese nicht um eine genaue, sondern nur um eine annähernd genaue Verteilung der G.-A.-Substanz handelt. Es ist sicher ein Unikum, wenn GATENBY in den Spermatocyten von *Limax* acht, in den Spermatiden zwei Diktyosomen fand (vgl. GATENBY und J. H. WOODGER [2]). Es deutet bisher kein morphologisches Bild darauf hin, daß ein genauere Vergleich zwischen Caryokinese und Diktyokinese möglich ist. Übrigens geht aus allem, was wir über den G.A. wissen, hervor, daß er aufs engste mit den somatischen Funktionen der Zelle im Zusammenhang steht, daß lediglich sein Vorhandensein in der voll funktionierenden Zelle, nicht aber eine präzise Verteilung bei der Mitose notwendig ist. Und dies wird durch die Diktyokinese aufs beste vermittelt. Im reifen Sperma ist, wie wir noch genauer sehen werden, der G.A. nicht immer vorhanden; nach Erfüllung einer bestimmten Funktion wird er mit dem Plasmarest der

Spermatide abgestoßen. In anderen Fällen geht nur ein geringer Teil von ihm in den Halsteil des Spermas über. Es kommt offenbar also gar nicht darauf an, daß bei der Befruchtung jeder Partner seinen G.A. mitbringt; es genügt, daß er im Ei vorhanden ist.

Wir müssen kurz eine bisher ganz eigenartige Beobachtung von SOKOLSKA erwähnen. Hier wird berichtet, daß bei *Tegegnaria domestica* der G.A. bei der ersten Spermatocytenteilung nicht gleichmäßig auf die beiden Zellen verteilt wird, sondern daß die eine Zelle überhaupt keinen oder nur einen ganz geringen Anteil an der G.A.-Substanz enthält. Die Spermatocyten zweiter Ordnung sind also in bezug auf den G.A. verschieden. Bei der zweiten Reifeteilung ist die Verteilung eine gleichmäßige. Der ungleichen Verteilung des G.A. geht eine ungleiche Verteilung der Chromosomen parallel. Über die Spermabildung aus den Spermatiden ist leider nichts gesagt. Es bedarf der Prüfung, ob die hier beobachtete Verteilung eine regelmäßige Erscheinung ist.

Es wurde schon bei der Besprechung der morphologischen Doppelnatur des G.A. darauf hingewiesen, daß gerade wegen des engen Verbandes zwischen G.A. und idiosomatischer Substanz in den Spermatocyten und Spermatiden die Frage nach seiner Heterogenität an Bedeutung gewinnt. Für eine Entscheidung in dieser Frage ist es von großer Wichtigkeit, das Verhalten beider Substanzen zueinander während der Diktyokinese festzustellen. Wir begnügen uns jedoch einstweilen damit, auf dieses Problem aufmerksam zu machen, und verweisen auf das weiterhin bei der Behandlung der Spermatogenese Gesagte.

## **B. GOLGI-Apparat und ontogenetische Differenzierung.**

### **I. Der GOLGI-Apparat in den Geschlechtszellen.**

Wir setzen die Darstellung dessen, was man über das Verhalten des G.-A. bei der Keimzellenbildung weiß, voran, weil wir so am besten den Zusammenhang mit weiteren ontogenetischen Differenzierungen zu gewinnen glauben. Eine Betrachtung cytologischer Vorgänge bei der Furchung setzt in hohem Maße eine solche der Keimzellen voraus.

**Die Rolle des GOLGI-Apparates in der Eizelle.** Es interessiert hier der Vorgang der Dotterbildung im Zusammenhang mit dem G.-A. Die Dotterbildung ist in einer ganzen Reihe von Fällen beschrieben worden (vgl. GATENBY und WOODGER [1]); ein Überblick zeigt, daß sie auf die mannigfaltigste Art vor sich gehen kann. GATENBY und WOODGER haben die Ergebnisse über Dotterbildung an verschiedenstem Tiermaterial zusammengestellt; es ergibt sich daraus, daß sowohl Grundplasma, als Kern, als Mitochondrien, als auch G.A. für die Dotterbildung verantwortlich zu machen sind, in welcher Verteilung, das wechselt bei verschiedenen Objekten. Bei Ascidien (nach HIRSCHLER) ist Zusammenwirken von Mitochondrien und G.A. bei der Dotterbildung beobachtet: Die Mitochondrien beginnen zuerst anzuschwellen, mit

ihnen verschmelzen dann die G.A.-Elemente; beide werden also teilweise bei der Eireife verbraucht. In einem anderen Falle (*Patella* nach LUDFORD) entsteht der Dotter lediglich im Zusammenhang mit dem G.A., und zwar in einer Weise, bei der die G.A.-Substanz anscheinend nicht verbraucht wird. Der Vorgang läuft folgendermaßen ab. In ganz jungen Oocyten besteht der G.A. genau wie in Spermatoocyten und Spermatiden (s. u.) aus einzelnen gebogenen Stäbchen, die einer besonderen Substanz, dem „Archoplasma“, aufliegen. Dieses „Archoplasma“ dürfte wohl mit der „idiosomatischen Substanz“ der Samenbildungszellen zu homologisieren sein. Wird die Eizelle älter, so beginnt der ganze G.A.-Komplex zu zerfallen; jedes G.A.-Körperchen scheint sich mit einem kleinen Teil der „archoplasmatischen“ Substanz zu beladen — wegen der Kleinheit der Elemente konnte das nicht sicher festgestellt werden — und wandert in das Plasma. Es tritt dann dort, wo einige von solchen G.A.-Körperchen dicht beieinander liegen, zwischen ihnen ein mit Osmium schwach imprägnierbarer Plasmabezirk auf, der weiterhin heranwächst und dabei immer leichter Osmiumsäure reduziert, also immer fettreicher wird. Diese Körper wachsen zu der Dotterkugel aus; und es ließ sich zeigen, daß die G.A.-Körper als solche an der Oberfläche der Kugel liegen bleiben und nach vollkommener Ausbildung derselben abwandern und sich unter der Dottermembran oder an der Kernmembran ansammeln. Ich berichte diesen Fall genauer, weil er mir gut beobachtet und abgebildet erscheint. Fast dasselbe wie LUDFORD hat jüngst СТЕОРОЕ bei *Nepa cinerea* beschrieben. Auch hier treten die Dotterkugeln in engstem topographischen Zusammenhang mit den Elementen des G.A. auf, mit dem Heranwachsen der Dotterkugeln geht eine Massenabnahme des G.A.-Körperchens parallel, ohne daß jedoch auch hier der G.A. vollkommen aufgebraucht wird. Nach der Loslösung der G.A.-Teile von den fast reifen Dotterkugeln bleiben sie frei im Plasma liegen, von einer Abwanderung an die Zellperipherie wird nichts mitgeteilt.

Wir konstatieren also nicht nur Verschiedenheit in der Dotterbildung, was das Ausgangsmaterial in der Zelle angeht, sondern auch in der Beteiligung eines und desselben Organoids. Manche von diesen Verschiedenheiten mögen auf die durch die Kleinheit der Elemente bedingte erschwerte Beobachtung zurückzuführen sein. Das Endprodukt, der Dotter selbst, dürfte bei verschiedenen Tieren auch verschiedener Zusammensetzung sein. *Bei all den Verschiedenheiten ist es unmöglich, durch Vergleich der beobachteten Tatsachen ein Schema des Verhaltens des G.A. festzustellen.*

**Die Rolle des GOLGI-Apparates in der Spermato-genese.** In diesem Falle läßt sich auf Grund der vorliegenden Arbeiten ein eindeutigeres und darum sichereres Bild entwerfen als bei der Oo-genese. In einer Reihe von Arbeiten sind einerseits BOWEN (1—13), andererseits GATENBY und seine Schüler im wesentlichen zu demselben Resultat gekommen.



In jedem Falle ist der G.A. in Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden vorhanden, wenn er sich auch in den ersten beiden Stadien oft schwer darstellen läßt. Darüber aber, ob er auch in dem Spermatozoon vorhanden ist, gehen die Meinungen etwas auseinander. BOWEN gibt an, in keinem der von ihm untersuchten Fälle in dem reifen Spermatozoon einen G.A. gefunden zu haben. Bei den Pseudoskorpionen *Obisium* und *Chelanops* geht der G.A. nach SOKOLOW am Schlusse der Spermatogenese durch Degeneration zugrunde. GATENBY und WOODGER (2) andererseits haben ihn z. B. bei *Cavia* sowohl mit Silber- als mit Osmiumimprägation dargestellt und in eindeutiger Weise abgebildet; und neuerdings fanden ihn auch RAU und BRAMBELL mit einer neuen Technik im Sperma. Er liegt in einem Teil des Mittelstückes und kann morphologisch und darstellerisch auf keinen Fall mit dem dort ebenfalls liegenden Mitochondrialapparat verwechselt werden. Auch im Mittelstück des Rattenspermas wollen GATENBY und WOODGER einen G.A. dargestellt haben. Sie können sich bei ihren Feststellungen auf frühere Untersuchungen von WEIGL stützen, der in den reifen Spermien von *Cavia* und *Helix* auch einen G.A. gefunden hat.

Immerhin hat auch GATENBY in anderen Fällen im reifen Sperma den G.A. vermißt. Wir werden nichts anderes annehmen können, als daß ein typischer G.A. nicht in jedem reifen Sperma vorhanden ist. Dies erscheint etwas unverständlich, da man geneigt ist, in jeder funktionierenden Zelle einen G.A. zu suchen. Übrigens geht auch bei *Cavia* nicht der ganze in der Spermatide vorhandene G.A.-Komplex in das reife Spermatozoon über, sondern nur ein sehr geringer Teil, der Rest geht mit dem größten Teil des Spermatidenplasmas zugrunde.

Es hat sich aber herausgestellt, daß die Bedeutung des G.A. für die Spermatogenese überhaupt nicht in seinem Übergang in das reife Spermatozoon zu suchen ist, sondern in der Rolle, die er in der Entwicklung von der Spermatocyte etwa bis zur Spermatide späteren Datums spielt; wir haben diese Rolle genauer zu betrachten.

Die über den G.A. gewonnenen Ergebnisse haben rein morphologisch einen hohen Grad von Gewißheit, weil sie mit Hilfe der verschiedensten Darstellungsmethoden, sowohl Silber- als Osmiumimprägation und verschiedenen Vitalfärbungen gewonnen sind (BOWEN, GATENBY, AVEL, RAU und BRAMBELL).

Der G.A., je nach der angewandten Technik von etwas wechselnder Gestalt, ist in den meisten Fällen sowohl in den Spermatocyten als in den Spermatiden auf eine bestimmte Zone im Plasma konzentriert: Er liegt in Form von Fäden oder kurzen Stäbchen oder als einheitliche Kapsel derjenigen Substanz auf, die das Centriol umgibt. Es hat sich herausgestellt, daß diese Substanz, die mit Eisenhämatoxylin grau färbbar, mit Osmium schwach oder gar nicht imprägnierbar ist, mit dem „Idiozom“ von MEVES oder dem „idiosome“ von REGAUD identisch

ist (vgl. BOWEN [3]). BOWEN bedient sich deshalb in seinen Arbeiten dieses Namens; dies muß als richtiger bezeichnet werden, als die von GATENBY angewandte Bezeichnung „Archoplasma“, die zu der falschen Vorstellung Anlaß gibt, die betreffende Substanz sei am Aufbau der Teilungsspindel beteiligt. BOWEN weist immer wieder auf das Fehlen dieser Beteiligung hin und beruft sich auf eine Reihe von Untersuchungen anderer Autoren (z. B. DUESBERG [3]) und von ihm selbst. Es sprechen auch die von GATENBY gegebenen Abbildungen für die Auffassung von BOWEN.

In welcher Beziehung stehen nun G.A., Idiosom und Centriol zueinander? Ich gehe hier noch etwas genauer auf diese Tatsachen ein als bei Erörterung der Frage nach der Heterogenität des G.A. Wenn die einzelnen Elemente des G.A. auf der kompakten Idiosommasse liegen, kann z. B. in Spermatozyten und auch in jungen Spermatischen im Centrum dieses Komplexes das Centriol oder Diplosom festgestellt werden. In diesem Falle ist zum mindesten ein topographischer Zusammenhang zwischen den drei Formbestandteilen vorhanden. Da dieser Zusammenhang sehr oft in diesen und auch in bestimmten somatischen Zellen beobachtet ist, wurde des öfteren betont, daß auch ein wesentlicher Zusammenhang irgendwelcher Art vorliege. Aus den Untersuchungen von BOWEN hat sich nun ergeben — das wird sowohl durch die von BOWEN als von GATENBY gegebenen Abbildungen befestigt —, daß G.A. und Idiosom enger zueinander gehören als beide oder eines von beiden zum Centriol. Z. B. trennen sich während der Herausbildung des Spermatozoons aus der Spermatische GA. + Idiosom und Centriol voneinander; letzteres beteiligt sich an der Bildung des Spermaschwanzes, erstere machen einen anderen, gut beobachteten Differenzierungsprozeß durch (siehe Abb. 1). Recht wichtig für die Beurteilung dieser Frage sind vielleicht die Beobachtungen von SOKOLOV, der bei zwei Pseudoskorpionen (*Obisium* und *Chelanops*) keine regelmäßige topographische Beziehung zwischen Centriol und G.A. feststellen konnte. Nur bei *Chelanops* wurde auf einem bestimmten Entwicklungsstadium der Spermatozyten eine Ansammlung von G.A.-Substanz um das Centriol beobachtet.

Es tritt also hier wieder die schon einmal berührte Frage auf: Ist der G.A. in sich heterogener Natur? In welchem Verhältnis stehen G.A.-Körper und idiosomatische Substanz? Kommt eines ohne das andere vor? Ich erinnere noch einmal an die Vitaluntersuchungen von KARPOVA und AVEL bei den männlichen Sexualzellen von *Helix*. In der Nähe der im Leben sichtbaren G.A.-Körper liegt die Substanz, die sich mit Neutralrot färben läßt und mechanisch nicht von ihnen getrennt werden kann. Es erscheint nicht zweifelhaft, daß durch die Neutralrotfärbung idiosomatische Komplexe oder Differenzierungen im Idiosom gefärbt sind. Ich glaube, diese Beobachtungen sprechen für einen engen

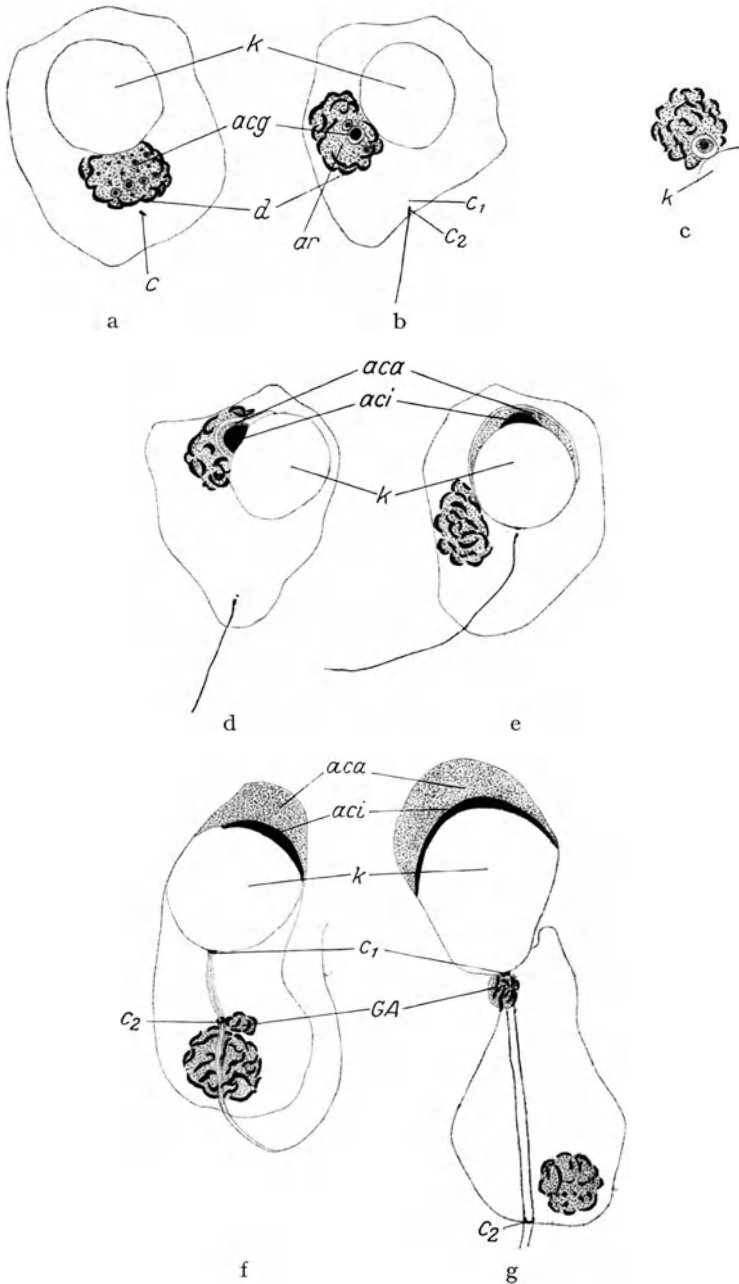


Abb. 1 a—g. *Cavia*, Akrosombildung in den Spermatischen. *aca* = äußere Schicht des Acrosoms; *acg* = granuläre Vorläufer des Acrosoms; *aci* = innere Schicht des Acrosoms; *ar* = „Archoplasma“ (= „Idiosom“ von BOWEN); *c*, *c1*, *c2* = Centrosom (erstes, zweites); *d* = Diktyosom; *GA* = im Sperma bleibender Teil des G.A. (vereinfacht nach GATENBY u. WOODGER [2]).

Zusammenhang zwischen G.A. und Idiosom bei komplexer Form des G.A., ebenso wie es auch die cytologischen Befunde von BOWEN und GATENBY tun. (Über die Ansicht von CORTI siehe S. 369, Anm.)

Wie ist es aber, wenn der G.A. nicht in komplexer, sondern in diffuser Form in der Zelle vorhanden ist, wenn also die einzelnen Teile des Apparates durch das Plasma hin zerstreut liegen? Dies ist normalerweise z. B. in Spermatocyten von *Euschistus* und von Schmetterlingen der Fall, tritt aber in jeder Spermatocyte während der Reifeteilungen auf (siehe oben S. 374 f.). Unter solchen Umständen ist auch der Idiosomkomplex aufgelöst, und zwar hat sich nach Ansicht von BOWEN (3, 15) jedes G.A.-Teilchen mit einem Stück Idiosomsubstanz beladen. Für die Richtigkeit dieser Ansicht spricht nach BOWEN die Tatsache, daß (z. B. in Spermatocyten von *Euschistus*) jedes isoliert in der Zelle liegende G.A.-Teilchen aus zwei Teilen besteht, wie seine Abbildungen auch deutlich zeigen: aus einem lamellosen, schalenförmigen Teil, der stark imprägnierbar ist, und einer schwach oder nicht imprägnierbaren Substanz, chromophob, wie sie BOWEN auch nennt. Diese letzteren hält er für den idiosomatischen Anteil. Eben solche Abbildungen gibt auch GATENBY an verschiedenen Stellen. Zu dieser Beobachtung kommt noch die Tatsache, daß bei vielen Formen nach den Reifeteilungen die komplexe Form des G.A. durch Zusammentreten seiner einzelnen Teile wieder hergestellt wird, und nun liegen diese stark imprägnierten Teile wieder oberflächlich auf dem typischen Idiosomkomplex. Es ist nun freilich nicht in allen Fällen im Verlauf der Reifeteilungen eine solche Doppelnatur der G.A.-Teilchen oder Diktyosomen festgestellt worden; dies glaubt BOWEN aber auf die Kleinheit der Diktyosomen zurückführen zu können. Unerwähnt darf aber nicht eine Mitteilung von LUDFORD und GATENBY bleiben, wonach bei *Stenobothrus* während der Diktyokinese wohl die Elemente des G.A., nicht aber auch das „Archoplasma“ in der Zelle verteilt werden.

Rückblickend werden wir BOWEN recht geben, wenn er es für höchstwahrscheinlich hält, daß G.A.-Substanz und idiosomatische Substanz als eine untrennbare Einheit aufzufassen sind. Dieser in diesem Spezialfall der männlichen Geschlechtszellen relativ deutliche Sachverhalt läßt es verständlich erscheinen, daß er in allgemeinerem Zusammenhang schon einmal erwähnt wurde. Hier interessiert uns dies deshalb, weil *im Zusammenhang mit G.A. und idiosomatischer Substanz die Bildung des Akrosoms vor sich geht*. In welcher Weise dies stattfindet, wissen wir in erster Linie durch die Forschungen von BOWEN und GATENBY. Wir gehen von dem am häufigsten auftretenden Fall aus, daß G.A. + Idiosom einen einheitlichen Komplex bilden (siehe Abb. 1).

GATENBY und WOODGER (2) finden bei *Cavia* den Beginn der Akrosombildung schon in den reifen Spermatocyten, aber in den anderen Fällen setzt die Differenzierung erst in den Spermatiden ein. Sie be-

ginnt mit dem Auftreten von einem oder mehreren (*Cavia*) Granulis (die schließlich zu einem Granulum zusammenfließen) oder einem Bläschen innerhalb der idiosomatischen Substanz, die mit den geschwärzten G.A.-Körpern an ihrer Oberfläche der Kernbasis dicht anliegt. Das gebildete Körperchen wächst heran und verläßt schließlich seinen Bildungsort, indem es aus dem G.A.-Idiosomkomplex an der Kernmembran heraustritt, an dem Kern entlang nach der zukünftigen Spitze des Spermatozoons wandert und hier zu dem bekannten Akrosom auswächst. Die Akrosomanlage innerhalb des G.A.-Idiosomkomplexes, oder des „Akroblasten“, wie BOWEN ihn nennt, kann auch dadurch an die Spermatozoonspitze gelangen, daß der Akroblast mit ihr dorthin wandert und sie dort ablädt. Nach der Bildung des Akrosoms, das seine endgültige Ausbildung unabhängig vom G.A.-Komplex durchmacht, wandert letzterer abwärts und wird mit einem Plasmaklumpen entweder ganz abgestoßen, oder (*Cavia*) er schnürt einen geringen Teil ab, der in den Halsteil des Spermatozoons gelangt, während der Rest zugrunde geht.

BOWEN unterscheidet nach den einzelnen Eigentümlichkeiten der Akrosombildung bei verschiedenen Tierarten zwischen „vesikulärem“ und „granulärem“ Typ, je nach der Form der Akrosomanlage, oder zwischen „migratorischer“ und „stationärer“ Art der Akrosomablagerung durch den Akroblasten, Ausdrücke, die mir zum Teil ungünstig gewählt scheinen. Es ist damit auch lediglich eine Ordnung nach gewissen Prinzipien geschaffen, ohne daß für Zusammenhänge und weiteres Verständnis etwas gewonnen ist.

Ganz ungeklärt erscheint noch die Akrosombildung in den selten beobachteten Fällen, in denen G.A. und idiosomatische Substanz in der Zelle zerstreut vorkommen (*Acrididae* und einige Lepidopteren, vgl. BOWEN [3]). Ein morphologischer Zusammenhang zwischen den einzelnen G.A.-Elementen und dem heranwachsenden Akrosom ist nicht festgestellt, da die Strukturen zu klein sind. „It seems probable, however, that from each one (der G.A.-Elemente, d. Ref.) is differentiated its small proportionate share, and by the deposition of many such parts the acrosom is gradually built up“ (BOWEN [10], S. 13). Morphologisch findet nach den Abbildungen diese mir etwas unklare Deutung keine Stütze.

Aus all den geschilderten Vorgängen zieht BOWEN den Schluß, daß der G.A. als Akrosombildner funktioniert und setzt dies Verhalten in Parallele mit gewissen Vorgängen bei Sekretbildung in Drüsenzellen. Wir werden daher noch wieder auf das Besprochene zurückkommen müssen. Wir merken nur zwei Tatsachen an, die zur Vorsicht bei derartigen Schlüssen Anlaß geben: 1. Die zuletzt erwähnte vollkommen ungeklärte Bildungsart des Akrosoms bei diffus verteiltem G.A.; 2. die immer noch fragliche, ihrem Sinne nach ganz unverständene, bei andern Zellarten selten gefundene topographische Beziehung zwischen G.A. und idiosomatischer Substanz.

## 2. Der GOLGI-Apparat während der Furchung.

Die große Zahl der Arbeiten auf dem Gebiete der Geschlechtszellenbildung machte eine genauere Abhandlung nötig. Wir wissen nun, daß in der reifen Eizelle auf jeden Fall ein G.A. vorhanden ist, mag er bei der Dotterbildung beteiligt gewesen sein oder nicht, und daß bei gewissen Formen wohl auch mit dem Sperma ein Stück G.A. in das Ei hineinkommt. Eine mehrfach bestätigte lückenlose Verfolgung des Zellorganes durch die ganze Ontogenie hindurch liegt nicht vor. Wir müssen uns darauf beschränken, einige gut untersuchte Fälle herauszugreifen und diese zunächst rein deskriptiv zu behandeln.

HIRSCHLER (4) studierte das Verhalten des G.A. während der Furchung von *Limnaeus stagnalis* vom Zweizellenstadium an aufwärts bis zu Larven, deren Alter nicht genau festgestellt ist. Der Apparat tritt in den jüngsten Zellen in Form von mehreren diffus verteilten Elementen auf. Im Laufe der Entwicklung werden die einzelnen Elemente schmaler und länger, sammeln sich in Kernnähe an und legen sich hier übereinander, netzartige Formen bildend. Diese komplexe Form des Apparates fand HIRSCHLER in dem ältesten Stadium vollendet bereits in Nerven-, Nuchal- und Mesodermzellen; diese Gestaltveränderung setzt jedoch erst nach der Gastrulation ein, und sie geht nicht in allen Zellgattungen gleich schnell vor sich. Wenn die oben erwähnten Zellformen bereits einen vollkommen komplexen Apparat aufweisen, stehen die typischen Epithelzellen noch auf einem Stadium, das die Mitte zwischen diffuser und komplexer Form hält.

## 3. Das Verhalten des GOLGI-Apparates bei der Nervenzellenentwicklung.

Als Beispiel ontogenetischer Entwicklung bestimmter Zelltypen soll kurz auf die Entwicklung der Nervenzellen eingegangen werden. Es liegen darüber Arbeiten von FANANAS, CAJAL, RAU-LUDFORD und verschiedenen anderen vor. Wir beschränken uns auf die drei erwähnten Autoren.

Alle drei untersuchten die Nervenzellenentwicklung am Hühnchen, alle kommen im wesentlichen zu denselben Ergebnissen.

FANANAS unterscheidet mit älteren Autoren bei der Entwicklung der Nervenzelle vier Phasen:

1. Germinalphase.
2. Bipolare Phase.
3. Monopolare Phase (Neuroblast von HIS).
4. Multipolare Phase.

Jeder dieser Phasen teilt er einen bestimmten morphologischen Ausbildungsgrad des G.A. zu:

1. Regellos zerstreute G.A.-Elemente.
2. Apparatelemente sammeln sich am „expansion radial externa“, füllen ihn ganz aus.

3. Klumpen bildet sich zum Netz um, das am Ursprung des Axons liegt.

4. Apparatnetz hat die Tendenz, den Kern zu umgreifen; endgültiger Zustand ist in den Nervenzellen junger und alter Tiere erreicht.

Diesem Entwicklungsschema ist nach CAJAL hauptsächlich nur zuzufügen, daß auch in den Zellen der Germinalphase eine komplexe Apparatform ausgebildet ist; der von FANANAS beschriebene Zustand soll vielmehr einem Stadium kurz vor oder nach der Mitose, also einem Stadium der Diktyokinese entsprechen. RAU und LUDFORD untersuchten Spinalganglienzellen des Hühnchens von folgenden Stadien: Embryonen vom 4. und 7. Tag, neugeborene und alte Tiere. In den jüngsten Zellen liegt der Apparat als kompakte Stäbchen- und Granulamasse an der einen Kernseite. Im Laufe der weiteren Entwicklung beginnen die einzelnen Elemente größer zu werden und sich durch das Plasma hin zu zerstreuen, bis sie rings den Kern umgeben. Dieser Vorgang geht in stark wachsenden Zellen schneller vor sich als in langsam wachsenden. In den Spinalganglienzellen der alten Tiere findet sich überall die für Ganglienzellen bekannte typische Netzform des Apparates.

#### 4. Der GOLGI-Apparat in Knorpelzellen bei Ossifikation.

Der Vorgang der Ossifikation wurde von CAJAL an Kaninchen untersucht. Die Untersuchung mußte auf jeden Fall lohnend sein, weil es möglich ist, auf einem Schnitt alle Stadien des physiologischen Vorganges nebeneinander zu betrachten und zu vergleichen. In den typischen Knorpelzellen liegt der G.A. in Form eines stark komprimierten Netzballens an dem einen Kernpol. Zugleich mit dem beginnenden Heranwachsen der Zelle fängt der G.A. an, sich zu lockern, an Größe zuzunehmen und den Zellkern zu umwachsen. Durch die im Plasma entstehenden Vacuolen werden die Netzmaschen immer mehr auseinander und an die Zellperipherie gedrängt. Wenn die Vacuolisation des Plasmas ihren Höhepunkt erreicht hat, beginnen die Netzfäden sich in Kernnähe zurückzuziehen; doch ist ihre Masse bedeutend geringer geworden, es scheint eine Alteration der Apparatsubstanz stattgefunden zu haben. Weiterhin lösen sich die noch vorhandenen Netzfäden zu Granula auf, die allmählich verschwinden.

Schon aus den wenigen besprochenen Fällen ontogenetischer Differenzierung geht hervor, daß der G.A. sich nicht ohne eine bestimmte Regel verhält. Das hat sich auch an vielem anderen hier nicht erwähnten Material gezeigt. Wie die Zelle in ihrer Gesamtheit allmählich dem Stadium von Differenzierung entgegengeht, der ihrer funktionellen Inanspruchnahme am besten entspricht, so macht auch eines ihrer Organelle: der G.A., eine kontinuierliche Reihe von Veränderungen durch, die bisher allerdings lediglich morphologisch zu fassen sind. Als das wichtigste Resultat dieser Differenzierung ist anzusehen, daß die *onto-*

genetisch vollentwickelte Zelle einen G.A. erhält, dessen morphologische Gestaltung für sie durchaus charakteristisch ist. Man fühlt sich versucht, den G.A. in der vollentwickelten Zelle als funktionelle Struktur anzusprechen; wie weit dies heute wirklich möglich ist, soll im folgenden Abschnitt an einem Beispiel eingehender erläutert werden.

### C. Der GOLGI-Apparat in Beziehung zur Funktion vollentwickelter Gewebe.

Wir kommen damit zu Betrachtungen, die für die Feststellung einer Funktion des G.A. am wichtigsten sind. Die hier zum Ziele führenden Untersuchungen sind mühsamer anzustellen, als die im vorigen Abschnitt besprochenen; denn die dort durch die Ontogenie gegebene Aneinanderfolge der Stadien ist hier nicht so leicht faßbar. Es bedarf der Anwendung des Experiments, um den Ablauf funktioneller Erscheinungen zu regulieren. Damit ist zugleich der Vorteil der letzteren Untersuchungsart gezeigt: die Möglichkeit, im Experiment die Bedingungen des Geschehens einfach zu gestalten und nach bestimmten Gesichtspunkten zu variieren. Es muß aber zugleich auf einen großen Nachteil derartiger Untersuchungen sowohl gegenüber ontogenetischen als rein physiologischen Arbeiten hingewiesen werden: Die histophysiologische Arbeit verlangt den Tod des Versuchstieres; ein Wiederholen des Experiments an demselben Tier ist unmöglich. Dieser Übelstand kann nur durch die Menge des Untersuchungsmaterials, durch Arbeiten unter ganz gleichmäßigen Bedingungen und unter Anwendung einer geeigneten Methodik ausgeglichen werden.

Wir beschränken uns auf die Betrachtung solcher Gewebe, an denen die Funktion histologisch relativ gut faßbar ist; wir tun dies nicht nur aus prinzipiellen Gründen, sondern sind dazu auch durch den vorliegenden Stoff gezwungen, der sich natürlich in erster Linie auf die günstigsten Fälle erstreckt. Die Beachtung verwandter Fälle ergibt sich von selber. Es sind die

#### *Drüsenzellen,*

die uns interessieren.

Man kann die Tätigkeit der Drüsenzelle in drei Phasen zerlegen, wobei über deren gegenseitige Lage in der Zeit nichts gesagt sein soll:

1. Aufnahme von Stoffen aus der Umgebung.
2. Umarbeitung dieser Stoffe zu einem spezifischen Produkte.
3. Herausschaffung dieses Produktes aus der Zelle.

Für die histologische Betrachtung kommen hier nur diejenigen Phasen in Betracht, die in der Zelle einen eindeutigen morphologischen Ausdruck finden, das sind die Phasen 2 und 3: Auftreten des Drüsenzellenproduktes als geformter Zellbestandteil und dessen Hinausschaffung aus der Zelle. Es ergibt sich wegen einiger Veröffentlichungen die Notwendigkeit, auch die Zellen der Tubuli contorti der Niere in die



Besprechung hinein zu beziehen, obgleich in ihnen das Vorhandensein einer „granulären Sekretion“ wohl noch nicht als erwiesen angesehen werden darf (vgl. MOELLENDORFF [3]).

Es ist nötig, kurz auf eine begriffliche Auseinandersetzung von BOWEN (17) einzugehen. BOWEN führt für seine Arbeit aus Gründen der Klarheit folgende Nomenklatur ein: Er nennt „secretion“ lediglich den Vorgang der Sekretbildung innerhalb der Zelle, „excretion“ den Vorgang der Ausstoßung des Zellproduktes oder das ausgestoßene Produkt selber; damit sei die bisherige unklare und unlogische Bezeichnung „secretion“ sowohl für das ausgestoßene Produkt, als für den Akt der Ausstoßung, als ferner für den Akt der Bildung innerhalb der Zelle beseitigt, zugleich auch der wenigstens für den Histologen nicht bestehende Unterschied zwischen Sekretion und Exkretion. Ohne Zweifel bestehen derartige Schwierigkeiten, wie BOWEN sie sieht; auch im gewöhnlichen Gebrauch unseres Wortes „Sekretion“ ist nicht immer scharf unterschieden zwischen Sekretbildung und Sekretausstoßung. Wo aber eine solche Unterscheidung nötig war, wurde sie schon immer vorgenommen und gelegentlich ist auch schon der Ausdruck „Exkretion“ für die Ausstoßung des Sekrets gebraucht (vgl. NASSONOV [2, 3], JASSWOIN [2], AVEL). Komplizierter wird der Fall noch dadurch, daß in der Drüsenzelle wenigstens der Wirbeltiere unabhängig von der typischen Sekretbildung die Wasserausscheidung vor sich geht. Und in Fällen einer granulären Exkretion ist histologisch ein Unterschied von der Sekretion in der Tat nicht vorhanden. Es wäre sehr wünschenswert, wenn eine klare, begriffliche Scheidung vorgenommen würde; ich fühle mich aber hierzu nicht berufen. Wir werden den Schwierigkeiten durch die Anwendung eindeutiger umschreibender Ausdrücke aus dem Wege gehen.

BOWEN verlangt die Erfüllung folgender drei Bedingungen, damit von einem Zusammenhang zwischen G.A. und Sekretbildung die Rede sein kann:

1. Nachweis, daß die allgemeinen topographischen Beziehungen zwischen G.A. und Sekretgranulis derartige sind, daß ein genetischer Zusammenhang beider überhaupt in Frage kommt.
2. Genaue Kenntnis des feinen Baues des G.A.
3. Nachweis des Zusammenhanges des einzelnen Sekretgranulums mit den einzelnen Strukturelementen des G.A.

Die Berechtigung dieser Forderungen ist ohne weiteres anzuerkennen. Verzicht müssen wir bisher auf die Erfüllung der zweiten Forderung leisten, angesichts der Unklarheit über die morphologische Doppelnatur des G.A.s. Dadurch wird zugleich die Erfüllung der dritten Forderung sehr erschwert.

Aus der Funktion der Drüsenzelle: Abscheidung einer bestimmten Substanz nach außen, ist die epitheliale Anordnung der Drüsenzelle zu verstehen. Der die Zellen durchziehende Stoffstrom bedingt eine

bestimmte Orientierung, eine Polarität der Zelle; als feststehender Pol ist eindeutig der Austrittsort des Sekrets anzusehen. Wir ziehen diese allgemeinste Eigenschaft der Polarität der Drüsenzelle mit in die Besprechung hinein und gliedern den Stoff folgendermaßen:

1. Beziehungen zwischen G.A. und Polarität der Drüsenzelle.
2. Allgemeine topographische Beziehungen zwischen G.A. und Sekretgranulumbildung.
3. Beziehungen zwischen dem einzelnen Sekretgranulum und den einzelnen Strukturteilen des G.A.

Ich stelle zuvor in Form einer Tabelle zusammen, welche von den seit 1920 über den G.A. in Drüsenzellen erschienenen Arbeiten mir zugänglich waren, und welche Drüsen darin bearbeitet worden sind. Von früheren Untersuchungen ist nur die sehr wesentliche von CAJAL hinzugefügt.

Drüsenart	Tierart	Untersucher
<b>I. Drüsen der Körperoberfläche.</b>		
Drüsen der Fischhaut . . . . .	<i>Petromyzon, Ammocoetes</i>	KOPSCH (1)
Tränendrüse . . . . .	Mensch . . . . .	"
Milchdrüse . . . . .	" . . . . .	DA FANO (6)
Talgdrüse . . . . .	Maus . . . . .	LUDFORD (7)
Beckendrüse . . . . .	<i>Triton</i> . . . . .	NASSONOV (2)
Inguinaldrüsen . . . . .	Kaninchen . . . . .	BOWEN (18)
HARDERSche Drüse . . . . .	" . . . . .	"
MEIBOMSche Drüse . . . . .	Katze . . . . .	"
Bürzeldrüse . . . . .	Hühnchen, Ente . . . . .	"
<b>II Drüsen und Drüsenabkömmlinge des Verdauungstractus.</b>		
Parotis . . . . .	Katze . . . . .	BOWEN (17)
Submaxillaris . . . . .	Kaninchen, Katze . . . . .	CAJAL
" . . . . .	Hund . . . . .	"
" . . . . .	Katze . . . . .	BOWEN (17)
Speicheldrüse . . . . .	<i>Limax</i> . . . . .	"
" . . . . .	<i>Chironomus</i> -Larve . . . . .	PARAT und PAINLEVÉ (1)
Hypophyse . . . . .	Katze . . . . .	REISS
Tracheadrüsen . . . . .	Mensch . . . . .	KOPSCH (3)
Thyreoidea . . . . .	Meerschweinchen . . . . .	COWDRY (2)
" . . . . .	Kaninchen . . . . .	ISHIMARU
" . . . . .	Mensch . . . . .	KOPSCH (3)
Parathyreoidea . . . . .	Katze . . . . .	COURRIER und REISS
Magenschleimhaut und ihre Drüsen . . . . .	<i>Rana escul.</i> . . . . .	CORTI (2)
Darmschleimhaut . . . . .	<i>Mus decum. alb.</i> . . . . .	"
" . . . . .	<i>Erinaceus europaeus</i> . . . . .	CORTI (2 u. 3)
" . . . . .	<i>Cavia cobaya</i> . . . . .	"
" . . . . .	<i>Mus decum. alb.</i> . . . . .	"
" . . . . .	<i>Mus muscul.</i> " . . . . .	"
" . . . . .	<i>Salmo fario</i> . . . . .	"
" . . . . .	<i>Homo</i> . . . . .	"
Fundusdrüsen . . . . .	Mensch . . . . .	KOPSCH (3)
Leber . . . . .	" . . . . .	"
" . . . . .	Eidechse, Maus . . . . .	NASSONOV (6)
" . . . . .	Katze . . . . .	BOWEN (17)
Pancreas . . . . .	Kaninchen, Katze . . . . .	CAJAL
" . . . . .	Hund . . . . .	"
" . . . . .	Frosch . . . . .	SAGUCHI
" . . . . .	<i>Triton, Axolotl</i> . . . . .	NASSONOV (2)

Drüsenart	Tierart	Untersucher
Pancreas . . . . .	<i>Axolotl</i> , Frosch . . . . .	MORELLE (3)
" . . . . .	Meerschweinchen . . . . .	"
" . . . . .	Maus . . . . .	"
" . . . . .	" . . . . .	NASSONOV (3)
" . . . . .	Mensch . . . . .	KOPSCH (3)
" . . . . .	<i>Triturus</i> , <i>Molge</i> . . . . .	BOWEN (17)
" . . . . .	<i>Cryptobranchus</i> . . . . .	"
" . . . . .	Katze . . . . .	"
BRUNNERSche Drüsen .	Mensch . . . . .	KOPSCH (3)
Becherzellen des Darms	Katze . . . . .	CAJAL
" " "	<i>Triton</i> . . . . .	NASSONOV (2)
" " "	<i>Molge</i> , <i>Cryptobranchus</i> .	BOWEN (11)
" " "	<i>Triton</i> . . . . .	PARAT und BERGEOT
Mitteldarmdrüse . . .	<i>Astacus</i> . . . . .	JACOBS
" . . . . .	" . . . . .	HIRSCH und JACOBS

### III. Drüsen in Verbindung mit dem Urogenitalsystem.

Tubuli contorti der Niere	Frosch, <i>Triton</i> . . . . .	AVEL (2)
" " " "	" " " " . . . . .	NASSONOV (6)
" " " "	<i>Axolotl</i> , Ratte . . . . .	"
" " " "	Maus, Katze . . . . .	"
" " " "	Frosch, <i>Triton</i> . . . . .	JASSWOIN (2)
" " " "	<i>Salamandrella</i> . . . . .	"
" " " "	<i>Axolotl</i> . . . . .	"
Nebenhoden . . . . .	Maus . . . . .	NASSONOV (3)
<i>Glandula vesicularis</i> . .	" . . . . .	"
Epididymis . . . . .	" . . . . .	LUDFORD (8)
Oviduct, Epithel . . .	Huhn . . . . .	BRAMBELL (3)
" , alveol. Drüsen	" . . . . .	"
Prostata . . . . .	Mensch . . . . .	KOPSCH (3)
COWPERSche Drüsen . .	" . . . . .	"

Ich mache ferner auf die von BOWEN (17, 18) als im Druck befindlich angegebenen Arbeiten über Drüsenzellen aufmerksam.

**GOLGI-Apparat und Zellpolarität.** Es ist schon lange bekannt, daß der G.A. in Epithelien eine bestimmte Lage einnimmt: Er liegt z. B. bei einschichtigen Epithelien in der Regel zwischen Kern und der freien Oberfläche der Epithelzellen; dies gilt auch im mehrschichtigen Epithel der Wirbeltiere für die Zellen des Stratum germinativum, in denen der G.A. zwischen dem Kern und dem nach der Körperoberfläche gerichteten Zellpol liegt (vgl. CAJAL, LUDFORD [7]). (KOPSCH [1] berichtet von der umgekehrten Lage für die Epithelzellen von *Petromyzon*.) Für die Drüsenepithelien trifft es wohl allgemein zu, daß der Apparat zwischen Kern und Drüsenlumen liegt. Ganz klar sind diese Lagebeziehungen allerdings nur für die am meisten untersuchten Drüsenzellen der Wirbeltiere, in denen der G.A. zumeist netzförmig, darum auf einen bestimmten Zellbezirk beschränkt ist (Abb. 3). Für die untersuchten Drüsenzellen der Wirbellosen stimmt dies in dem Maße nicht, weil der G.A. in den Zellen wirbelloser Tiere meistens in Form von einzelnen Brocken durch den ganzen Zelleib hin zerstreut liegt. So bildet ihn z. B. BOWEN (17) in den Speicheldrüsen von *Limax* ab,

und so fand ich ihn auch in Drüsenzellen der Mitteldarmdrüse von *Astacus*.

Trotz dieses Verhaltens des G.A. in Wirbellosenzellen ist seiner polarisierten Lage in den Drüsenzellen der Wirbeltiere doch eine bestimmte Bedeutung zuzuschreiben, die am meisten bei Betrachtung der Sekretbildung einleuchtet. Die histologische Erforschung der Geschwüre hat ergeben, daß bei der Differenzierung der Geschwürcellen gerade die Gestalt des G.A. als ein sehr konstantes Merkmal anzusehen ist; auch in stark dedifferenzierten Tumorzellen kann man aus der Form des G.A. auf den Ausgangspunkt des Geschwürs Schlüsse ziehen (LUDFORD [7]). Zugleich hat sich auf diesem Wege auch gezeigt, daß Lage des G.-A. und Funktion des normalen Gewebes in einer gewissen Beziehung zueinander stehen. In Geschwulstzellen, die von Epithelien herkommen, ist die Polarität meist nicht sehr ausgesprochen; wenn man aber zu Epithelzellkulturen oder Geschwulstzellkulturen Bindegewebszellen hinzufügt, dann setzt eine Differenzierung der Epithelien ein: Hautepithelzellen beginnen zu verhornen, Drüsenepithelzellen ordnen sich zu Acini an (DREW [2], LUDFORD [7]). In diesen geordneten Zellen hat auch der G.A. wieder seine polarisierte Lage. Er behält sie auch sonst in Geschwulstzellen der Epithelien, wenn die Zellen in Verbindung mit einer bindegewebigen Unterlage bleiben. Daher heißt es bei LUDFORD (S. 259): „Evidently then, the connective tissue exercises an influence on epithelial cells, both normal and malignant, and this influence is manifested cytologically by the polarized distribution of the cytoplasmic organs.“

Für das Erkennen der Bedeutung der polarisierten Lage des G.A. sind diese Ergebnisse sehr wichtig. Es ist auch früher schon oft auf die Topographie des G.A. in Drüsenzellen aufmerksam gemacht worden (CAJAL, COWDRY [5]). Überzeugt von dem Vorhandensein eines Zusammenhanges zwischen G.A.-Lage und Richtung des Sekretstromes, hat man gelegentlich sogar umgekehrt aus der Lage des G.A. auf die physiologische Orientierung der Drüsenzellen geschlossen, COWDRY (2) fand in Thyreoidazellen von Meerschweinchen, daß der G.A. mitunter zwischen Kern und Zellbasis anstatt wie gewöhnlich zwischen Kern und Drüsenlumen liegt. Er schließt daraus, daß in den Zellen mit anormaler Lage des G.A. der Stofftransport nicht in Richtung des Drüsenlumens, sondern in Richtung der Blutcapillaren geht, und äußert den Gedanken, in der anormalen Lage des G.A. sei der morphologische Ausdruck für die innersekretorische Tätigkeit gewisser Zellen der Thyreoidea zu sehen. Diese interessanten Mitteilungen können allerdings mangels jeder Stütze durch gleichzeitige physiologische Untersuchungen bisher nur zu Vermutungen, zugleich aber auch zu systematischen Untersuchungen Anlaß geben. Ähnlich wie COWDRY schließen COURRIER und REISS aus der Lage des G.A. in Parathyreoid-

zellen von jungen Katzen auf die Richtung des Sekretstromes; ebenso REISS bei Hypophysenzellen der Katzen. CORTI (2) findet den G.A. in Magenepithelzellen von hungernden Tieren (*Rana esculenta*) und *Mus decumanus albinus*) unterhalb des Kerns, während er in den Zellen der Magengrübchen und der Magendrüsen oberhalb des Kerns liegt. Er weist auf die resorbierende Tätigkeit der betreffenden Epithelzellen hin, spricht aber bei dem in der Tat aus den Untersuchungen anderer Forscher sich ergebenden Unklarheiten mit Recht nicht von einem unmittelbaren Zusammenhang zwischen Resorption und Lage des G.A.

Zu bestimmteren Schlüssen als COWDRY kommt JASSWOIN (2), der mit Hilfe der Lage des G.A. die Frage zu entscheiden versucht, ob die Zellen der Tubuli contorti der Sekretion oder der Resorption dienen. Er injiziert verschiedenen Amphibien, in erster Linie Tritonen und Fröschen, eine 0,5 proz. Trypanblaulösung in physiologischer NaCl-Lösung und untersucht die Nieren der Tiere zu verschiedenen Zeiten nach der Injektion, die meistens einmalig vorgenommen war. Er findet

1. daß die in den Zellen der Tubuli contorti auftretenden Trypanblaugranula im engen topographischen Zusammenhang mit dem G.A. gebildet werden, eine Tatsache, die neuerdings auch von NASSONOV (6) bestätigt ist;

2. daß der G.A. im Laufe der durch die Injektion hervorgerufenen Diurese regelmäßig in der Zelle hin- und herwandert (Abb. 2).

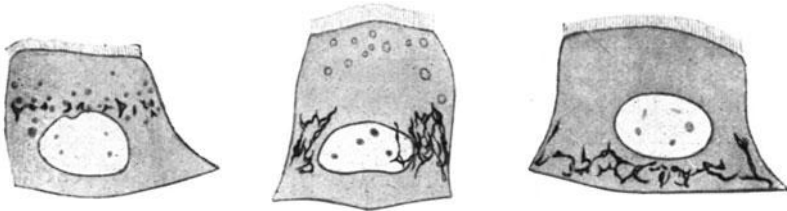


Abb. 2. *Triton*, Zellen der Tubuli contorti, verschiedene Lage des G.A. in verschiedenen Stadien der Diurese. (Nach JASSWOIN [2], etwas verändert.)

JASSWOIN fand ihn etwa 6 Stunden nach der Injektion supranucleär (d. h. zwischen Kern und Schlauchlumen), 12—18 Stunden nach der Injektion paranucleär, 18—24 Stunden nach der Injektion infranucleär (d. h. zwischen Kern und Zellbasis). Weiterhin wechselt der G.A. noch mehrmals seine Lage, ist z. B. nach 48 Stunden wieder supranucleär. Dies sind die Ergebnisse an den Trypanblautieren. Wurde durch Kochsalzinjektion Polyurie hervorgerufen, so zeigte sich, daß der G.A., der bei Anurie supranucleär gefunden wurde, im Verlaufe der Diurese nach der Zellbasis wandert. Zeiten gibt der Verfasser leider nicht an. Es heißt dann weiter: „In den weiteren Phasen der noch fortdauernden Diurese setzt der Apparat seine Wanderung fort und erscheint bald in der einen, bald in der anderen Zellzone. In dem Stadium, in welchem die Lumina der Kanälchen wieder verschwinden, befindet sich der

Apparat größtenteils in der basalen oder in der paranucleären Zone. In die supranucleäre Zone gelangt der Apparat, wie es scheint, erst während der Periode der mehr oder weniger andauernden Anurie.“ (S. 254f.)

Mit diesen Ergebnissen sind wohl die merkwürdigen Befunde von AVEL (2), der den G.A. in denselben Zellen bei Fröschen paranucleär, bei Tritonen infranucleär fand, verständlich gemacht. NASSONOV (6) bemerkte gelegentlich, daß scheinbar die Lage des G.-A. unabhängig vom Kerne ist; vielmehr bleibt auf einem Querschnittsbild durch ein Kanälchen in allen Zellen der G.A. auf dem gleichen Niveau, bei verschiedener Lage des Kernes; vielleicht ist also die Lagebezeichnung mit Bezugnahme auf den Kern nicht sinngemäß. Wir behalten sie der Kürze wegen bei.

JASSWOIN geht bei seinen Untersuchungen von folgender Voraussetzung aus: „Die Lage des Apparates gibt tatsächlich die Möglichkeit, sich über die physiologische Polarität der Zellen auszusprechen“ (S. 751). Er gelangt daher zu dem Ergebnis, daß die Zellen der Tubuli contorti sowohl der Sekretion als der Resorption dienen. Wir müssen diese Folgerungen bisher als zu weitgehend ablehnen. Wir können heute sagen: *Die Lage des G.A. steht in Beziehung zur Richtung des Sekretstromes in solchen Drüsenzellen, in denen die Richtung dieses Stromes sich stets gleich bleibt, und in denen dieser Strom morphologisch und physiologisch eindeutig faßbar ist* (z. B. Speicheldrüsen oder Darmbecherzellen). *Der umgekehrte Schluß, den JASSWOIN als Voraussetzung setzt, ist noch nicht möglich*; dazu fehlen die nötigen exakten Untersuchungen, bei denen histologische und einwandfreie physiologische Forschung Hand in Hand gehen. Umkehr der Polarität des G.A. kann lediglich als sehr brauchbarer Anhaltspunkt dienen.

**Allgemeine topographische Beziehungen zwischen GOLGI-Apparat und Auftreten der Sekretgranula.** Wir nehmen an, daß eine Drüsenzelle mit Hilfe bestimmter Methodik von dem Stadium geringster Drüsentätigkeit und geringster Sekretspeicherung an durch alle Phasen sekretorischer Tätigkeit verfolgt werden kann. Dann wollen wir den Begriff „allgemeine Beziehungen“ in der Weise genauer bestimmen, daß wir in folgende drei Fragen die Richtlinien für die Untersuchung fassen:

1. Treten regelmäßig schon vor dem Erscheinen der ersten Sekretgranula morphologische Änderungen am G.A. als Ganzem auf?
2. Inwieweit stimmt der Ort des ersten Auftretens der Sekretgranula mit der Lage des G.A. überein?
3. Gehen regelmäßige Veränderungen des G.A. neben dem Heranreifen und eventuellem Speichern der Sekretgranula her?

Diese Formulierung verlangt, daß der Untersucher sehr genau den Sekretionscyclus während seines *gesamten* Ablaufes untersucht. Hier hat auf jeden Fall das Experiment einzugreifen, das die physiologischen Bedingungen je nach Drüsenart und Sekretionsmodus zweck-

entsprechend zu gestalten hat. Dies ist natürlich durchaus erkannt und gelegentlich stark genug betont worden (BOWEN [17]). Aber in der großen Reihe der vorliegenden Untersuchungen sind es doch sehr wenige, die den gestellten Anforderungen genügen. Auch dürfte die unbedingt notwendige gleichmäßige technische Behandlung des Materials nicht überall erreicht sein. Es ist deshalb unmöglich, aus *allen* gemachten Beobachtungen Material zur Beantwortung der drei



Abb. 3. *Triton taeniatus*, Becherzellen des Darms. a Gewöhnliche nicht secernierende Zylinderzelle; b erstes Auftreten von Schleimtropfen im Bereich des G.A.; c Zellen mit maximal entwickeltem Becher. Osmiummethode. (Nach NASSONOV [2].)

Fragen herauszulesen. Die Möglichkeit willkürlicher Deutung ist zu groß, die von den Untersuchern selbst gezogenen Schlüsse daher auch sehr ungleich zu bewerten.

*Zu Frage 1.* Es hat sich in einer beträchtlichen Zahl von Untersuchungen ergeben, daß die Masse des G.A. vor dem Auftreten und im Laufe der Bildung der ersten Sekretsgranula beträchtlich zunimmt. Ich nenne folgende Beispiele: Becherzellen des Darmes (CAJAL, NASSONOV [2]) (Abb. 3); Pancreaszellen (CAJAL, NASSONOV); Milchdrüsenzellen (DA FANO [6]); Speicheldrüsenzellen (BOWEN [17]); verschiedene

Drüsen des Menschen (KOPSCH [3]), und lasse die große Menge schon seit Beginn der G.A.-Forschung erbrachter weiterer Belege für diese Tatsache ungenannt. Oft geht die Zunahme der G.A.-Massen neben einem Wachstum der Zellen her; die Bilder scheinen zu zeigen, daß dann die G.A.-Masse relativ zur Zellmasse stärker wächst. Doch findet offenbar die Zunahme der G.A.-Substanz nicht immer statt, wie die negativen Fälle zeigen. Eine Reihe dieser letzteren wird sich freilich darauf zurückführen lassen, daß das der Zellruhe am nächsten liegende Stadium gar nicht beobachtet wurde. Ich weise nun auf ein Ergebnis der Geschwulstforschung hin (LUDFORD), wo sich gezeigt hat, daß in Zellen mit großer Wachstumsaktivität der G.A. hypertrophiert; erinnere auch an ähnliche Beobachtungen an wachsenden Knorpelzellen oder funktionierenden Osteoblasten, zugleich an das Verkümmern des G.A. in den in den Knochenmassen eingebetteten Knochenzellen (CAJAL). Alles das führt uns dazu, zu wiederholen, was schon von verschiedenen Forschern des öfteren betont ist: *Vor dem und während des Auftretens der ersten Sekretgranula äußert sich die beginnende Aktivität der Drüsenzelle sehr oft in der Zunahme der Masse des G.-A.*

*Zu Frage 2.* Wenn die Frage nach dem Ort des ersten Auftretens der Sekretgranula exakt entschieden werden soll, muß in erster Linie dafür gesorgt werden, daß die Zellen des Ausgangsmaterials von den Sekretkörnern befreit sind. Dadurch muß von vornherein jede Wechselungsmöglichkeit zwischen jungen und alten Granulis ausgeschaltet werden. Ferner ist es nötig, möglichst frühe Stadien der Granulabildung zu untersuchen, damit eventuell Bildungs- und Speicherungs-ort der Granula auseinander gehalten werden. Es gibt Fälle, die die Erfüllung der ersten Bedingung ohne Experiment ermöglichen; das sind Drüsenzellen mit einer normalerweise vollkommen oder fast vollkommen rhythmischen Sekretbildung (z. B. Becherzellen des Darmes); es wird nicht eher neues Sekret gebildet, bevor nicht das alte abgestoßen ist. In diesen Fällen kann das sinnngemäße Experiment erleichtert und die Ergebnisse sicherer machen. In Drüsenzellen aber, in denen fortwährend Sekret gebildet und abgegeben wird, wobei ein Rhythmus des Anwachsens und Abnehmens der Granulamenge verwischt und durch den Sekretbedarf des Organismus geregelt wird, muß durch das Experiment die Phase der Neubildung des Sekrets in der Zelle von der Phase der Zellentleerung getrennt werden; so ist dann eine eindeutige Feststellung möglich (z. B. Speicheldrüsen, Pancreas). Am schwersten wird die Beantwortung der gestellten Frage dann sein, wenn der Stoffstrom ohne erkennbaren Rhythmus die Zellen durchläuft.

Leider sind in vielen der vorliegenden Arbeiten diese Bedingungen nicht einwandfrei erfüllt. In solchen Fällen kommt es dann zustande, daß aus einem Gemisch verschiedener Stadien eine Reihe zusammengestellt wird mit einem mehr oder weniger großen Grad von Wahr-



scheinlichkeit, daß diese Reihe ein tatsächliches Bild von dem histologischen Ablauf gibt. Wir übergehen daher die Untersuchungen, deren Ergebnisse sich nur diffus formulieren lassen und beschränken uns auf die Fälle, aus denen sich meiner Meinung nach einigermaßen sichere Tatsachen ergeben. Eine Reihe von Forschern untersuchten die Becherzellen des Darms (CAJAL, NASSONOV, BOWEN); NASSONOV (3) studierte u. a. die Pancreaszellen der Maus nach vorsichtiger Pilocarpininjektion, wodurch die Zellen sekretleer gemacht waren. Aus den Arbeiten geht einwandfrei hervor, daß die Sekretgranula zuerst in derjenigen Zellregion auftreten, in der der G.A. liegt (vgl. die Abb. 3). Es muß als ein glücklicher Griff bezeichnet werden, wenn neuerdings NASSONOV (6) nach dem Vorbilde von JASSWOIN (2) durch Einführung eines Farbstoffes in den lebenden Organismus den Ort der Sekretbildung festzustellen suchte

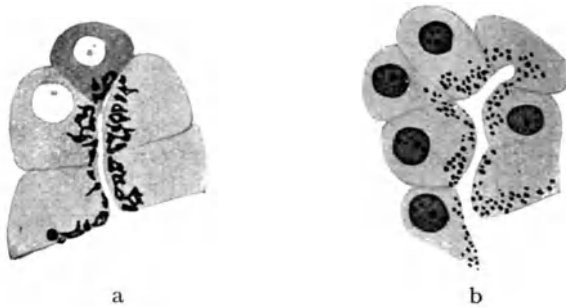


Abb. 4. *Lacerta vivipara*, Leberzellen. a G.A. nach Osmierung; b Trypanblauspeicherung am 2. Tage nach intraperitonealer Injektion von 1 ccm einer 1proz. Trypanblaulösung. 0,5 ccm pro Tag. Die bei b schwarz gehaltenen Punkte stellen die im Präparat blauen Trypanblaugranula vor.  
(Nach NASSONOV [6], etwas verändert.)

und mit dem Ort des G.A.s verglich. Als Farbstoff wurde Trypanblau (ein saurer Farbstoff) gewählt; und gerade dieser erfüllt eine Bedingung, die gefordert werden mußte. Nach den Untersuchungen von v. MOELENDORFF (1) kann wohl als sicher angesehen werden, daß die sauren Vitalfarbstoffe im Gegensatz zu den basischen nicht an vorgebildeten Granulis in der Zelle niedergeschlagen werden, sondern daß sie in der lebenden Zelle in neugebildeten Granulis aufgestapelt werden. Das Auftreten von Trypanblaugranulis beruht also auf vitalen Zellprozessen. Es hat sich nun sowohl bei JASSWOIN in den Zellen der Tubuli contorti der Niere, als bei NASSONOV in verschiedenen Geweben (ebenfalls Nierenhauptstückzellen, Leberzellen) ergeben, daß Typanblaugranula zuerst in derjenigen Zellregion auftreten, in der der G.A. liegt (Abb. 4). Es ist allerdings technisch noch nicht gelungen, an ein und derselben Zelle den G.A. und Trypanblaugranula im Präparat darzustellen. Aber besonders in solchen Zellen, in denen der G.A. eine charakteristische

Lage hat (Leberzellen von *Lacerta vivipara*), ist die topographische Übereinstimmung frappant und überzeugend.

Wir erwähnten schon, daß JASSWOIN mit seiner Methodik und mit der Feststellung, daß der G.A. in den Nierenhautstückzellen wandert, die Fragen entscheiden zu können glaubt, ob diese Zellen secernieren oder resorbieren. Doch hat er diese schwere Aufgabe in seiner Arbeit offenbar nicht vollkommen gelöst. Wir kamen oben zu dem Ergebnis, daß ein zwingender Schluß auf die Sekretionsrichtung allein aus der Lage des G.A. nicht möglich ist; aus den Versuchen mit Vitalfarbstoffen an Nierenzellen aber hat sich ergeben (vgl. NOLL, v. MOELLENDORFF [3]), daß zwischen „Speicherung“ und „Sekretion“ streng zu scheiden ist, und daß das Auftreten von Farbstoffgranulis ein „Speicherungs“phänomen ist. Aus der Arbeit von JASSWOIN geht nicht ganz klar hervor, ob er diese beiden Vorgänge streng auseinander hält.

Wir stellen also auf Grund von Forschungen an einer Anzahl von Drüsenzellarten fest, daß die *ersten Sekretgranula in dem vom G.A. eingenommenen Plasmabezirk auftreten. Ich halte dies bei der heute möglichen Erkenntnis für die wichtigste Tatsache im Rahmen des Problems: Beziehung zwischen G.A. und Sekretbildung.*

Zu Frage 3. Von einer Reihe von Autoren ist angegeben, daß mit fortlaufender sekretorischer Tätigkeit der Zellen, d. h. mit zunehmender Granulazahl das G.A.-Netz (es handelt sich fast ausschließlich um Wirbeltierzellen mit netzförmigem G.A.) größer wird, seine Fäden den Zelleib distalwärts weiter durchziehen, schließlich in der Masse der Sekretkörner in einzelne Brocken zerfallen, die dann allmählich schwerer imprägnierbar werden und schließlich häufig verschwinden. Es wäre dann anzunehmen, daß aus dem bleibenden, am meisten basal gelegenen Rest des G.A. dieser sich nach Abgabe des Sekrets regeneriere. Dies Verhalten des G.A. ist nicht für alle Fälle bestätigt worden, manchmal bleibt der G.A. ohne Fragmentation in einer für bestimmte Drüsenzellen charakteristischen Lage zurück. BOWEN (17) glaubt auf Grund seiner sehr ausgebreiteten, aber, wie mir scheint, allzu summarischen Untersuchungen zwischen dem Verhalten des G.A. in mukösen und dem in serösen Drüsenzellen unterscheiden zu können; in späteren Stadien der Sekretbildung behält der G.A. in den mukösen eine mehr umschriebene Lage, während in den serösen seine Stränge sich weit durch die Masse der Sekretgranula verzweigen. Dieser morphologische Unterschied, den BOWEN mit der verschiedenen Art des Sekretreifens erklären will, ist aber nicht als allgemein gültig anzusehen. So berichtet BOWEN selbst, daß in Pancreaszellen verschiedener Urodelenformen auch im Stadium stärkster Füllung mit Granulis das G.A.-Netz ganz verschiedene Lagen einnimmt. Ganz unmöglich wird eine solche Klassifizierung für Drüsen von Wirbellosen, in denen ein diffuser G.A. vor-

kommt. Wie weit derartige morphologische Änderungen mit der Zellfunktion in Zusammenhang zu bringen sind, bleibt sehr zweifelhaft. In manchen Fällen muß auch die besonders von CAJAL geäußerte Möglichkeit einer mechanischen Wirkung der Granulaanhäufung auf den G.A. in Betracht gezogen werden. Angesichts der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen und des Mangels tieferen Einblicks in die physiologischen Verhältnisse der Drüsenzellen kann die gestellte Frage heute nicht in vollem Umfange bejaht werden.

**Beziehungen zwischen dem einzelnen Sekretgranulum und den einzelnen Strukturteilen des GOLGI-Apparates.** Die Feststellung solcher Beziehungen, die sich in dem Auftreten der ersten Sekretgranula innerhalb der G.A.-Substanz äußern würden, bedeutet cytologisch ungemein viel für die Beurteilung eines Zusammenhanges zwischen G.A. und Sekretbildung. Es ist daher mehr oder weniger bewußt stets großes Gewicht darauf gelegt worden. Doch scheint mir eine Lösung dieses wichtigen Problems heute noch nicht allgemein möglich zu sein, dies aus mehreren Gründen:

1. Sind wir noch im Unklaren über die wirkliche Struktur des G.A., insbesondere was seinen schon mehrmals erwähnten morphologischen Doppelcharakter angeht.

2. Sind wir noch allzusehr den Launen der Technik preisgegeben; gerade einwandfreie und stabile Technik ist aber Voraussetzung für die Herstellung oben genannter Beziehungen. Es wird daher zunächst eine Folge dieser großen Schwierigkeit sein, wenn trotz der großen Zahl untersuchter Drüsenzellen uns in *ganz wenigen Fällen der enge topographische Zusammenhang zwischen dem Sekretgranulum und dem G.A. festgestellt* und befriedigend abgebildet ist, und es bleibt auch hier noch unklar, welche Rolle die Technik dabei gespielt hat.

Die meisten Forscher haben sich damit begnügen müssen, die im vorigen Abschnitt erwähnten allgemeinen topographischen Beziehungen festzustellen. BOWEN (17, 18), der an einem großen Material das Verhalten des G.A. in Drüsenzellen untersuchte, muß in seiner jüngsten Veröffentlichung bekennen, daß es ihm in keinem Falle gelungen ist, die gesuchten engen topographischen Beziehungen zu finden. Wo von verschiedenen Untersuchern ein Vorhandensein solcher Beziehungen, d. h. also ein Auftreten erster Granula *innerhalb* der G.A.-Substanz mitgeteilt wird, stellen sich bei kritischer Prüfung der Abbildungen oft Zweifel ein. Ich will dagegen kurz auf einige, wie mir scheint, gut begründete Fälle hinweisen. NASSONOV (3) bildet frühe Sekretionsstadien in Nebenhodenzellen der Maus ab, in denen deutlich die ersten Sekretropfen innerhalb der geschwärzten Substanz auftreten. Etwas weniger deutlich ist eine Abbildung einer Pancreaszelle der Maus in frühem Sekretionsstadium. LUDFORD (7) berichtet und zeichnet dasselbe in Talgdrüsenzellen der Maus. Der G.A. nimmt hier bei Beginn der Sekret-

bildung diffusen Charakter an; es heißt dann: „At this early stages certain of the GOLGI Bodies seem to be applied to the surface of vacuoles“; diese Vacuole hält LUDFORD für die jüngsten Stadien sichtbaren Sekrets. Die G.A.-Körper bleiben auch weiterhin an der Oberfläche der sich vergrößernden Vacuole liegen. Es liegt hier zum mindesten der Fall vor, der auch sonst noch öfter beobachtet und abgebildet ist: daß Teile des G.A. den heranwachsenden Granulis in Form von Schalen oder Halbmonden anliegen. Dies hat NASSONOV für eine Reihe von Drüsen beschrieben, ferner BOWEN sehr deutlich für Speicheldrüsenzellen von *Limax* und neuerdings für Bürzeldrüsenzellen (18), die einen diffusen G.A. haben. Dasselbe konnte ich an Drüsenzellen der Mitteldarmdrüse von *Astacus* feststellen. Dieser morphologische Zusammenhang ist aber deutlich erst an ziemlich großen Granulis zu erkennen. Es ist bisher nicht genau festzustellen, welcher Art diese Beziehung sind; in manchen Fällen wird die Lage der Teile zueinander rein mechanisch durch die Druckverhältnisse in den Zellen bedingt sein. Für die Frage nach dem *ersten* Auftreten der Granula können die letztgenannten Beziehungen nicht ausgewertet werden, wenn nicht der ganze Sekretionscyclus beobachtet ist.

**GOLGI-Apparat und Ausstoßung des Sekrets.** Wir sahen oben, daß im Zustand der stärksten Beladung mit Sekretgranulis der G.A. ein ganz verschiedenes Verhalten zeigt. Er kann wirklich oder scheinbar zum größten Teil verschwunden sein; er kann in Netzform oder aufgelöst die ganze Granulamasse durchsetzen; er kann sich mehr oder weniger weit von der Sekretansammlung kernwärts zurückgezogen haben. Es war auch schon betont, daß in der Vielheit dieser Erscheinungen trotz der Bemühungen BOWENS noch kein befriedigendes System gebracht werden kann. Es kommt nun darauf an, zu entscheiden, ob die Erscheinungen, die am G.A. bei der Sekretabgabe zu beobachten sind, Schlüsse auf einen ursächlichen Zusammenhang zwischen G.A.-Veränderung und Sekretausstoßung zulassen, oder ob sie lediglich als Begleiterscheinungen des Abgabeprozesses aufzufassen sind. Beziehungen zwischen Art der Sekretabgabe und morphologischem Bild des G.A. in der sekretreichen Drüsenzelle lassen sich nicht herstellen; es spricht auch wenig dafür, daß sie überhaupt bestehen. Andererseits sind Mitteilungen darüber, was mit dem G.-A. bei Sekretabgabe geschieht, sehr spärlich. BOWEN (18) erwähnt neuerdings, daß in dem nicht mehr in Zellen eingeschlossenen Drüsensekret (HARDERSche Drüse vom Kaninchen, Bürzeldrüse vom Hühnchen und Ente) Elemente des G.A. beobachtet sind. BRAMBELL (3) hat nun gerade mit dem Auge auf das Verhalten des G.A. bei der Sekretabgabe alveoläre Drüsen und Epithel von Oviducts des Huhns untersucht. Während in den alveolären Drüsen vom G.A. nichts mit ausgeschieden wird, will er in den Epithelzellen einen Sekretionscyclus gefunden haben, der mit der

teilweisen oder vollständigen Ausstoßung des G.A. aus der Zelle endet. Es soll darauf eine Neubildung des Apparates in der Zelle stattfinden. Wenn diese Angaben den Tatsachen entsprechen, würden sie in erster Linie die bisher im Hintergrunde des Interesses stehende, aber sehr wichtige Frage nach der Regeneration des G.A. zu Beginn eines neuen Sekretionscyclus in ein neues Licht rücken. Aber die Ergebnisse scheinen mir keineswegs sicher zu sein. Erstens ist die Darstellung dieses Sekretionscyclus allzu konstruktiv; zweitens sind zum Nachweis der Strukturen in erster Linie nur Silbermethoden verwandt. Auf jeden Fall sollte die Mitteilung zur Nachprüfung reizen.

**Zusammenfassung.** Der Gedanke, daß der G.A. innig bei der Sekretbildung beteiligt sei, ist schon früh ausgesprochen worden, ohne daß eine allzu intensive Beschäftigung mit diesem Problem stattgefunden hätte. Sicher ist die weithin angenommene Beziehung zwischen Mitochondrien und Sekretbildung mit daran Schuld gewesen, daß der G.A. weniger beachtet wurde. Mit den Veröffentlichungen von NASSONOV wurde das Interesse am G.A. in Drüsenzellen sehr stark; die Bearbeitung eines großen Materials und der Vergleich mit Ergebnissen an anderen Gewebsarten führten schließlich zu immer bestimmteren Formulierungen, die sich auch auf das Wesen des G.A. im allgemeinen beziehen. NASSONOV (3) glaubt einen Vergleich zwischen der Stoffwanderung im Organismus und in der Drüsenzelle durchführen zu können, und sagt dann: „Von diesem Standpunkte aus kann das Binnennetz mit vollem Recht ‚Zelldrüse‘ genannt werden“ (S. 168). Doch werden mit derartigen Analogien keine Rätsel gelöst und außerdem können sie zu falschen Auffassungen führen; denn die Grundlagen für so weitgehende Schlüsse betreffend der Funktion des G.A., wie sie ein solcher Anspruch voraussetzt, sind noch gar nicht vorhanden. NASSONOV (6) selber legt neuerdings auf Grund seiner oben erwähnten Trypanblauversuche dem G.A. eine andere Funktion bei. Da Trypanblau unverändert am G.A. wieder ausgeschieden wird, nimmt er dasselbe für das Drüsensekret an und meint, „daß sich die Tätigkeit des GOLGI-Apparates auf die elektive Konzentration dieses Sekrets und auf die Bildung von Granula oder Vacuolen beschränkt“ (S. 500). Es ist nun sicher noch nicht statthaft, den Trypanblauversuch vollkommen in Parallele mit der Sekretbildung zu setzen; es sei nur an die meistens beobachtete „Reifung“ der Drüsengranula erinnert. Aber ein wertvoller Fingerzeig für weitere Forschung ist mit dem NASSONOVschen Versuch gegeben.

Ich glaube, daß die heute vorliegenden Ergebnisse an Drüsenzellen folgendermaßen zusammengefaßt werden können: *Sekretbildung und G.A. stehen in einer bedeutenden Anzahl untersuchter Drüsen in einem gewissen Zusammenhang, über dessen wirkliche Natur sich jedoch noch gar nichts aussagen läßt.* Zwingend für die Annahme dieses Zusammen-

hanges ist die Tatsache, daß in manchen Drüsenzellen mit eindeutig lokalisiertem G.A. die ersten Sekretgranula stets in der Region des G.A. auftreten. Sehr beachtenswert und ein bedeutendes Hilfsmittel für die Forschung ist ferner die Feststellung der Beziehung des G.A. zur Zellpolarität. Dagegen kann über die intimen morphologischen Beziehungen zwischen G.A. und Sekretgranulis noch nichts Sicheres und Allgemeines ausgesagt werden. Daher dürfte es auch angebracht sein, die von NASSONOV eingeführten Bezeichnungen „gebundenes“ Sekret und „freies“ Sekret nicht ganz so allgemein zu gebrauchen, wie ihr Urheber es tut. NASSONOV nennt das Sekret „gebunden“, solange es in engem Zusammenhang mit der G.A.-Substanz steht; wird diese Verbindung aufgehoben, so ist das Sekret „frei“; zeitlich geht immer der „gebundene“ Zustand voran. Vor Verallgemeinerungen ist deshalb zu warnen, weil wir nicht wissen, ob tatsächlich der Grad von „Gebundenheit“, wie ihn NASSONOV versteht, vorhanden ist; vor allen Dingen aber auch deshalb, weil nicht feststeht, ob jedes in der Zelle gebildete Sekret auch nur in lockerer topographischer Beziehung zum G.A. steht. Allem Anschein nach kann Sekret unter Umständen auch durch Vermittelung des Zellkernes gebildet werden (LUDFORD [8]) oder es entsteht frei im Grundplasma; und es bleibt auch die Möglichkeit der Sekretbildung durch Mitochondrien, wenn diese auch in den von NASSONOV untersuchten Fällen nicht vorhanden zu sein scheint. Wir haben also zu beachten, daß die Sekretbildung im gewissen topographischen Zusammenhang, wie er oben gekennzeichnet wurde, mit dem G.A. wohl nur *eine*, wenn auch vielleicht recht weit verbreitete Bildungsart ist.

## 2. NASSONOVs Befunde an Protozoen.

In dem Bemühen, dem G.A. bei Protozoen nachzugehen, hat NASSONOV (4 und 5) an verschiedenen Objekten die Osmierungsmethode angewendet. Er hat folgende Tiere untersucht:

*Paramecium caudatum.*

*Lionotus folium.*

*Nassula lateritia.*

*Campanella umbellaria.*

*Epistylis gallea.*

*Zoothamnium arbuscula.*

*Vorticella spec.*

*Chilomonas paramecium.*

*Chilodon spec.*

*Dogielletta sphaerii.*

Er fand, daß bei allen Tieren der ersten Gruppe die Wand der kontraktilen Vacuole imprägnierbar war (Abb. 5); bei den beiden Tieren der zweiten Gruppe war es nicht die Wand der Vacuole, die geschwärzt

war, sondern ein Gebilde, das wie ein Gürtel die Vacuole umgibt (Abb. 6). Er glaubt, die imprägnierten Gebilde dieser Protozoen mit dem G.A. der Metazoenzelle homologisieren zu können, und zwar aus folgenden

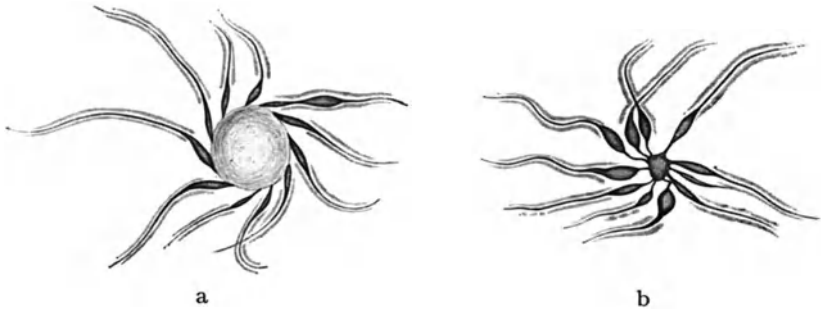


Abb. 5. *Paramecium caudatum*, kontraktile Vakuole. a In Diastole; b in Systole. Osmiummethode. (Nach NASSONOV [4].)

Gründen: Beide Gebilde verhalten sich histochemisch gleich. Auf Grund seiner Studien an Drüsenzellen zieht er den Schluß, daß der G.A. eine sekretorische Funktion hat. Die osmotische Theorie der kontraktilen Vacuole verlangt nun, daß das die Vacuole umgebende Plasma die Fähigkeit hat, eine osmotisch wirksame Substanz in das

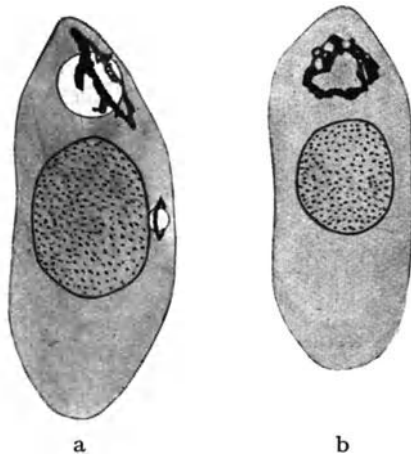


Abb. 6. *Dogiella sphaeris* (Infus. astom.), Exkretionsapparat. a in Diastole; Tier bei Beginn der Teilung, rechts vom Kern neuer, kleiner Exkretionsapparat; b in Systole. Osmiummethode. (Nach NASSONOV [5].)

Innere der Vacuole abzuscheiden, das dann hypertonisch im Vergleich zum Plasma ist. Diese Substanz würde dann das aus dem Körper herauszuschaffende Wasser osmotisch in die Vacuolen hineinsaugen. NASSONOV schreibt nun der von ihm imprägnierten Vacuolenwand

diese sekretorische Funktion zu. Da außerdem vieles dafür spricht, daß an dem Aufbau des G.A. Lipide stark beteiligt sind, so projiziert er auch diese Eigenschaften in seine Vorstellungen hinein, die er dann etwa folgendermaßen formuliert: Die lipide Wand der kontraktilen Vacuole hat

1. eine sekretorische Funktion, indem sie bestimmte osmotisch wirksame Stoffe aus dem Plasma in die Vacuolen hinein ausscheidet;
2. eine osmotische Funktion, indem sie als semipermeable Membran allein das durch die vorhin ausgeschiedene Substanz angesaugte Wasser durchläßt.

Die Homologisierung des G.A. mit diesem Exkretionsapparat wird NASSONOV dadurch erleichtert, daß die Gestalt des osmiophilen Gürtels bei *Chilodon* und *Dogielella* außerordentlich an den G.A. gewisser Metazoenzellen erinnert. Die kontraktile Vacuole selbst ist in diesen Fällen ohne geschwärtzte Membran. Daß aber der osmierte Gürtel mit der Exkretion zu tun hat, schließt NASSONOV daraus, daß bei Systole in ihm eine Menge kleiner Vacuolen (= „gebundenes Sekret“) auftreten, die bei Diastole wieder verschwinden (Abb. 6).

Daß z. B. bei *Paramaecium* die kontraktile Vacuole und die zuführenden Kanäle überhaupt eine scharf abgesetzte Membran haben, ist neuerdings auch von v. GELEI und HOWLAND bestätigt worden. Wieweit sonst die von NASSONOV vorgetragene Ansicht, die allzusehr von unbewiesenen Hypothesen über den Bau und das Wesen des G.A. durchsetzt ist, zu Recht besteht, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

#### D. Allgemeine Gesichtspunkte und Ausblicke.

Es mußte in erster Linie meine Aufgabe sein, alles das, was über den G.A. und seine Beziehungen zum Zelleben mitgeteilt ist, kritisch zu betrachten, die strittigen Punkte zu betonen, das Tatsächliche von dem Möglichen zu trennen. Aus dieser Betrachtung hat sich meiner Meinung nach ergeben, daß eine weitgehende funktionelle Deutung des G.A.s heute noch nicht möglich ist. Es ist eine gewisse Anzahl gut fundierter Beobachtungen vorhanden, die einen Zusammenhang zwischen Zellfunktion und G.A. beweisen (Akrosombildung, Dotterbildung, Sekretbildung). Es ist auch ganz im Sinne wissenschaftlicher Forschung, wenn man nunmehr versucht hat, diese Erscheinungen unter einen gemeinsamen Begriff zusammenzufassen. Dies ist in verschiedenster Form gemacht worden. HIRSCHLER (2, 4) faßt auf Grund rein strukturmorphologischer Untersuchungen den G.A. als ein Substanzsystem, das die Aufgabe hat, zwei verschiedene Phasen des Plasmas voneinander zu trennen: Die „Apparathülle“ soll den „Apparatinhalt“ von dem umgebenden Plasma isolieren. NASSONOV versucht das Wesen des G.A. dadurch zu begreifen und zu erklären, daß er ihn funktionell als „Zelldrüse“ oder als Granulabildner bezeichnet. Ähnlich verallgemeinert



BOWEN, wenn er Akrosombildung und Sekretbildung unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte betrachtet: In beiden Fällen hat der G.A. die Eigenschaft, bei der Herausbildung bestimmter Differenzierungsprodukte in irgendeiner Weise tätig zu sein: einerseits bei der Sekret-, andererseits bei der Akrosombildung. Die morphologischen Etappen sind in der Tat zum Teil sehr übereinstimmend, wenn man z. B. die Sekretbildung in den Darmschleimzellen von *Triton* (NASSONOV) mit der Akrosombildung bei *Chelanops* (SOKOLOV) vergleicht. Auch in letzterem Falle treten die ersten Vacuolen, die später zum Akrosombläschen zusammenfließen, innerhalb der G.A.-Substanz auf.

Es sind zum Teil noch unbestimmtere Ansichten über die Tätigkeit des G.A. geäußert worden. Ich glaube, daß man sich *heute noch hüten muß, angesichts der Mannigfaltigkeit morphologischer Gestaltungsvorgänge in der Zelle* (Dotterbildung, Beteiligung vom Kern an der Sekretion), *der Betätigung des G.A. im Zelleben eine allgemeine Formel zu geben.* Als Ziel muß das freilich bestehen bleiben, solange nicht erwiesen ist, daß das, was man in den verschiedensten Zellen als G.A. beschrieben hat, ungleichartige Strukturen sind. Es ist auch noch nicht möglich, mehr als Vermutungen über den Substanzcharakter des G.A. zu äußern, da wir über das Wesen chemischer Reaktionen innerhalb der Zellen wenig wissen. Es muß bei dem vorliegenden Material noch mehr dem persönlichen Empfinden des einzelnen überlassen werden, ob er den G.A. als einen Zellbezirk auffassen will, in welchem etwas anderes vorgeht als in der Umgebung, oder welcher stofflich anders zusammengesetzt ist. Soweit eine Entscheidung hierüber überhaupt möglich ist, muß sie künftigen histophysiologischen Untersuchungen überlassen werden. Wenn ich im Verlaufe der Arbeit des öfteren den Ausdruck „G.A.-Substanz“ gebraucht habe, so will ich mich noch nicht für eine dieser beiden Denkart entschieden haben; sondern damit ist lediglich ausgedrückt, daß der G.A. bisher nur morphologisch faßbar ist.

Aber um einen genaueren Einblick in das Wesen des G.A. zu erhalten, darf heute nicht mehr der Hauptwert auf Erweiterung des Materials gelegt werden, sondern auf Vertiefung der bisherigen Erkenntnisse durch monographische Bearbeitung eines einzelnen Falles. Es erscheint mir heute nicht mehr wesentlich fördernd, wenn eine große Anzahl von Drüsen rein histologisch auf den G.A. hin bearbeitet werden, wie es etwa BOWEN tut; sondern es muß an einem Material, an dem die Funktion eindeutig und nach verschiedenen Seiten gut erforscht ist, unter weitestgehender Ausnutzung des Experimentes gearbeitet werden. Die Auswahl des Materiales kann nach verschiedenen Gesichtspunkten erfolgen. Bei Drüsenzellen würde man etwa einen Fall untersuchen, in dem das Sekret chemisch oder physiologisch exakt faßbar ist. Es ist dann dafür Sorge zu tragen, daß der ganze Zellprozeß histologisch *und* physiologisch durchgearbeitet wird. Einen physio-

logischen Ablauf histologisch zu fassen, ist z. B. durch die Methode der „Stufenuntersuchungen“ ermöglicht (HIRSCH); wie der ganze Vorgang greifbar wird, bedarf der jedesmaligen Überlegung. Die Einsicht, daß es für weitere Forschungen betreffs des G. A. in erster Linie auf die Ausarbeitung einer exakten Methodik ankommt, scheint mir — neben der Erkenntnis, daß verallgemeinernde Schlüsse über die Funktion des G. A. noch nicht möglich sind — das wichtigste Ergebnis dieser Arbeit zu sein.

### Literatur.

In dem Literaturverzeichnis sind in erster Linie nach 1920 erschienene Arbeiten berücksichtigt. Für frühere Arbeiten sei auf die Verzeichnisse in den Referaten von DUESBERG (1, 2) und von COWDRY (General Cytology [5]) verwiesen.

- ACCOYER: Coloration vitale et postvitale du chondriome et des vacuoles des cellules de l'épithélium choroïdien chez le Rât blanc. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 1924.
- ALVARADO, S.: Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen der Paraphyse von *Mnium cuspidatum*. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 41. 1923.
- AVEL, M. (1): Sur l'appareil de GOLGI des hématies de Grenouille. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 90, 794. 1924.
- (2): Sur l'appareil de GOLGI du rein de la Grenouille rousse et du *Triton alpestre*. Ebenda 90, 794. 1924.
- (3): Sur les propriétés physiques de l'appareil de GOLGI. Ebenda 93. 1925, juin.
- (4): Appareil de GOLGI et vacuome. Bull. d'hist. appl. 2. 1925.
- (5): Vacuome et appareil de GOLGI chez les Vertébrés. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 180, 959. 1925.
- BACHE-WIIG, S., Mlle.: Sur le vacuome d'*Erysiphe graminis*. Ebenda 180, 309. 1925.
- BERG, W. (1): Über spezifische, in den Leberzellen nach Eiweißfütterung auftretende Gebilde. Anat. Anz. 42, 251—62. 1912.
- (2): Über funktionelle Leberzellstrukturen. I. Arch. f. mikroskop. Anat. 94, 518—67. II. Ebenda 96, 54—76. 1922.
- BHATTACHARYA et BRAMBELL, R.: The GOLGI Body in the erythrocytes of the *Sauropsida*. Anat. Journ. of microscop. science 69, 357. 1925.
- BOVERO, A.: Algumas observações sobre a fina histologia da cellula nervosa. Bol. de la soc. med. chirurg. de S. Paulo Nr. 7. 1921.
- BOWEN, R. H. (1): Studies on insect spermatogenesis. I. The history of the cytoplasmic components of the sperm in *Hemiptera*. Biol. bull. of the marine biol. laborat. 39. 1920.
- (2): On the formation of the sperm in *Lepidoptera*. Quart. journ. of microscop. science 66, 595. 1922.
- (3): On the idiosome, GOLGI Apparatus and acrosome in the male germ cells. Anat. record 24, 159. 1922.
- (4): Studies on insect spermatogenesis. II. The components of the spermatid and their role in the formation of the sperm in *Hemiptera*. Journ. of morphol. 37. 1922/23.
- (5): Desgl. III. On the structure of the Nebenkern in the insect spermatid and the origin of Nebenkern patterns. Biol. bull. of the marine biol. laborat. 42. 1922.
- (6): Desgl. IV. The phenomenon of polymegaly in the sperm cells of the family *Pentatomidae*. Proc. of the Americ. acad. of sciences 57. 1922.

- BOWEN, (7): On certain features of spermatogenesis in Amphibia and Insects. *Americ. journ. of anat.* 30. 1922.
- (8): The origin of secretory granules. *Proc. of the nat. acad. of sciences Washington* 9. 1923.
- (9): The acrosome of the animal sperm. *Abstracts in zool. programm. Anat. record* 26. 1923.
- (10): On the acrosome of the animal sperm. *Anat. record* 28, 1—13. 1924.
- (11): On a possible relation between the GOLGI Apparatus and secretory products. *Americ. journ. of anat.* 33, 197. 1924.
- (12): Studies on insect spermatogenesis. VI. Notes on the formation of the sperm in *Coleoptera* and *Aptera*, with a general discussion of flagellate sperms. *Journ. of morphol.* 39. 1924.
- (13): Further notes on the acrosome of the animal sperm; the homologies of non-flagellate sperms. *Anat. record* 31, 201. 1925.
- R. H. (14): Notes on the topography of the GOLGI-App. in gland cells. *Science* 61, 545. 1925.
- (15): The GOLGI-App. — its structure and functional significance. *Anat. record* 32, 151. 1926.
- (16): Notes on the form and function of the GOLGI-App. in striated muscle. *Biol. bull. of the marine biol. laborat.* 50, 108. 1926.
- (17): Studies on the GOLGI-App. in Gland-Cells. I. Glands associated with the Alimentary Tract. *Quart. journ. of microscop. science* 70, 75—112. 1926.
- (18): Studies on the GOLGI-Apparatus in Gland-Cells. II. Glands producing lipoidal Secretions — the so-called Skin Glands. *Ebenda* 70, 193. 1926.
- (19): Preliminary notes on the structure of plant protoplasm. *Science* 63, 620. 1926.
- BRAMBELL, F. W. R. (1): The Activity of the GOLGI-Apparatus in the Neurones of *Helix aspersa*. *Journ. of physiol.* 1923.
- (2): The nature and origin of Yolk. Experimental studies of the oocytes of *Helix aspersa* and *Patella vulg.* *Brit. journ. of exp. biol.* 1, 501—507. 1924.
- (3): The part played by the GOLGI Apparatus in secretion. *Journ. of the roy. microscop. soc.* 1925.
- and GATENBY, J. B.: On the supposed homology of the GOLGI elements of the mammalian nerve cell and the Nebenkern batonettes of the genital cells of Invertebrates. *Sc. proc. of the roy. Dublin soc.* 17. 1924.
- CAJAL, R.: Algunas variaciones fisiologicas y patologicas del aparato reticular de GOLGI. *Trabajos del laborat. de investig. biol. de la univ. de Madrid* 12. 1915.
- CHLOPIN (1): Untersuchungen über Gewebskulturen der Axolotlorgane. *Sitzungsber. d. 1. russ. Kongr. d. Anat., Zool. u. Histol., Petersburg* 1923.
- (2): Beiträge zur Morphologie und zum Mechanismus der vitalen Granulafärbung. *Ber. d. biol. Inst. d. Univ. zu Perm* 3. 1924.
- CHLOPIN, N. G. und A. L.: Studien über Gewebskulturen in artfremdem Blutplasma. IV. Ein Beitrag zur Vitalfärbung explantierter Zellelemente. *Arch. f. exp. Zellforsch.* 1, 193—250. 1925.
- CHOLODNYJ, N.: Über die Metamorphose der Plastiden in den Haaren der Wasserblätter von *Salvinia natans*. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 41. 1923.
- CLARA, MAX (1): Beiträge zur Kenntnis des Vogeldarms. 2. Die Hauptzellen des Darmepithels. *Jahrb. f. Morphol. u. mikroskop. Anat., Abt. 2, Zeitschr. f. mikroskop.-anat. Forsch.* 6, 1. 1926.

- CLARA, MAX (2): Desgl. 4. Über das Vorkommen von Körnerzellen vom Typus der PANETHSchen Zellen bei Vögeln. *Ebenda* 6, 55. 1926.
- (3): Desgl. 5. Die Schleimbildung im Darmepithel mit besonderer Berücksichtigung der Becherzellenfrage. *Ebenda* 6, 256. 1926.
- CORTI, A. (1): L'apparato reticolare interno del GOLGI nelle cellule dell'epitelio intestinale di mammifero. *Bull. d. sc. med.*, Bologna 91. 1920.
- (2): Studi di morfologia cellulare. Lacunoma, Apparato interno del GOLGI, Trofospongio, Chondrioma, Idiosoma. *Ric. d. morfol.* 4, 313. 1924.
- (3): Il lacunoma delle cellule dell'epitelio intestinale dell'uomo. *Arch. ital. di anat. e di embriol.* 22, 1925.
- COURRIER, R. (1): Contribution à l'histophysiologie du corps thyroïde. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* 86, 869. 1922.
- (2): L'apparition de graisse osmiophile au cours du cycle sécrétoire de certaines cellules glandul. *Ebenda* 89, 589. 1923.
- et REISS, P.: Appareil réticulé de GOLGI et polarité sécrétoire des cellules parathyroïdiennes. *Ebenda* 86, 867. 1922.
- COWDRY (1): The reticular material of developing blood cells. *Journ. of exp. med.* 33. 1921.
- (2): The reticular material as an indicator of physiologic reversal in secretory polarity in the thyroid cells of the guinea pig. *Americ. journ. of anat.* 30, 25—37. 1922.
- (3): The significance of the internal reticular apparatus of GOLGI in cellular physiology. *Science* 58, 1—7. 1923.
- (4): La signification de l'appareil réticulaire interne de GOLGI en physiologie cellulaire. *Bull. d'histol.* 1. 1924.
- (5): *General Cytology.* Chicago 1924.
- DANGEARD, P. A. (1): Sur la nature du chondriome et son rôle dans la cellule. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* 166, 439. 1918.
- (2): Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome. *Ebenda* 169, 1005. 1919.
- (3): Plastidome, vacuome et sphérome dans *Selaginella Kraussiana*. *Ebenda* 170, 301. 1920. [709. 1920.
- (4): La structure de la cellule végétale et son métabolisme. *Ebenda* 170, — (5): Vacuome, plastidome et sphérome dans *Asparagus verticillatus*. *Ebenda* 171, 69. 1920.
- (6): Sur la formation des grains d'aleurone dans l'albumen du Ricin. *Ebenda* 172, 857. 1921.
- (7): Sur l'origin des vacuoles aux dépens de l'aleurone pendant la germination des Graminées. *Ebenda* 174, 319. 1922.
- (8): Recherches sur la structure de la cellule dans les Iris. *Ebenda* 174, 1654. 1922.
- (9): Sur l'évolution du système vacuolaire chez les Gymnospermes. *Cpt. rend. hebdom. des séances* 170, 120.
- DREW, A. H. (1): Preliminary tests on the homologue of the GOLGI Apparatus in plants. *Journ. of the roy. microscop. soc.* 1920. 295—97.
- (2): Growth and differentiation in tissue cultures. *Brit. journ. of exp. pathol.* 4. 1923.
- DUBOSCQ et GRASSÉ (1): Notes sur les protistes parasites des Termites de France. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* 90, 1442. 1924.
- (2): Notes sur les protistes parasites des Termites de France. Appareil de GOLGI, mitochondries et vésicules sous-flagellaires de *Pyrsonympha vertens* LEIDY. *Ebenda* 93, 154 u. 345. 1925.
- (3): L'appareil parabasal des Flagellées et sa signification. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* 180, 477. 1925.

- DUESBERG, J. (1): Plastosomen, „Apparato reticolare interno“ und Chromidialapparat. *Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* **20**. 1912.
- (2): Trophospongien und GOLGIScher Binnenapparat. *Anat. Anz.* **46**. 1914.
- (3): Cytoplasmic structures in the seminal epithelium of the Opossum. *Carn. inst. of Washington Cont. to embryol.* Nr. 28.
- EMBERGER, L. (1): Evolution du chondriome chez les Cryptogames vasculaires. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* **170**, 282. 1920.
- (2): Evolution du chondriome dans la formation du sporange chez les Fougères. *Ebenda* **170**, 469. 1920.
- (3): Etude cytologique de la sélaginelle. *Ebenda* **171**, 263. 1920.
- (4): Etude cytologique des organes sexuels des Fougères. *Ebenda* **171**, 735. 1920.
- (5): Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les Pteridophytes. *Arch. d. morphol. gén. et exp.* **1**. 1922.
- EMBERGER, L. (6): Evolution des plastides dans le regne végétale. *Rev. scient. Par.* **40**, 46—51. 1922.
- (7): A propos de résultats de SAFEHIN sur la cytologie des Lycopodiniées homosporées. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* **87**, 1396. 1923.
- (8): Nouvelle contribution à l'étude cytologique des Sélaginelles. *Ebenda* **87**, 1398. 1923.
- (9): Sur la cytologie des Lycopodiniées homosporées. *Ebenda* **87**, 1394. 1923.
- (10): Sur le système vacuolaire des Sélaginelles. *Ebenda* **88**, 218. 1923.
- (11): Remarque sur la cytologie des Sélaginelles. *Ebenda* **88**, 225. 1923.
- (12): Recherches sur le protoplasme des Lycopodiniées. *Arch. d'anat. microscop.* **19**. 1923.
- (13): Contribution à l'étude de la formation des plastides chez les Végétaux. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* **179**, 420. 1924.
- ESCHER, H.: Grundlagen einer exakten Histochemie der Fettstoffe. *Korresp.-Blatt Schweiz. Ärzte* **49**. 1919.
- FANANAS, J. R.: Nota preventiva sobre el aparato reticular de GOLGI del embrión de pollo. *Trabajos del laborat. de investig. biol. de la univ. de Madrid* **10**. 1912.
- DA FANO, C. (1): Method for the demonstration of GOLGI's internal Apparatus. *Journ. of physiol.* **53**. 1920.
- (2): On the so-called toning of sections stained by my modifications of the BIELSCHOWSKY method and by other reduced silver methods. *Ebenda* **53**. 1920.
- (3): Method for the demonstration of the GOLGI Apparatus in nervous and other tissues. *Journ. of the roy. microscop. soc.* **251**. 1920.
- (4): On GOLGI's Apparatus of transplantable Tumour Cells. *Seventh scient. rep. of the imp. cancer research fund, London.* **7**. 1921.
- (5): Changes of GOLGI's Apparatus in Nerve-cells of the spinal Cord following exposure to Cold. *Journ. of nerv. a. ment. dis.* 1921.
- (6): On GOLGI's internal Apparatus in different physiological conditions of the mammary gland. *Journ. of physiol.* **56**. 1922.
- (7): L'appareil interne de GOLGI dans les cellules d'une tumeur en voie de disparition spontanée. *Quart. journ. of microscop. science* **67**. 1923.
- (8): On GOLGI's internal Apparatus in spontaneously absorbing Tumour cells. *Ebenda. New series Nr. 267, 67, part III.* 1923.

- DA FANO C. (9): The canalicular apparatus within nerve cells of the spinal cord, spinal and sympathetic ganglion in vitamin B deficiency. Journ. of physiol. 57. 1923.
- (10): GOLGI'S Apparatus and NISSL'S substance of nerve cells of the spinal cord and ganglia in deficiency diseases. Ebenda 57. 1923.
- (11): Méthodes pour la démonstration de l'appareil interne de GOLGI. Bull. d'hist. 2, 216—28. 1925.
- FAURÉ-FREMIET, E. (1): La structure permanente de l'appareil excréteur chez quelques Vorticellides. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 93, 500. 1925.
- (2): Etat quiescent et état actif chez les amibocytes d'Arenicol. Ebenda 180, 396. 1925.
- FIRKET, J.: Etude histophysiologiques sur le mécanisme de la sécrétion urinaire. Arch. internat. de physiol. 18. 1921.
- FRIEDERICH, G.: Die Entstehung der Chromatophoren aus Chondriosomen bei *Helodea canadensis*. Jahrb. f. wiss. Botanik 61, 430—58. 1922.
- GATENBY, J. B. (1): The cytoplasmic Inclusion of the germ Cells. I. Lepidoptera. Quart. journ. of microscop. science 62. 1917.
- GATENBY, J. B. (2): II. *Helix aspersa*. Ebenda 62. 1917.
- (3): III. The spermatogenesis of some other pulmonates. Ebenda 63. 1918.
- (4): IV. Notes on the dimorphic spermatozoa of *Paludina* and the giant germ-nurse cells of *Testacella* and *Helix*. Ebenda 63. 1918.
- (5): The identification of intracellular structures. Journ. of the roy. microscop. soc. 147. 1919.
- (6): V. *Limnaea*. Quart. journ. of microscop. science 63. 1919.
- (7): VI. *Apanteles glomeratus*. Ebenda 64. 1919.
- (8): VII. The modern technique of cytology. Ebenda 64. 1920.
- (9): VIII. *Grantia compressa*. Journ. of the Linnean soc. 1920.
- (10): On the relationship between the formation of yolk and the mitochondria and GOLGI Apparatus during oogenesis. Journ. of the roy. microscop. soc. 151. 1920.
- (11): X. The gametogenesis of *Saccocirrus*. Quart. journ. of microscop. science 66. 1922.
- (12): Some notes on the gametogenesis of *Ornithorrhynchus paradoxus*. Ebenda 66. 1922.
- (13): A reinvestigation of the spermatogenesis of *Peripatus*. Ebenda 69, 629/42. 1925.
- and BHATTACHARYA, D. R.: Notes on the cytoplasmic inclusions in the spermatogenesis of the Indian Scorpion *Palamnaeus bengalensis*. Cellule 35. 1925.
- and LUDFORD, R. J.: Dictyokinesis in Germ Cells. Proc. of the roy. soc. of London 1921.
- and WOODGER, B. Sc. (1): On the relationship between the formation of yolk and mitochondria and GOLGI-Apparatus during oogenesis. Journ. of the roy. microscop. soc. 151, 129—56. 1920.
- (2): The cytoplasmic inclusions of the germ-cells. Part IX. On the origin of the GOLGI-Apparatus of the middle-piece of the ripe sperm of *Cavia*, and the development of the acrosome. Quart. journ. of microscop. science 65, 265—91. 1921.
- v. GELEI, J.: Nephridialapparat bei den Protozoen. Biol. Zentralbl. 45. 1925.
- GIL Y GIL, C.: El aparato reticular de GOLGI en el tejido fibroso. Trabajos del laborat. de investig. biol. de la univ. de Madrid 19. 1922.

- GIROUD, A. (1): Le chondriome peut-il considéré comme une émulsion? Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 90, 938. 1924.
- (2): Le chondriome, recherches sur sa constitution chimique et physique. Arch. d'anat. microscop. 21. 1925.
- GRASSE, P. P.: Vacuome et appareil de GOLGI des Euglènes. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 181, 482. 1925.
- GRYNFELT, E.: Etude cytologique sur la sécrétion de la glande pelvienne du Triton palmé. Cpt. rend. de l'assoc. des anat. 16, 9—15. 1921.
- GUILLIERMOND, A. (1): Mitochondries et système vacuolaire. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 166, 862. 1918.
- (2): Sur l'évolution du chondriome dans la cellule végétale. Ebenda 170, 194. 1920.
- (3): Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de polle de *Lilium candidum*. Ebenda 170, 1003. 1920.
- (4): Nouvelles recherches sur l'appareil vacuolaire dans les Végétaux. Ebenda 171, 1071. 1920.
- (5): Sur la coexistence dans la cellule végétale de deux variétés distinctes de mitochondries. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 83, 408. 1920.
- (6): Sur l'origine des vacuoles dans les cellules de quelques racines. Ebenda 83, 411. 1920.
- (7): Sur les relations entre le chondriome des champignons et la méta-chromatine. Ebenda 83, 855. 1920.
- (8): Caractères différentiels de l'appareil vacuolaire et du chondriome dans la cellule végétale. Ebenda 83, 1435. 1920.
- (9): Nouvelles remarques sur la coexistence de deux variétés de mitochondries dans les végétaux chlorophylliens. Ebenda 83, 1046. 1920.
- (10): A propos de la constitution morphologique du cytoplasme. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 172, 121. 1921.
- (11): Sur les microsomes et les formations lipoides de la cellule végétale. Ebenda 172, 1676. 1921.
- (12): Sur les caractères et l'évolution du chondriome dans les végétaux chlorophylliens. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 84, 197. 1921.
- (13): A propos l'origine de l'anthocyane. Ebenda 85, 98. 1921.
- (14): Sur la formation des chloroplastes dans *Elodea canadensis*. Ebenda 85, 462. 1921.
- (15): La constitution morphologique du cytoplasme dans la cellule végétale. Rev. gén. des sciences pures et appliq. Par. 32, 133—40. 1921.
- (16): Nouvelles observations sur l'origine des plastides dans les Phanérogames. Rev. gén. botan. 33, 401—19, 449—70. 1921.
- (17): Sur les éléments figurés du cytoplasme chez les Végétaux: Chondriome, appareil vacuolaire et granulations lipoides. Arch. de biol. 30. 1921.
- (18): Les constituants morphologiques du cytoplasme. Bull. biol. de la France et de la Belgique 54, 466—512. 1921.
- (19): Remarques sur la formation des chloroplastes dans le bourgeon d'*Elodea canadensis*. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 175, 283. 1922.
- (20): Sur l'origine et la signification des oléoplastes. Ebenda 86, 437. 1922.
- (21): Nouvelles observations sur les Saprolegniacées. Cellule 32, 432—54. 1922 .
- (22): Les chondriomes dans la cellule végétale. Cpt. rend. de l'assoc. des anat., 18. réunion Lyon 1923.
- (23): Nouvelles observations sur l'évolution du chondriome dans le sac embryonnaire des Liliacées. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 177, 1138.

- GUILLIERMOND, A. (24): Recherches sur l'évolution du chondriome pendant le développement du sac embryonnaire et des cellules mères des grains de pollen dans les Liliacées et sur la signification des formations ergastoplasmiques. Ann. des sciences nat. 6. 1924.
- (25): Le vacuome dans la cellule végétale. Bull. d'hist. appl. 2. 1925.
- (26): Sur les relations du système vacuolaire avec l'appareil réticulaire de GOLGI dans les Végétaux. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 182, 485. 1926.
- (27): Sur l'action des méthodes à imprégnation osmique sur les cellules végétales. Nouvelle contribution à l'étude de l'appareil de GOLGI. Ibid. 95, 442. 1926.
- (28): Appareil de Golgi et canalicules de Holmgren dans la plantule de Pois; leur assimilation aux grains d'aleurone et au vacuome. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 94, 993. 1926.
- et MANGENOT, G. (1): Sur la signification de l'appareil réticulaire de GOLGI. Ebenda 174, 692. 1922.
- (2): Observations cytologiques sur le mode de formation des essences. Ebenda 177, 600. 1923.
- GUTHRIE, M. J.: Cytoplasmic Inclusions in Cross-Activated Eggs of Teleosts. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B: Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. 2. 1925.
- HARVEY, L. A. (1): On the form and function of GOLGI Apparatus. Science progress 76. Avril 1925.
- (2): On the relation of the Mitochondria and GOLGI Apparatus to yolk-formation in the egg-cells of the common Earthworm, *Lumbricus terrestris*. Quart. Journ. of microscop. science 69, 291. 1925.
- HENNEGUY, L.-F.: Sur la situation de l'appareil de GOLGI dans les cellules folliculaires de l'ovaire de Cobaye. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 94, 764. 1926.
- HIRSCH, G. C.: Der Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen. Biol. Zentralbl. 38. 1918.
- und JACOBS, W.: Experimentelle Untersuchungen über das Wesen der Fixierung. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B: Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. 3. 1926.
- HIRSCHLER, J.: (1) Über die Plasmastrukturen (Mitochondr., GOLGI-Apparat u. a.) in den Geschlechtszellen der Ascariden. Arch. f. Zellforsch. 9. 1913.
- (2) Über Plasmastrukturen (GOLGischer Apparat, Mitochondrien u. a.) in den Tunicaten, Spongien und Protozoenzellen. Anat. Anz. 47. 1915.
- (3): Über die Plasmakomponenten (GOLGischer Apparat, Mitoch.) der weiblichen Geschlechtszellen. Arch. f. mikroskop. Anat. 89. 1916.
- (4): Über den GOLGischen Apparat embryonaler Zellen. Ebenda 91. 1918.
- (5): Sur les composants lipodifères du plasma des protozoaires. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 90, 891. 1924.
- (6): Sur une certaine ressemblance entre le noyau cellulaire, l'appareil de GOLGI et les mitochondries. Ebenda 93. 1925.
- HOWLAND, RUTH B.: Experiments on the contractile vacuole of *Amoeba verrucosa* and *Paramaecium caudatum*. Journ. of exp. zool. 40, 251—62. 1924.
- HYMAN, O. W.: Spermic dimorphism in *Fasciolaria tulipa*. Journ. of morphol. 37. 1923.
- ISHIMARU, SH.: Über den GOLGI-Apparat in den Schilddrüsenzellen. Folia anat. japon. 4, 13. 1926.
- JACOBS, W.: Die Beteiligung der Mitochondrien und des GOLGI-Apparates an der Sekretion. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges. 1915.



- JASSWOIN, G. (1): Über die Histogenese der Dentingrundsubstanz der Säugetiere. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. 102. 1924.
- (2): Zur Histophysiologie der Tubuli contorti der Amphibienniere. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B: Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. 2. 1925.
- JORDAN, H. E.: Mitochondria and GOLGI Apparatus of the giant cells of the red bone marrow. Americ. journ. of anat. 29, 117—138. 1921.
- JOYET-LAVERGNE, PH. (1): La structure cytoplasmique d'une Coccidie *Adelina dimidiata* A. SCHN., parasite de la scolopendre (*Scolopendra cingulata* LATR.). Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 177, 975. 1923.
- (2): L'appareil de GOLGI dans les schizozoïtes d'un Aggrégatide. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 90, 680. 1924.
- (3): Sur quelques caractères cytoplasmiques de l'anisogamie dans les sporadins des Grégarines. Ebenda 90, 1220. 1924.
- (4): Sur l'appareil de GOLGI des Sporozoaires. Ebenda 91, 995. 1924.
- (5): L'appareil de GOLGI dans la gamogonie de la Coccidie *Aggregata Eberthi*. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 178. 1924.
- (6): Sur l'évolution des éléments cytoplasmiques dans le cycle d'un Aggrégatidé (*Aggregata Eberthi*). Ebenda 178, 2200. 1924.
- (7): Les caractères cytoplasmiques de la sexualité dans les Grégarines. Ebenda 179, 1212. 1924.
- (8): Sur l'appareil de GOLGI des sporozoïtes de Grégarines. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 92, 1185. 1925.
- (9): Sur le chondriome des Sporozoaires et la sexualisation du cytoplasma. Ebenda 92, 1425—27. 1925.
- (10): Sur l'alvéoline et la constitution du cytoplasma dans les Sporozoaires. Ebenda 92, 1427—29. 1925.
- (11): Sur la coloration vitale au rouge neutre des éléments de GOLGI des Grégarines. Ebenda 94, 830. 1926.
- KARPOVA, LYDIA: Beobachtungen über den Apparat GOLGI (Nebenkerneln) in den Samenzellen von *Helix pomatia*. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B: Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. 2. 1925.
- KING, S. D.: Cytological observations on *Haplosporidium (Minchinia)* Chitonis. Quart. journ. of microscop. science 70, 147. 1926.
- et GATENBY J. B. (1): Les corps de GOLGI d'une coccidie. Ebenda Nr. 267. 1923.
- (2): Stages of GOLGI Bodies in Protozoa. Nature 111. 1923.
- (3): The GOLGI Bodies of a Coccidia. Quart. journ. of microscop. science. New series No. 267, 67, III. 1923.
- (4): Note on certain new bodies in *Opalina ranarum*, presumed to represent the GOLGI elements. Ebenda 70, 217. 1926.
- KOLATSCHEW: Cytologische Untersuchungen an den Nervenzellen der Mollusken. Russ. Arch. f. Anat., Hist. u. Embryol. 1. 1916.
- KOLLINER, M.: Über den GOLGischen Netzapparat bei einigen Wirbellosen. Arch. f. Zellforsch. 16. 1922.
- KOLMER: Über einige durch RAMON Y CAJALS Uran-Silbermethode darstellbare Strukturen und deren Bedeutung. Anat. Anz. 48. 1925.
- KOPSCH (1): Das Binnengerüst, Endopegma, in den Zellen der Tränendrüse des Menschen und der Epidermis der Cyclostomen. Zeitschr. f. d. ges. Anat. 76, 142. 1925.
- (2): Binnengerüst, Endopegma. Enzykl. d. mikroskop. Technik. 3. Aufl. 1. 1926.

- KOPSCH (3): Das Binnengerüst in den Zellen einiger Organe des Menschen. Jahrb. f. Morphol. u. mikroskop. Anat., Abt. 2: Zeitschr. f. mikroskop. anat. Forsch. 5, 221. 1926.
- KRJATCHENKO, M. D. D.: De l'activité des chondriomes pendant le développement des grains de pollen et des cellules nourricières du pollen dans *Lilium croceum* CHAIX. Rev. gén. de botanique 37, 193. 1925.
- KULL, HARRY: Die chromaffinen Zellen des Verdauungstractus. Zeitschr. f. mikroskop.-anat. Forschung 2, 163. 1925.
- LABURN, R. P. DE JOSÉ: El aparato reticular de GOLGI el tubérculo de *Solanum tuberosum*. Bol. d. soc. española biol. Año 6. 33, 104—107. 1916.
- LADREYT, F.: Les variations de la polarité fonctionnelle des glandes gastriques chez *Scyllium canicula* L. Bull. de l'inst. océan. Monaco Nr. 423. 1923.
- LAVIER, G.: Sur la fonction du corps parabasal de *Giardia*. Ann. parasit. human. et comp. 1923. 342—343. Ref. Zool. Ber. IV, 139. 1924.
- LEWITZKY, G. (1): Über die Chondriosomen bei Myxomyceten. Zeitschr. f. Botanik Jg. 16. 1924.
- (2): Die Chondriosomen in der Gonogenese bei *Equisetum palustre* L. Arch. f. wiss. Bot. 1, 1925.
- LEWY, F. H.: Die Veränderungen des fibrillären und canaliculären Apparates der Ganglienzellen im Senium. Verhandl. d. dtsh. pathol. Ges. 18.
- LINDENBERG, M. und AMOIN, M.: Sobre os capillares de secreção ou cytosolenulos das glandulas gastricas proprias dos *Dasypodidae*. São Paulo, Secção de Obras D. „O Estrado de S. Paulo“, 1922.
- LUDFORD, R. J. (1): Contributions to the study of the oogenesis of *Patella*. Journ. of the roy. microscop. soc. 1921.
- (2): The GOLGI Apparatus. Science progress 16, 644—48. 1922.
- (3): The Behaviour of the GOLGI Bodies during cell-division. Quart. Journ. of microscop. science 66, 151—58. 1922.
- (4): Experiments on the impregnation of the GOLGI Apparatus by means of Osmium tetroxide. Journ. of the roy. microscop. soc. 1924.
- (5): The distribution of the cytoplasmic organs in transplantable tumor cells, with special reference to dictyokinesis. Proc. of the roy. soc. of London (B) 1924.
- (6): Some modifications of the Osmic acid methods in cytological technique. Journ. of the roy. microscop. soc. 1925.
- (7): The general and experimental cytology of cancer. Ebenda 1925.
- (8): Cell organs during secretion in the epididymis. Ebenda (B) 98. 1925.
- (9): The cytology of tar tumors. Proc. of the roy. soc. of London (B) 98. 1925.
- and GATENBY, J. B.: Dictyokinesis in Germ Cells, or the Distribution of the GOLGI Apparatus during Cell division. Journ. of the roy. microscop. soc. 92, 235. 1921.
- LUTZ, H.: Physiologische und morphologische Deutung der im Protoplasma der Drüsenzellen außerhalb des Kerns vorkommenden Strukturen. Arch. f. Zellforsch. 16. 1922.
- MANGENOT, G.: Les constituants morphologiques du cytoplasma des Algues. Arch. de morphol. gén. et exp. 9. 1922.
- MASSENTI, G. (1): Sui rapporti fra apparato reticolare interno e centrosomi. Boll. soc. med. di Pavia, 1922.
- (2): Sui rapporti fra apparato reticolare interno, mitocondri e centrosomi. Arch. ital. di anat. e di embriol. 20, 1923.

- MASSON, M. P.: Polarité cellulaire et structure des tumeurs paradoxales. Bull. de l'assoc. franç. p. l'étude d. cancer 11, 1—20. 1922.
- MEHRA, H. R.: The atrium and the prostate gland in the microdrili. Quart. Journ. of Microscop. Science 69, 399—444. 1925.
- v. MOELLENDORFF, W. (1): Zur Morphologie der vitalen Granulafärbung. Arch. f. mikroskop. Anat. 90. 1918.
- (2): Die Bedeutung von sauren Kolloiden und Lipoiden für die vitale Farbstoffbindung in den Zellen. Ebenda 90. 1918.
- (3): Zur Histophysiologie der Niere. Speicherungsgranula, Niederschläge und partielle Cytoplasmanekrosen während der Ausscheidung von Fremdstoffen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 24. 1923.
- MONTI, RINA: L'apparato reticolare interno di GOLGI nelle cellule nervose dei Crostacei. Rend. d. R. accad. dei Lincei, Cl. sc. fis., mat. e nat. 28.
- MORELLE, J. (1): Les constituants cytoplasmiques dans le pancréas et leur rôle dans la sécrétion. Bull. de l'acad. roy. de Belgique, Cl. sci. 1923. 139.
- (2): La substance de GOLGI dans les cellules pancréatiques des Vertébrés. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 91, 1173. 1924.
- (3): La substance de GOLGI dans les cellules exocrines du pancréas. Ann. de la soc. scient. de Bruxelles 44. 1925.
- MORGAN, L. O.: On the cytoplasmic inclusions in the male germ cells of *Cyrtophyllus*. Anat. record 30, 305—19. 1925.
- MURRAY, M. R.: Secretion in the amitotic cells of the cricket egg follicle. Biol. Bull., Woods Hole 50, 210. 1926.
- NAGEOTTE, J.: Sur la solubilité des colorants lipo-solubles dans l'albumine et dans les constituants morphologiques de la cellule. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 91, 639. 1924.
- NASSONOV, D. N. (1): Recherches cytologiques sur les cellules végétales. Arch. russ. d'anat., d'histol. et d'embryol. 2. 1918.
- (2): Das GOLGISCHE BINNENNETZ UND SEINE BEZIEHUNG ZU DER SEKRETION. Untersuchungen über einige Amphibiendrüsen. Arch. f. mikroskop. Anat. 97. 1923.
- (3): Das GOLGISCHE BINNENNETZ UND SEINE BEZIEHUNG ZU DER SEKRETION (Fortsetzung). Morphologische und experimentelle Untersuchungen an einigen Säugetierdrüsen. Ebenda 100. 1924.
- (4): Der Exkretionsapparat (contractile Vacuole) der Protozoen als Homologon des GOLGISCHEN APPARATES DER METAZOENZELLEN. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. 103. 1924.
- (5): Zur Frage über den Bau und die Bedeutung des lipoiden Exkretionsapparates bei Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B: Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. 2, 87. 1925.
- (6): Die physiologische Bedeutung des GOLGI-APPARATES IM LICHT DER VITALFÄRBUNGSMETHODE. Ebenda 3. 1926.
- NATH, V. (1): Oogenesis of *Lithobius forficatus*. Proc. of the Cambridge Philos. Soc. (B.) 98. 1924.
- (2): Cell Inclusions in the Oogenesis of Scorpions. Proc. of the Roy. Soc. of London (B) 98, 44—58. 1925.
- (3): Mitochondria and spermatid formation, with particular reference to Moths, Scorpions and Centipedes. Quart. Journ. of Microscop. Science 69. 1925.
- NOACK: Untersuchungen über die Individualität der Plastiden bei Phanerogamen. Zeitschr. f. Botanik 13. 1921.
- NOËL et MANGENOT: Fonction élaboratrice du chondriome. Bull. d'hist. 2. 1925.

- NOLL, A.: Die Exkretion der Wirbeltiere. In: WINTERSTEINS Handb. d. vergl. Physiol. 2, 2. Hälfte. 1924.
- NUSSBAUM, J.: Über den sogenannten GOLGISCHEM Netzapparat und sein Verhältnis zu den Mitochondrien, Chromidien und anderen Zellstrukturen im Tierreich. Zusammenfassendes Sammelreferat. Arch. f. Zellforsch. 10, 357—67. 1913.
- PAPPENHEIMER, A. M.: The GOLGI Apparatus. Anat. record 11, 107—48. 1916.
- PARAT, M. (1): Contribution à l'histophysiologie des organes digestifs de l'embryon. L'apparition des glandes de BRUNNER, des cellules de KULTSCHITZKY etc. Cpt. rend. de l'assoc. des Anat. 19. Réunion, Strasbourg 1925.
- (2): Sur la constitution de l'appareil de GOLGI et de l'idiosome; vrais et faux distyosomes. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 182, 808. 1926.
- et BERGEOT, P.: Sur le prétendu contenu lipoidique de l'appareil de GOLGI. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 92, 868. 1925.
- et BHATTACHARYA, D. R.: Les constituants cytoplasmiques de la cellule génitale femelle. L'ovocyte de *Ciona intestinalis* L. Ebenda 94, 444. 1926.
- et BOURDIN, J.: Observations cytologiques sur l'épiderme d'embryons et d'alevins de Truite, vacuome et appareil de GOLGI. Ebenda 93, 317. 1925.
- et GAMBIER, E.: L'appareil de GOLGI des cellules génitales mâles du *Discoglossus* et du *Cobaya*. Ebenda 94, 748. 1926.
- PARAT, M. et GODIN, M. R.: Remarques cytologiques sur la constitution de la cellule cartilagineuse: chondriome, vacuome et appareil de GOLGI. Ebenda 93, 320. 1925.
- et PAINLEVÉ (1): Constitution du cytoplasma d'une cellule glandulaire: la cellule des glandes salivaires de la larve du *Chironome*. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 179, 543. 1924.
- (2): Observation vitale d'une cellule glandulaire en activité. Nature et rôle de l'appareil réticulaire interne de GOLGI et de l'appareil de HOLMGREN. Ebenda 179, 612. 1924.
- (3): Appareil réticulaire interne de GOLGI, trophosponge de HOLMGREN et vacuome. Ebenda 179, 844. 1924.
- (4): Rôle du vacuome (appareil de GOLGI) et du chondriome dans la formation des grains de sécrétion. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 92, 65. 1925.
- (5): Observations vitales sur les „Centrophormies“ et certaines „Central-kapseln“. Polarisation du vacuome et du chondriome. Ebenda 92, 250. 1925.
- (6): Techniques relatives à la démonstration du vacuome et à sa comparaison avec l'appareil de GOLGI. Ebenda 93, 315. 1925.
- (7): Ebenda 92, 767. 1925.
- (8): Sur l'exacte concordance des caractères du vacuome et de l'appareil de GOLGI classique. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 180, 1134. 1925.
- (9): Mise en évidence du vacuome (appareil réticulaire de GOLGI) et du chondriome par les colorations vitales. Bull. d'histol. 2. 1925.
- (10): L'appareil de GOLGI des cellules génitales mâles d'*Helix* et des autres pulmonés. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 94, 745. 1926.
- PARTINGTON, I. R. and HUNTINGFORD, D. B.: The reduction of osmic acid by lipoids. Journ. of the roy. microscop. soc. 1921.

- PASCUAL: Appareil du GOLGI du foie et pigment des fibres musculaires cardiaque et lisse. Trav. de laborat. rech. biol. de Madrid **22**. 1924.
- PENFIELD, W. G. (1): Alterations of the GOLGI Apparatus in Nerve-Cells. Brain 1920.
- (2): The GOLGI Apparatus and its relationship to HOLMGREN's trophosphonium in nerve cells. Comparison during retispersion. Anat. record **22**. 1921.
- PISCHINGER, A.: Beiträge zur Kenntnis der Speicheldrüsen, bes. der Glandula sublingualis und submaxillaris des Menschen. Zeitschr. f. mikroskop.-anat. Forschung **1**, 437. 1924.
- POISSON, R. (1): Les éléments cytoplasmiques figures et leur évolution au cours de la spermatogénèse chez *Notonecta maculata* FAB. (*Hém. Notonectidae*) Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **94**, 562. 1926.
- (2): Sur la constitution du chondriome, de l'appareil de GOLGI et de l'idiosome dans les cellules sexuelles mâles de *Notonecta maculata* Fab. (*Hémipt. Notonectidae*). Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **94**, 1007. 1926.
- POLICARD (1): Capacité des diverses segments du tube urinaire. Bull. d'histol. appl. **1**, 210. 1924.
- (2): Essai de détermination de la concentration en ions Hydrogène du contenu du vacuome de quelques cellules animales en culture. Ebenda **3**, 97. 1926.
- (3): Chondriome et vacuome des cellules sarcomateuses en croissance in vitro. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **94**, 531. 1926.
- RAU, A. S. and BRAMBELL, F. W. R.: Staining methods for the demonstration of the GOLGI Apparatus in fresh vertebrate and invertebrate material. Journ. of the roy. microscop. soc. 1925.
- and GATENBY, I. B.: Observations on the GOLGI Bodies in the living cell. Proc. of the roy. soc. of London (B) **97**, 400. 1925.
- RAU, A. S. and LUDFORD, R. I.: Variations in the Form of the GOLGI Bodies during the Development of neurones. Quart. journ. of microscop. science **69**, 509—17. 1925.
- REISS, P.: L'appareil de GOLGI dans les cellules glandulaires de l'hypophyse. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **87**, 255. 1922.
- DEL RIO-HORTEGA, P. (1): La glia de escasas radiaciones (oligodendroglia). Biol. soc. esp. hist. nat. **21**. 1921.
- (2): Sobre la existencia de filamentos especiales en el interior de las células hepáticas. Ebenda **21**. 1921.
- (3): Sobre las granulaciones argentofilas y otras estructuras de las células renales. Ebenda **21**, 459—71. 1921.
- RQUIER, G. C.: L'apparato reticolare interno. Riv. di patol. nerv. e ment. **18**, 1913 u. **25**, 1920.
- ROSSI, U.: Ancora sul probabile compito funzionale del tigroide e dell'apparato reticolare. Ann. d. facoltà med. e chir. di Perugia **26**. 1921.
- SAGUCHI, S. (1): Studies of the glandular cells of the frog's pancreas. Americ. journ. of anat. **26**. 1920.
- (2): Cytologic studies of LANGERHANS's islets, with special reference to the problem of their relation to the pancreatic acinus tissues. Ebenda **28**. 1920.
- SANCHEZ y SANCHEZ, M. (1): Sur la nature et la fonction de l'appareil réticulaire de GOLGI. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **175**, 1439. 1922.
- (2): Nota sobre la nutrition de los ovulos de *Cerianthus membranaceus*. Bol. soc. esp. hist. nat. **22**. 1922.

- SCHÜRHOFF, P. N.: Die Plastiden. In: Handb. d. Pflanzenanat. (herausg. v. LINSBAUER), Abt. I, Teil 1. Berlin 1924.
- SJÖVALL, E. (1): Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. Zugleich ein Versuch, die Wirkungsweise der Osmiumsäure zu analysieren. Anat. Hefte 30. 1906.
- (2): Ein Versuch, das Binnennetz von GOLGI-KOPFSCH bei der Spermato- und Ovogenese zu homologisieren. Anat. Anz. 28. 1906.
- v. SMIRNOW, A. E.: Über die Mitochondrien und die den GOLGISCHEN Bildungen analogen Strukturen in einigen Zellen von *Hyacinthus orientalis*. Anat. Hefte 32, 146—53. 1907.
- SOKOLOV, I.: Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden. 2. Über die Spermatogenese der Pseudoskorpione. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B.: Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. 3, 615. 1926.
- SOKOLSKA (1): L'appareil de GOLGI dans les Cellules de som. Tegen. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 89, 1395. 1923.
- (2): Über Ausbleiben der Teilung, respektive über ungleiche Teilung des GOLGISCHEN Apparates während der Spermatogenese bei der Haus- spinne (*Tegenaria domestica*). Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. 103. 1924.
- STEOPOE, I.: L'appareil de GOLGI dans la vitellogenese chez la *Nepa cinerea*. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 95, 142. 1926.
- TELLO, F.: Das argentophile Netz der Bindegewebszellen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 65. 1924.
- TURCHINI: Les processus cytologiques de l'élimination des matières colorants par le rein. Arch. de morphol. gén., fasc. II. 1922.
- VERATTI, E.: Libro en honor de D. S. RAMON Y CAJAL 2. 1922.
- VOINOV, D.: Les éléments sexuels de *Gryllotalpa vulgaris* LATR. Arch. de zool. exp. et gén. 63, 437—523. 1925.
- WALKER, C. E.: The meiotic phase in *Triton* (*Molge vulgaris*). Proc. of the roy. soc. of London (B) 1925.
- WALTER, A.: Über die Hautdrüsen mit Lipoidsekretion bei Nagern. Zieglers Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. 73, 142—67. 1924.
- WEIGL, R.: Vergleichend-cytologische Untersuchungen über den GOLGI-KOPFSCHEN Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den somatischen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. Bull. de l'acad. des sciences de Cracovie. 1912.
- WEINER, P.: Der GOLGISCHE Apparat bei der Ovogenese. Jahrb. f. Morphol. u. mikroskop. Anat., Abt. 2: Zeitschr. f. mikroskop.-anat. Forsch. 4. 1925.
- WEN CHAO MA: The changes in the pancreatic cell of the guinea-pig during inanition and refeeding. Anat. record 27. 1924.
- WILL, L.: Die Bildung der Nesselkapseln von *Physalia*. Sitzungsber. u. Abh. d. naturforsch. Ges. Rostock. III. Folge, 1, 1926
- WILSON (1): The cell in development and heredity. 3. Aufl. New York 1925.
- (2): Newer aspects of the alveolar structure of protoplasm. Americ. naturalist 60, 105. 1926.
- E. B.: Protoplasmic systems and genetic continuity. Ebenda 59. 1925.
- WOODGER, J. H.: Observations on the origin of the germ-cells of the fowl (*Gallus domesticus*), studied by means of their GOLGI Bodies. Quart. journ. of microscop. science 69, 445—62. 1925.
- YOUNG, R. A.: On the excretory apparatus in *Paramecium*. Science 60. 1924.

# Histochemie der quergestreiften Muskelfasern.

Von W. BIEDERMANN, Jena.

Mit 27 Abbildungen.

## I. Das Verkürzungseiweiß und seine Lokalisation.

### 1. Allgemeines.

Daß eine genaue Kenntnis der so überaus komplizierten Muskelstruktur die unerläßliche Vorbedingung für eine befriedigende Einsicht in das Wesen des Contractionsvorganges bilden müsse, scheint fast selbstverständlich und doch ist dies bis auf die neueste Zeit nicht immer genügend beachtet worden. „Oft hat man, wie RETZIUS schon 1881 sehr richtig bemerkt, zu früh versucht, in die physiologischen Fragen einzudringen, so daß es eine Reihe von Theorien und Hypothesen gibt, welche zwar als mehr oder weniger interessante und zum Teil geistreiche Versuche, die Erscheinungen zu erklären, betrachtet werden können, aber eben nicht auf tatsächliche Kenntnisse der Strukturverhältnisse gegründet sind.“ In neuerer Zeit (1920) hat sich v. EBNER ganz ähnlich geäußert, indem er die Überzeugung ausspricht, „daß jeder physiologische Erklärungsversuch des Contractionsvorganges scheitern muß, solange noch so viele unverständliche und prinzipiell widersprechend geschilderte Einzelheiten der mikroskopischen Struktur der quergestreiften Muskelfasern vorliegen“. Bei Durchsicht der überreichen Literatur über Histologie und Physiologie der Muskeln kann man sich der Überzeugung nicht verschließen, daß sowohl hinsichtlich der Deutung der sichtbaren Strukturen wie auch betreffs der chemischen Zusammensetzung und der physikalischen Eigenschaften des Faserinhaltes keineswegs Klarheit herrscht. Vor allem bestehen offensichtliche Inkongruenzen zwischen den Ergebnissen der chemischen und der histologischen Untersuchung des Muskelgewebes. Seit es KÜHNE zuerst versucht hat, durch Zerkleinern festgefrorener, quergestreifter Muskeln ein „Muskelplasma“ zu gewinnen, welches — wie er meinte — mit dem angeblich flüssigen Inhalt der Sarkolemmschläuche lebendiger Muskelfasern im wesentlichen identisch sein sollte, in Wirklichkeit aber natürlich nichts anderes darstellt, als das Produkt der völligen, mechanisch bewirkten, Zertrümmerung der Struktur, hatte sich die Vorstellung gebildet, daß ein gelöster spontan gerinnbarer Eiweißkörper (KÜHNES

*Myosin*), wenn nicht die contractile Substanz selbst, so doch einen Stoff darstellt, der zum Contractionsvorgang in nächster Beziehung steht. Diese Ansicht fand ihre wesentlichste Stütze in der Tatsache, daß auch bei der Totenstarre der Muskeln, auf deren vielfache Beziehungen zur vitalen Contraction zuerst L. HERMANN (1879) aufmerksam gemacht hatte, sich charakteristische Gerinnungserscheinungen einstellen. Seit dem Bekanntwerden der Arbeiten KÜHNES, die in die 50er Jahre des vorigen Jahrhunderts fallen, war die Vorstellung, daß die Totenstarre der Muskeln durch die Gerinnung des Muskelplasmas verursacht werde, herrschend geworden und erst in neuerer Zeit wurden in dieser Hinsicht Zweifel geäußert.

Alles, was wir heute über die Eiweißkörper der Muskeln wissen, geht zurück auf die unter HOFMEISTERS Leitung begonnenen Untersuchungen von O. v. FÜRTH, der in Muskelextrakten zwei spontan gerinnende Eiweißkörper, das globulinartige *Myosin* und das albuminähnliche, wasserlösliche *Myogen* fand, welches letztere im Säugtiermuskel seiner Menge nach das Myosin um das 3—6fache übertreffen soll und daher den Hauptbestandteil der Muskelsubstanz bilden würde. Bei der Gerinnung soll sich das Myogen zunächst in ein noch lösliches Globulin („lösliches *Myogenfibrin*“) umwandeln, welches auch als solches in manchen Muskeln (Fische) vorkommen soll und schließlich unlösliches *Myogenfibrin* bildet. Das Myosin ist ein echtes Globulin, welches bei Dialyse gegen destilliertes Wasser aus seinen Lösungen ausfällt. Es koaguliert zwischen 45 und 50° und kann durch Säure gefällt durch einen Säureüberschuß wieder gelöst werden. Durch Halbsättigung mit  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  wird es ausgesalzen. Bei längerem Stehen geht das Myosin spontan in einen in Salzlösungen unlöslichen Eiweißkörper, das sogenannte *Myosinfibrin*, über. v. FÜRTH benutzte zur Darstellung der Muskeleiweißkörper Extrakte der zerkleinerten Muskeln mit physiologischer Kochsalzlösung und gibt an, daß dieses einfache Verfahren die gleichen Ergebnisse liefert, wie das KÜHNESCHE Kälteverfahren. In der Folge hat man dann vorzugsweise das BUCHNERSCHE Verfahren der Herstellung von Preßsäften verwendet. Russische Autoren haben sich im Anschluß an DANILEWSKY (1 u. 2) vorwiegend der Extraktionsmethode mit Neutralsalzlösungen (8—18 vH Salmiak) bedient oder auch verdünnte Essigsäure (0,5—2,5 vT) angewendet und unterscheiden als Bestandteile des Faserinhaltes *Myosin* und *Myostromin*. Nach ILJIN (1900) sollen beide Verbindungen eines Globulins mit einer nucleinartigen Substanz sein. Obschon es im Hinblick auf die schon von KÜHNE geäußerte Vermutung, daß das Myosin als contractile Substanz anzusehen sei, naheliegend schien, dasselbe auf die Fibrillen zu beziehen, wird es doch von G. E. WLADIMIROFF ganz neuerdings (1926) wieder schlechtweg als „Eiweißstoff des Muskelplasmas“ bezeichnet. Gebraucht man diesen Ausdruck seinem wahren



Sinne nach, so kann darunter nichts anderes verstanden werden, als das *Sarcoplasma*, welches aber WLADIMIROFF offenbar mit seinem „Muskelstroma“ identifiziert.

Alle diese von rein chemischen Gesichtspunkten ausgehenden Untersuchungen an Extrakten und Preßsäften mußten notwendig immer wieder dazu führen, daß man sich den Inhalt lebendiger Muskelfasern seiner Hauptmasse nach als aus gelösten Eiweißkörpern (Solen) bestehend, also flüssig, dachte und so im wesentlichen der alten Auffassung KÜHNES beipflichtete. Demgegenüber muß aber scharf betont werden, daß, wie dies schon vor mehreren Dezennien von KÖLLIKER (1888) ausgesprochen und immer wieder verteidigt wurde, *der Faserinhalt in zwei völlig verschiedene Bestandteile, die zweifellos festen Fibrillen und das Sarcoplasma, zerfällt, von denen nur die ersteren contractil sind, und zwar auch nur, soweit sie aus doppeltbrechender Substanz bestehen, während das Sarcoplasma, wie jedes andere, nicht fibrillär differenzierte, pflanzliche oder tierische Plasma der Contractilität entbehrt.* Auf diese Tatsache ist um so größerer Nachdruck zu legen, weil immer noch wieder die Meinung auftaucht, daß auch das Sarcoplasma wenigstens unter Umständen am Contractionsvorgang beteiligt sei. Besonders war man seit BOTTAZZI (1) geneigt, die *tonischen* Contraktionen auf das Sarcoplasma zu beziehen und es hat diese „*dualistische Theorie der Muskelaktion*“ auch in der neuesten Darstellung der Muskelphysiologie im Handb. d. norm. und pathol. Physiologie VIII, 1925, von seiten O. RIESSERS wieder Eingang gefunden. Dieser Theorie zufolge soll in Skelettmuskeln der Wirbeltiere neben dem durch die Fibrillen dargestellten und motorisch innervierten Apparat noch ein zweiter vegetativ-tonischer enthalten sein, als dessen Substrat das Sarcoplasma zu betrachten wäre. RIESSER und NEUSCHLOSZ haben die Theorie BOTTAZZIS dahin erweitert, daß sie die tonischen Contraktionen als die Folge einer „*Quellung des Sarcoplasmas*“ ansehen. Wir werden aber sehen, daß als quellbar außer den Fibrillen nur noch die „*interstitiellen Körner*“ (Sarcosomen) in Betracht kommen, deren Zustandsänderungen mit Contraktionen direkt nichts zu tun haben. Auch G. QUAGLIARIELLO (1) ist entschiedener Anhänger der Duplizitätstheorie: „*La duplicite fonctionelle des myofibrilles et du sarcoplasme n'est plus désormais une Theorie, mais un fait indiscutable.*“ Man vermißt aber hier, wie in allen anderen Fällen eine klare Auseinandersetzung, wie eine solche Wirkung des Sarcoplasmas etwa zu denken sei. Es hat sogar nicht an Vertretern der Ansicht gefehlt, wonach dem Sarcoplasma allein Contractilität zukäme. Am weitesten ist in dieser Richtung wohl VAN GEHUCHTEN (1886) gegangen, der die herrschende Auffassung geradezu umkehrte. „*Im quergestreiften Muskel existieren, sagt er, zwei wesentlich verschiedene Elemente. Das eine (Sarcoplasma) ist organisiert und strukturiert. Es durchdringt die Muskelfasern überall, ein wirkliches Netzwerk bildend, das eine*

mathematische Regelmäßigkeit besitzt und aus länglich anastomosierenden durch Querfäserchen verbundenen Maschen besteht. Es ist gegen verschiedene Reagentien resistent, dehnbar und elastisch. Das zweite Element (die Fibrillen) ist ganz anderer Natur. Es ist amorph, ohne jede sichtbare Struktur. Es ist halbflüssig und schleimig. Seine chemische Beschaffenheit ist zusammengesetzt. Es ist aber immer reich an Myosin. In ihm liegen die Bälkchen des Reticulums des ersten Elementes eingesenkt. *Das musculäre Reticulum stellt den wichtigsten Teil dar, es besitzt die Eigenschaft der Contractilität.* Während der Contraction folgt das zweite Element („Enchyleme myosique“) nur auf eine ganz passive Weise den Bewegungen des Reticulums.“ So richtig diese Schilderung die Anordnung des Sarcoplasmas in den Muskelfasern wiedergibt, so falsch ist die Deutung der Befunde. VAN GEUCHTEN kam zu seiner Auffassung lediglich durch die ganz einseitige Verwendung einer einzigen Untersuchungsmethode, die zwar außerordentlich geeignet ist, das Sarcoplasma darzustellen, die Fibrillen aber ganz unsichtbar macht. Auch RAMON Y CAJAL (1—3) spricht von „myosinhaltigem Sarcoplasma“ und glaubt, daß die gewöhnlich sogenannten Fibrillen in lebendigen Muskeln nicht vorhanden sind und durch einen Gerinnungsprozeß entstehen. Während so die Goldmethode das Sarcoplasma als Hauptbestandteil quergestreifter Muskelfasern erscheinen läßt, führt umgekehrt die Untersuchung frischer überlebender Fasern leicht zu einer Unterschätzung seiner Bedeutung auf Kosten der Fibrillen. So hebt S. GUTHERZ (1916) als „das für ein an fixierte Muskelpräparate gewöhntes Auge Auffallendste hervor, daß an Querschnittsbildern frischer Fasern nur eine minimale Menge von Sarcoplasma sichtbar ist, das in Form eines polygonalen feinsten Maschenwerkes angeordnet ist und mitunter ganz fehlt.“ In HÜRTHLES neuester Darstellung der mikroskopischen Struktur der Muskeln im Handb. d. norm. und pathol. Physiologie VIII. Bd., 1925, heißt es sogar, „daß das Sarcoplasma mehr eine schematische Abstraktion als ein histologisch darstellbares Gebilde sei“, ein Ausspruch, der in Anbetracht der Arbeiten von KÖLLIKER, BIEDERMANN, ROLLETT, RETZIUS, HOLMGREN u. a. kaum verständlich erscheint, auf Grund deren es nicht bezweifelt werden kann, daß das Sarcoplasma „ein histologisch darstellbares Gebilde“ ist, welches für die Leistungen eines Muskels sicher maßgebende Bedeutung besitzt. Hinsichtlich des Aggregatzustandes dürfte es wohl, abgesehen von gewissen teils körnigen, teils fädigen Anteilen, in der Hauptsache als flüssig zu bezeichnen sein. Schon KÖLLIKER identifizierte die von ihm zuerst als Sarcoplasma bezeichnete interfibrilläre bzw. intercolumnare Zwischensubstanz mit dem von KÜHNE nachgewiesenen flüssigen Bestandteil der Muskelfasern und auch RETZIUS glaubt, „hier eine Flüssigkeit zu sehen, welche die Säulchen rings umspült, einen Gewebssaft, welcher, wie in den Spalträumen so vieler anderer Gewebe, der con-

tractilen Substanz sowohl die ernährenden Bestandteile von außen von den Blutgefäßen her zuführt, als die Exkretstoffe in sich aufnimmt, um sie weiter zu befördern“. „Der Inhalt der intercolumnaren Spalträume stellt also eine seröse chemisch sehr gemischte Flüssigkeit, ein interstitielles, intercolumnares Serum der Muskelfaser dar. In den Spalträumen erkennt man außerdem (bei Insektenmuskeln) auch festere Substanz, welche — wie es scheint — in den Räumen aufgehängt liegt; der eine Bestandteil dieser Substanz wird von rundlich-ovalen *Körnern* gebildet, die besonders im Gebiete der isotropen Schichten eingelagert und durch Fäserchen miteinander verbunden sind, die in der Längsrichtung der Säulchen (Fibrillen) verlaufen und das Aussehen feiner Plasmastränge haben. Die Körnchen scheinen durch sie verbunden oder gleichsam an ihnen aufgehängt zu sein. *Daß die Körnchen durch eine besondere Einrichtung in ihrer Lage gehalten werden, geht daraus hervor, daß sie trotz aller Contractionswechselungen immer in ihre Lage neben den isotropen Bändern fixiert bleiben*, so daß sie in regelmäßig querer Bänderanordnung liegen und als Nebenscheibe imponieren können“ (RETZIUS).

Die Menge wirklich flüssiger Anteile des Sarcoplasmas wird man nicht allzu hoch veranschlagen dürfen, da aus angeschnittenen Fasern keine Tropfen herausfließen und wie M. HEIDENHAIN (1911) hervorgehoben hat, aus einer Querscheibe eines Froschmuskels sich mit der Flachseite eines Skalpells keine Flüssigkeit herauspressen läßt. Im ganzen dürfte wohl das Sarcoplasma als ein sehr weiches Gel aufzufassen sein, in welches die zweifellos festeren Fibrillen eingebettet sind. Die im Muskelpreßsaft gegebene Eiweißlösung ist aber zweifellos ein Kunstprodukt, in ähnlicher Weise entstanden zu denken, wie eine aus gequollener Gelatine abgepreßte Flüssigkeit. Es hat in der Physiologie aber merkwürdigerweise auch nicht an Vertretern der Ansicht gefehlt, wonach auch die Fibrillen Flüssigkeitsfäden sein sollten und speziell P. JENSEN (1—3) hat diese Annahme eingehend zu begründen versucht und die Fibrillen einer Muskelfaser mit einem Pseudopodienbündel von *Orbitolites* verglichen. Wie diese in Wasser, so seien jene in flüssigem Sarcoplasma ausgespannt. Auch später noch hielt er die Hypothese für diskutabel, „daß die lebendige und überlebende Substanz des Muskels aus Solen besteht, die nur bei Alteration desselben schrittweise in Gele, je nach den Bedingungen in reversible oder irreversible, übergehen“. Es erübrigt sich, auf diese sowie auf die, ich möchte sagen, gesinnungsverwandten, theoretischen Betrachtungen VERWORNS näher einzugehen, denn sie dürfen zurzeit wohl als widerlegt gelten. ROLLETT hat einmal (1) derartigen Bestrebungen gegenüber die sehr richtige Bemerkung gemacht, daß man fast „eine Neigung zum Rätselhaften“ darin erblicken möchte, „daß die Anerkennung des regelmäßigen Wechsels einer doppelt und einfach brechenden Substanz und die Anerkennung der Beständigkeit dieser Anordnung während der Ruhe und während jedes

bestimmten Erregungszustandes der Muskelfasern parallel läuft mit der Behauptung eines flüssigen Aggregatzustandes des Inhaltes der Muskelfasern“. Daran ändert sich auch nichts, wenn man sich, wie dies mehrfach betont wurde, zwar die anisotrope Substanz als feste Teilchen (*Disdiaklasten*) in der übrigen isotropen flüssigen Masse schwimmend oder schwebend denkt. Es bleibt dann, wie auch schon ROLLETT hervorhob, immer noch die ganz regelmäßige Anordnung der zwei verschiedenen Substanzen völlig unbegreiflich. „Man hätte vielmehr in dem Bestreben nach einem Verständnis des Muskelbaues gerade aus der mit großer Beständigkeit behaupteten regelmäßigen Anordnung der anisotropen Substanz der Fibrillen den Schluß ziehen müssen, daß auch in der isotropen Substanz eine für die Erhaltung jener Anordnung bestimmende feste Struktur vorhanden sei, wieviel wirklich flüssige Masse dieselbe auch in sich schließen möge.“

Auch BERNSTEIN (1--5) betont, daß die Fibrillen, „wenn sie in Form von cylindrischen Fäden bestehen sollen, sich in einem Zustand befinden müssen, welcher eine von selbst eintretende Deformation verhindert. Würden sie nur aus einer flüssigen, selbst sehr zähflüssigen Masse bestehen, so müßten sie unbedingt in Tropfen zerreißen, sobald zwischen ihnen und dem (zähflüssigen) Sarcoplasma nur eine merkliche Oberflächenspannung vorhanden ist, welche die Vermischung der Substanzen verhindert. *Man kann also den Fibrillen unmöglich die Natur einer Flüssigkeit zuschreiben*, denn selbst sehr zähe Flüssigkeiten, solange überhaupt noch ein Fließen der Masse stattfindet, würden doch, wenn auch langsam, der Wirkung der Oberflächenspannung nachgeben. *Es ist also aus diesem Grunde nicht möglich, die Fibrillen (der glatten wie der quergestreiften Muskelfasern) als einfache Flüssigkeitscylinder anzusehen.*“

Jeder, der einmal den Ablauf einer Contractionswelle an einer lebenden Insektenmuskelfaser mikroskopisch beobachtet hat, wird über den Aggregatzustand des Faserinhaltes, soweit derselbe contractil ist, nicht im Zweifel sein können, indem trotz der beträchtlichen Ortsveränderungen, die die einzelnen Teile der Fibrillenbündel erleiden, die Struktur erhalten bleibt, was bei einer wirklichen Flüssigkeit nicht der Fall sein könnte, wohl aber bei einer Substanz von etwa gallertiger Konsistenz, wie man sie bei den Fibrillen voraussetzen darf, die sich auch HÜRTHLE als „Fäden von gallertiger Konsistenz“ vorstellt, die durch weicherer, aber auch nicht flüssiges, Sarcoplasma getrennt werden. So oft nun auch das Gebundensein von Contractilität an fibrilläre Struktur und an Anisotropie hervorgehoben wurde, werden noch immer wieder Stimmen laut zugunsten der Annahme, daß auch flüssiges strukturloses Plasma sich kontrahieren könne. Man sollte sich aber doch darüber im klaren sein, daß eine Flüssigkeit nie durch innere Kräfte ihre Gestalt ändern kann, sie müßte denn zugleich fest werden. Es

wirkt daher befremdlich, wenn M. HARTMANN in seiner eben erscheinenden allgemeinen Biologie (1926) die Pseudopodienbildung, sowie alle anderen typischen Strömungserscheinungen des Plasmas tierischer Zellen wieder unter der Bezeichnung „Contractionsbewegungen“ zusammenfaßt und sich damit den Anschauungen KOLTZOFFS (1911) und seines Schülers ROSKIN (1—2) anschließt, denen zufolge die rasch zuckenden Muskelfibrillen der *Vorticelliden* und anderer Infusorien Fäden flüssigen Plasmas sein sollen, während in Fällen, wo, wie bei dem marinen *Zoothamnium alternans*, ohne weiteres sichtbare feste Fibrillen im Myonem entwickelt sind, diesen lediglich eine statische Funktion zukommen soll, indem sie, selbst nicht contractil, der Contraction

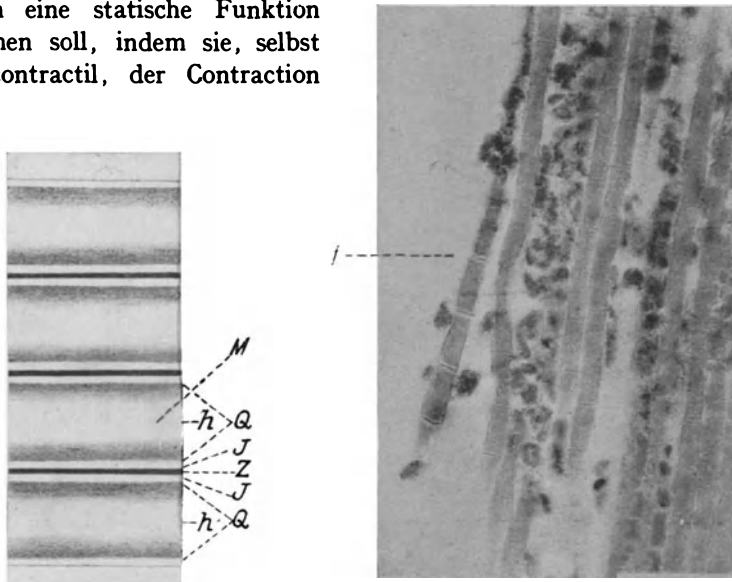


Abb. 1. a Schema der gewöhnlichen Querstreifung. (Nach ROLLETT.) *h* = Mittelscheibe; die Buchstaben *Q*, *J*, *Z* bedeuten hier und in Abb. 2 nach ROLLETT Querscheibe, isotrope Substanz und Zwischenscheibe; *N* = Nebenscheibe; bei *M* sieht man bisweilen noch eine Linie (HENSENSCHE Linie). b Fibrillen und „interstitielle Körner“ (Sarcosomen) aus den Flugmuskeln der Fliege (nach E. B. MEIGS); die Schichtung der Fibrille *f* besonders deutlich.

des von ihnen umgebenen Flüssigkeitscylinders entgegenwirken sollen, wie man dies früher wohl auch gelegentlich für die Muskelfibrillen angenommen hat. Es darf heute als ausgemacht gelten, daß die Contractilität, also die für die Arbeitsleistung der Muskeln wesentlichste Eigenschaft an das organisierte durch eine besondere dimensionale Struktur ausgezeichnete Eiweiß der Fibrillen gebunden erscheint, von der man bei theoretischen Erwägungen über das Contractionsproblem unter keinen Umständen absehen kann.

Mit der verschiedenen Leistungsfähigkeit eines Muskels sehen wir nicht nur die Struktur der Fibrillen, sondern auch das Mengenverhältnis der contractilen Substanz und des Sarcoplasmas, sowie die Zusammensetzung des letzteren sich weitgehend ändern. Während die Fibrillen in den glatten Muskelzellen ihrer ganzen Länge nach gleichmäßig anisotrop (optisch homogen) sind, erscheinen sie im quergestreiften Muskel durch Quermembranen (ROLLETTS *Z-Schichten*) in eine große Anzahl hintereinander gelegener, unter sich gleich gebauter Abteilungen (*Kommata*) gegliedert, deren jede wieder aus einer mittleren anisotropen, beiderseits von isotroper Substanz (ROLLETTS *I-Schichten*) begrenzten Schichte (*Q*) besteht, welche letztere auch allein contractil ist (Abb. 1 *a* und *b*). Mit Recht bezeichnet M. HEIDENHAIN diese Aufteilung der Fibrillen des quergestreiften Muskels in eine bei längeren Fasern schier unendlich zu nennende Folge gleichartiger und doch so kompliziert gebauter Einzelglieder als „eine der großartigsten Erscheinungen, welche die Mikroskopie uns kennen gelehrt hat, die zum Nachdenken anregen muß, eine Präzisionsarbeit der Natur, welche alles, was menschliche Hände zu schaffen vermögen, übertrifft und welche so merkwürdig ist, weil gerade im übrigen bei den protoplasmatischen Strukturen der Mangel einer an mathematische Formen erinnernden Ordnung das gewöhnliche ist.“ Von der normalen Periode *Z-I-Q-I-Z* wie sie sowohl überlebende, möglichst unversehrte Wirbeltiermuskeln wie auch die meisten Insektenmuskeln erkennen lassen (Abb. 1), treten bisweilen Abweichungen auf. Doch soll auf diesen Punkt hier nicht näher eingegangen werden.

Daß der regelmäßigen normalen Schichtenfolge auch substantielle chemische bzw. physikochemische Differenzen entsprechen, darf als zweifellos gelten. Die Verschiedenheit der *Z*-Schichten von den zwischen ihnen eingeschlossenen *I*- und *Q*-Schichten tritt besonders klar bei Betrachtung im Dunkelfeld hervor. An den sogenannten Thoraxfibrillen der Insektenflugmuskeln läßt sich eine stark lichtbrechende Hülle unterscheiden, in der, wenn überhaupt Querstreifung zu sehen ist, nur die *Z*-Schichten als helle Querlinien scharf hervortreten, während der übrige Inhalt in der Regel optisch homogen (dunkel) erscheint (H. STÜBEL [3]). Aber auch zwischen den *I*- und *Q*-Schichten bestehen ganz abgesehen von dem optischen Verhalten sehr auffallende Unterschiede, die Substanzverschiedenheiten voraussetzen lassen. So vor allem hinsichtlich der Dichte, indem *I* weniger dicht (wasserreicher) als *Q* ist. Es verrät sich dies besonders durch die viel stärkere Quellbarkeit der letz erwähnten Schicht (Abb. 2), während umgekehrt die *I*-Schichten bei Einwirkung wasserentziehender Mittel (Alkohol) stärker schrumpfen. Auch die viel stärkere Färbbarkeit der *Q*-Schichten möchte M. HEIDENHAIN nicht sowohl auf eine besondere chemische Verschiedenheit der beiden Schichten, als vielmehr auf die starken Unterschiede der Substanzdichte beziehen, wiewohl chemische Differenzen nicht ausgeschlos-

sen und sogar wahrscheinlich sind. Es sei in dieser Beziehung nur darauf hingewiesen, daß die Untersuchungen STÜBELS (2) zu der Erkenntnis geführt haben, daß bei der Doppelbrechung der Muskelfasern zunächst *zwei Momente* zusammenwirken, erstens eine positive Stäbchendoppelbrechung, welche durch gleichsinnig orientierte stäbchenförmige, kristallinische Eiweißteilchen bewirkt wird, denen an sich eine ebenfalls positive Eigendoppelbrechung zukommt. Da nun aber in Einbettungsmedien, welche Lösungsmittel für Lipoide sind, die Doppelbrechung des Muskels unabhängig von dem Brechungsexponenten des Einbettungsmediums ansteigt, während sie, wenn die Lipoide aus den Fasern möglichst entfernt wurden, „in lipoidlösenden Einbettungsmedien sich in demselben Sinne wie die der nicht extrahierten Muskelfasern in nicht

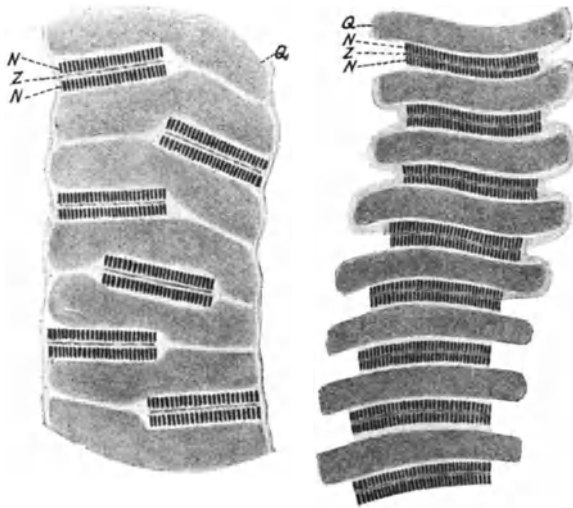


Abb. 2. In Scheiben zerfallende Muskelfasern von *Aphodius rufipes* nach schwacher Säurewirkung. Die Q-Schichten stark gequollen. (Nach A. ROLLETT.)  
Q, N und Z wie in Abb. 1 (S. 422).

lipoidlösenden Medien, d. h. abhängig von der Höhe des Brechungsexponenten des Einbettungsmediums verändert“, so sieht man sich zu der Annahme gezwungen, daß *in den doppelbrechenden Schichten auch noch kristallinische Lipoidteilchen enthalten sind, die entweder infolge ihrer Eigenschaften oder ihrer Lagerung eine negative Doppelbrechung bedingen*. Damit wäre aber schon eine chemische Differenz zwischen den Q- und I-Schichten gegeben. G. QUAGLIARIELLO (2) hat es versucht, auch makrochemisch das Vorhandensein von Lipoiden in den quergestreiften Fibrillen nachzuweisen, indem er Preßsaft aus Hundemuskeln zur Entfernung des Fettes zentrifugierte und dann die von ihm und BOTTAZZI entdeckten, als Myosin gedeuteten, *Granula* zur Agglutination brachte. Unter der Voraussetzung, daß diese nur bei Dunkelfeldbeleuchtung

sichtbaren Gebilde aus den Fibrillen stammen, würde zu folgern sein, daß diese zum guten Teil aus Lipoiden bestehen. Eine interessante Bestätigung findet diese Annahme in dem optischen Nachweis von Lipoiden in den Wimperblättchen der *Ctenophoren*. Nachdem schon 1913 G. F. GÖTHLIN beobachtet hatte, daß die Ruderplättchen von *Bolina septentrionalis*, die am lebenden Tier positiv doppelbrechend in bezug auf die Länge sind, nach Überführung in Zuckersyrup oder Glycerin negativ doppelbrechend werden, was er auf eine orientierte Einlagerung von Lipoiden bezog, gelangte W. J. SCHMIDT (1925) auf Grund der Tatsache, daß sehr verschiedene, teils schrumpfende, teils quellende, chemische und physikalische Eingriffe (Alkohol, Essigsäure, Natronlauge, Erwärmen, Trocknen u. a.) die Umkehr des optischen Charakters bewirken, zu der Deutung, „daß die zunächst maskierten Lipoiden durch die genannten Eingriffe vermutlich aus der Kittmasse in Freiheit gesetzt und dabei von den Wimperhaaren orientiert adsorbiert werden.“ Nach Entfernung derselben durch geeignete Lösungsmittel (Alkohol) hinterbleibt eine positive Doppelbrechung, die aber stets schwächer ist als die ursprüngliche, was mit Änderungen im regelmäßigen Verlauf und im Feinbau der Härchen des Plättchens zusammenhängen dürfte.

Darf man nun das, was bisher die physiologische Chemie über Muskel-eiweißkörper beigebracht hat, zur Erklärung des ausschließlich an den Fibrillen sich abspielenden Contractionsvorganges heranziehen? Was zunächst das *Myogen* betrifft, so dürfte es als ein den Albuminen zuzurechnender, bei jeder Reaktion in Wasser löslicher und auch dialysebeständiger Eiweißkörper, dessen Lösung erst bei raschem Erwärmen über 50° oder durch hohe Ammonsulfatkonzentration flockt, wohl kaum als Bestandteil der Fibrillen in Frage kommen und daher auch an dem Contractionsvorgang direkt unbeteiligt sein. Dabei darf allerdings nicht unerwähnt bleiben, daß gerade das *Myogen* bezüglich der theoretisch geforderten Eigenschaften, die man nach O. MEYERHOF (1) unter gewissen Voraussetzungen einem Verkürzungsprotein zuschreiben müßte, sehr gut entspricht. Durch Untersuchungen von HILL und GASSER (1924) ist es höchstwahrscheinlich geworden, daß im Moment der Contraction eine gleichzeitige Zunahme der Viscosität und der Elastizität des Muskels erfolgt, zu deren Erklärung die genannten Autoren das Auftreten einer Gerinnung nach Art der Fibringerinnung annehmen möchten, wobei ein elastisches Netzwerk mit Zwischenflüssigkeit entsteht, das sich zusammen zu ziehen strebt. HILL ist auch dafür eingetreten, der Entionisierung des Proteins nach der Formel



die wesentlichste Bedeutung bei der Verkürzung zuzuschreiben, indem



möglicherweise bei der Entladung von Proteinoberflächen eine ähnliche Zunahme der Oberflächenspannung derselben erfolgen könnte, wie bei der Entladung von Quecksilberoberflächen. MEYERHOF hält es daher wohl für möglich, diese verschiedenen Ansätze zu einer Hypothese der Muskelcontraction zu verbinden, wenn man den isoelektrischen Punkt des Verkürzungsproteins verhältnismäßig nahe dem Neutralpunkt annimmt, etwa bei  $p_H = 6$ . Durch die Reizung wird Milchsäure an den Verkürzungsorten frei, die hier dem Protein sein Alkali entzieht und es isoelektisch macht. Durch die Entladung würde eine Gelatinierung desselben herbeigeführt, wobei eben jenes viscos-elastische Netzwerk entsteht, das die Verkürzung herbeiführt. Während jetzt das gebildete Alkalilaktat ohne an den mechanischen Vorgängen weiter teilzunehmen, sich auf die Muskelsubstanz verteilt, reagiert das übrige Muskelprotein, das einen isoelektrischen Punkt von etwa  $p_H = 4,7$  haben dürfte, mit dem Verkürzungsprotein, indem es Alkali an dieses abtritt. Das letztere wird dadurch neu ionisiert, der Muskel erschlafft und lediglich die Gesamtmenge des Muskelproteins hat etwas von seinem Alkali verloren. Hierbei erleidet es gleichsam in großer Verdünnung ebenfalls einen mit positiver Wärmetönung verbundenen Dehydrationsprozeß, der sich erst bei weitgehender Ermüdung als Verkürzungsrückstand und schließlich als Starre bemerkbar macht (O. MEYERHOF). H. H. WEBER (1—3) hat es in jüngster Zeit versucht, einer solchen Gerinnungstheorie im modernen Gewande dadurch eine festere Grundlage zu geben, daß er das physiko-chemische Verhalten der einerseits im Preßsaft von Kaninchen- und Froschmuskeln, andererseits im festen Rückstand enthaltenen Eiweißkörper näher untersuchte und insbesondere sich bemühte, beidenseits den isoelektrischen Punkt festzustellen. Der nach dem Dialysieren durch Kollodiumhülsen und Ausflocken lyophober Eiweißsubstanzen klare gelbe Preßsaft stellt eine myonsinfreie Myogenlösung dar, deren isoelektrischer Punkt bei  $p_H = 6,3$  (Kaninchenmuskel), für Froschmyogen bei  $p_H = 6$  liegt. Es käme also hiernach der isoelektrische Punkt des Myogens in seiner Lage dem von MEYERHOF für die Verkürzungssubstanz geforderten Wert sehr nahe. Dagegen liegt der isoelektrische Punkt des als Myosin bezeichneten Muskeleiweißkörpers des Preßrückstandes bei  $p_H = 5,1-5,2$ . Beim Waschen des frischen Preßrückstandes von Kaninchenmuskeln geht bei alkalischer Reaktion ( $p_H = 7-7,5$ ) eine beträchtliche Menge von Myosin in Lösung. Ein Protein mit demselben isoelektrischen Punkt wurde auch aus dem verdünnten Preßsaft von Froschmuskeln durch Ansäuern mit  $\frac{m}{50}$  Essigsäure und Lösen der Fällung in  $\frac{m}{300}$  bis  $\frac{m}{20}$  NaOH gewonnen. Zu wesentlich abweichenden Ergebnissen gelangten WÖHLISCH und SCHRIEVER (1—2) die den isoelektrischen Punkt des Myogens bei  $p_H = 4,4 \pm 0,2$  fanden. Derartige Differenzen sind gerade nicht geeignet, allen diesen

Versuchen besonderes Vertrauen entgegenzubringen, noch weniger aber scheinen so schwankende Ergebnisse als Unterlage für eine Contractionstheorie dienen zu können. Die zuletzt genannten Autoren hielten denn auch umgekehrt wie WEBER das *Myosin*, dessen isoelektrischen Punkt sie bei  $p_H = 4,8$  bis  $5,4$  fanden, für besser geeignet, die MEYERHOFSche Auffassung zu stützen, während das Myogen bei der Pufferung der gebildeten Säure eine Rolle spielen würde. WEBER gelangte bei seinen Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß in den Muskeln außer Myogen und Myosin keine anderen Eiweißkörper in einer nennenswerten Menge vorkommen. Auch in diesen Punkten weichen aber die Versuchsergebnisse von WÖHLISCH und SCHRIEVER ab, indem sie noch das Myoproteid (mit einem isoelektrischen Punkt bei  $p_H = 3,3$ ) als normalen Bestandteil des Muskelplasmas, nicht nur der Fische, bei dem allein es nach PRZIBRAM (1902) in erheblicher Menge vorkommen soll, sondern auch bei Amphibien und Säugetieren ansehen. Wie dem nun auch sei, unter allen Umständen darf man wohl sagen, daß von den bisher bekannten Eiweißkörpern der Muskeln dem wasserunlöslichen Myosin die Rolle eines „Verkürzungsproteins“ noch am ehesten zugeschrieben werden könnte, denn bei den Löslichkeitsverhältnissen des Myogens kann es, wie schon erwähnt, unmöglich einen wesentlichen Bestandteil der Fibrillen bilden, am allerwenigsten aber an den Verkürzungsarten als contractile Substanz fungieren, die bei quergestreiften Muskelfasern unbezweifelbar mit dem sicher nicht flüssigen Q-Schichten zu identifizieren sind. Zugunsten der Annahme, daß das Myosin in den Fibrillen lokalisiert ist, spricht auch der Umstand, daß nach Untersuchungen von QUAGLIARIELLO die fibrillenreichen weißen Muskeln relativ mehr Myosin enthalten als die sarcoplasmareichen roten. Nimmt man also an, daß das Verkürzungsprotein in Form kristallinisch anisotroper Teilchen in den Q-Schichten der contractilen Fibrillen enthalten ist — und diese Annahme dürfte wohl zu den bestbegründeten der Physiologie gehören — dann erscheint eo ipso jede Contractionstheorie ausgeschlossen, die eine Änderung des Aggregatzustandes aus dem flüssigen in den festen zur Voraussetzung hat. Handelte es sich um Gelatinierung eines Eiweißsols oder um Ausscheidung eines schrumpfenden fädigen Gerinnsels, vergleichbar dem Fibrin, dann müßten sich übrigens solche kolloidale Zustandsänderungen an den Verkürzungsorten wohl auch mit Hilfe des Ultramikroskopes erkennen lassen. Die in dieser Richtung von H. STÜBEL (3) angestellten zahlreichen Versuche an Thoraxfibrillen von Insekten hatten ein ebenso negatives Ergebnis, wie entsprechende Beobachtungen an Geißel- und Flimmerzellen sowie an glatten Muskeln verschiedener Tiere. Unter diesen Umständen erscheint es mehr als fraglich, ob das angeblich gelöste Myosin des Muskelpreßsaftes auch wirklich als gelöst betrachtet werden kann. Als Lösungsmittel kämen hier eventuell Salze bzw. Säuren in Betracht. Sind die Fibrillen fest, so können sie in den Preßsaft natürlich

nur als Trümmer übergehen und müßten sich als suspendierte Teilchen in denselben nachweisen lassen. In der Tat haben die ultramikroskopischen Untersuchungen von BOTTAZZI und QUAGIARIELLO (1912) gezeigt, daß der Preßsaft neben gelöstem Myogen (BOTTAZZI „*Myoprotein*“) eine ungeheure Menge ultramikroskopischer Körnchen enthält, die die genannten Autoren als Substrat des Myosins ansprechen. Die Zahl dieser festen Partikelchen im unverdünnten BUCHNERSchen Preßsaft ist so groß, daß das Gesichtsfeld davon fast gleichmäßig erhellt erscheint. Sie sollen dicht aneinandergedrängt in den anisotropen Schichten der quergestreiften Fibrillen enthalten sein. Die relative Menge der Myosin-Granula beträgt etwa 33—45 vH vom Gesamteiweiß, was ungefähr mit v. FÜRTHS Beobachtungen übereinstimmt, denen zufolge, wie schon erwähnt, das Myogen seiner Menge nach das Myosin um das 3—4fache übertreffen soll. Die Spontangerinnung von sogenannten Myosinlösungen findet nach den genannten Autoren darin ihre Erklärung, daß die ultramikroskopischen Myosinkörnchen, die Neigung besitzen zu agglutinieren und sich dann abzusetzen. Diese Sedimentierung vollzieht sich im unveränderten Preßsaft nur sehr langsam, schneller bei Säurezusatz oder Wärmezufuhr. Bei 45—51° (der Koagulationstemperatur des Myosins) vollzieht sich dieser Vorgang fast momentan.

Weder die Versuche von WEBER noch auch jene von WÖHLISCH und SCHRIEVER liefern einen Beweis dafür, daß das Myosin in den Preßsäften wirklich gelöst enthalten ist. WEBER stellte seine Myosinlösungen aus dem Preßrückstand von Kaninchenmuskeln durch Auswaschen bei alkalischer Reaktion ( $p_H = 7-7,5$ ) dar, bei Froschmuskeln aber durch Ansäuern des verdünnten Preßsaftes mit  $\frac{m}{50}$  Essigsäure; dabei entsteht eine massige Flockung (Agglutination), die dann in verdünnter NaOH-Lauge gelöst wurde. WÖHLISCH hat in neuester Zeit eine „kolloid-osmotische Hypothese“ zu begründen versucht, indem er nun auch zu der Überzeugung gelangte, daß der HILL-MEYERHOFschen Hypothese schwerwiegende Bedenken entgegenstehen. Aber das, was er an ihre Stelle setzt, scheint noch viel weniger annehmbar und zeigt zugleich sehr deutlich, wohin man gelangt, wenn man wohlfundierte, strukturelle Eigentümlichkeiten der Muskelfasern einfach ignoriert. WÖHLISCH geht von Vorstellungen aus, die sich an gewisse, ganz alte Ideen anlehnen, welche die natürliche Anschauung von den Zuständen des Muskels geradezu umkehren, indem die Contraction auf Entspannung eines in der Ruhe elastisch gedehnten Gerüstes zurückgeführt wird. In jeder Fibrille soll ein System von mikroskopisch nicht mehr nachweisbaren Meta- oder Ultrafibrillen vorhanden sein, deren elastische und semi-permeable Wände sich im erschlafften Muskel in einem Zustand erheblicher Dehnung befinden. Sie enthalten ein Eiweißsol, dessen kolloid-osmotischer Druck höher ist als der der umgebenden intra-

fibrillären Flüssigkeit. Durch diesen Überdruck wird die elastische Membran in dem Zustand der Spannung erhalten. Diese elastische Spannung stellt also das Gleichgewicht gegenüber dem kolloid-osmotischen, intrafibrillären Außendruck her. „Wird auf einen Reiz hin durch Abscheidung einer geeigneten Substanz in die Ultrafibrillen daselbst der Quellsdruck erniedrigt, so müssen sich diese, ihrer elastischen Spannung folgend, unter Wasserabgabe an die intrafibrilläre Flüssigkeit kontrahieren“. Wie man sieht, rechnet auch diese Theorie mit der Annahme einer flüssigen Beschaffenheit des Fibrilleninhaltes, verlegt aber die Contraction in hypothetische feste, elastisch gedehnte Hüllen der Metafibrillen, eine Vorstellung, deren Unzulässigkeit schon durch die Untersuchungen STÜBELS über die Ursache der Doppelbrechung quergestreifter Muskelfasern erwiesen erscheint.

Von den bisher aufgestellten Contractionstheorien, über die ich seiner Zeit ausführlich in den *Ergebn. d. Physiol.* (VIII, 1909, S. 147 bis 211) berichtet habe, sind nur noch diejenigen überhaupt diskutabel, welche mit einem festen Aggregatzustand der Fibrillen rechnen, also die *Quellungs- und Oberflächenspannungstheorie*, beide freilich nur auf dem etwas unsicheren Boden der „Metastrukturen“. Denn seit HÜRTHLES Messungen an lebenden Muskelfasern von *Hydrophilus* gezeigt haben, daß das Volum der sich bei der Contraction verkürzenden anisotropen Abschnitte der Fibrillen unverändert bleibt, erscheint eine Beibehaltung der Quellungstheorie nur unter der Annahme möglich, daß die Quellung sich innerhalb der mikroskopisch unterscheidbaren Teile an *submikroskopischen* Formelementen abspielt, wie dies ja auch von FÜRTH angenommen wird. Da aber Verkürzung in einer Richtung nur bei anisodiametrischer Quellung möglich und eine derartige Quellung nur bei optisch einachsigen Körpern bekannt ist, so kommen von solchen Formelementen für die Quellungstheorie nur *optisch einachsige, doppeltbrechende Teilchen* in Frage, deren Vorhandensein nach STÜBELS Untersuchungen ja auch als feststehend betrachtet werden darf.

*Demnach wäre, wenn man an der Quellungstheorie festhalten will, die Contractilität an das Vorhandensein submikroskopischer anisotroper Teilchen gebunden zu denken, was schon ENGELMANN angenommen hatte. Hierzu stimmt auch, daß, wenigstens nach den von HÜRTHLE an Hydrophilus ausgeführten Messungen, die gesamte Verkürzung allein auf die anisotropen Schichten entfällt (HÜRTHLE).*

So sicher den Formänderungen des strömenden Plasmas der *Rhizopoden* Veränderungen der Oberflächenspannung zugrunde liegen, so zweifelhaft erscheint mir die Möglichkeit, wirkliche Contractionsbewegungen in gleicher Weise zu deuten, und zwar hauptsächlich auf Grund des festen Aggregatzustandes der contractilen Substanz. BERNSTEIN, der, wie schon erwähnt, die Muskelfibrillen für *fest* hält, erblickt zwar in diesem Umstande „keinen Grund, die Oberflächenspannungstheorie

aufzugeben“, da es ja physikalisch feststeht, „daß eine Oberflächenspannung nicht nur an der Oberfläche von Flüssigkeiten, sondern auch an der gemeinsamen Oberfläche von Flüssigkeiten und festen Körpern und an der Oberfläche der festen Körper selbst existiert“. Er hält es für möglich, „daß die aus einer gallertartigen, kolloiden Masse bestehenden Fibrillen, welche von dem flüssigen Sarcoplasma umgeben werden, vermöge der Oberflächenspannung einer Formänderung fähig sind“. BERNSTEIN hat aber selbst schon gezeigt, daß zur Erzielung der Muskelkraft Änderungen der Oberflächenspannung von einer Größe vorausgesetzt werden müßten, die für die Bestandteile der Faser äußerst unwahrscheinlich sind, eine Schwierigkeit, die sich nur umgehen läßt, wenn man wieder annimmt, daß der Contractionsvorgang sich an der viel größeren Oberfläche submikroskopischer Teilchen abspielt. Da diese nun sicher fest sind, wie man schon auf Grund ihres optischen Verhaltens annehmen muß, so ist schwer einzusehen, wie bei veränderter Oberflächenspannung eine Formänderung der Teilchen zustande kommen soll, was doch mindestens eine sehr weiche Beschaffenheit zur Voraussetzung hätte. Nun liegen aber, wie wir sehen werden, zwingende Gründe vor, den Fibrillen, die ja doch das „Verkürzungseiweiß“ darstellen, einen nur geringen Wassergehalt und damit eine gewisse Starrheit zuzuschreiben, was soviel ich sehe, mit der Oberflächenspannungstheorie kaum in Einklang zu bringen ist. Ein nicht minder schwerwiegender Einwand scheint mir aber auch in dem Umstand gegeben zu sein, daß diese Theorie keinerlei Aufschluß gibt über die Bedeutung der Querstreifung und vor allem auch der Anisotropie aller wirklich contractilen Substanzen. Ich halte daher immer noch die Quellungstheorie für die am besten gestützte. Wie die Dinge sich nun auch weiterhin gestalten mögen, bleibt es eine Frage von grundlegender Bedeutung für jede Contractionstheorie, *wo das „Verkürzungseiweiß“ lokalisiert ist und welche Eigenschaften ihm zukommen*. Die im folgenden mitzuteilenden Tatsachen geben hierüber einigen Aufschluß.

Zuvor sei noch kurz einer Reihe von histologischen Untersuchungen gedacht, die H. MARCUS (1—6) in neuerer Zeit über den Bau quergestreifter Muskeln veröffentlicht hat und die ihn zur Aufstellung folgender Thesen führten:

1. Die Muskelfibrille ist ein Schlauch mit flüssigem Inhalt.
2. Die Hülle der Muskelfibrille (die zum Teil auch flüssig ist) besteht aus zwei verschieden durchlässigen Teilen.
3. Der Z-Streifen ist ein Ring, der die Fibrille umfaßt. Er ist einerseits mit der Fibrillenhülle, andererseits durch Querzüge mit dem Z-Streifen der Nachbarfibrille verbunden. Analog, nur schwächer ist der M-Streifen gebaut (vgl. das beistehende Schema).
4. Die Querstreifung der Q-Streifen wird durch die Sarcosomen und durch Auflagerungen an den betreffenden Fibrillenabschnitten bewirkt.

5. Die *Q*- und *J*-Körner werden durch Querzüge in ihrer Lage zu den Fibrillen fixiert. Die Fibrillen selbst sind durch quere und schiefe Querverspannungen untereinander verbunden, die sich an den *Z*- und *M*-Streifen anheften.

Das Schema Abb. 3 soll diese Anschauungen, zu welchen MARCUS hauptsächlich durch Untersuchungen an den Flugmuskeln von Insekten (Libellen, Hummel) gelangte, verdeutlichen. In *c* ist eine Fibrille plastisch als Rohr dargestellt, „um das sich Ringe in verschiedener Mächtigkeit schlagen (*Z*, *M*, *QJ*); in der Hülle verlaufen Längszüge, die mit den Querringen ein Netzwerk, ein Gerüst, innerhalb der Oberfläche der Fibrille bilden“. „In Abb. 3 *b* ist der optische Durchschnitt einer Fibrille gezeichnet. Ein durchgehender heller Inhalt schließt eine Zwischenscheibe aus. Die *Z*-Ringe sind knotenartige Verdickungen; den *Q*-Streifen *d* entsprechen dunkle krümelige Auflagerungen. [Man muß sich d, welches das Sarcoplasma mit den *Q*- und *J*-Körnern darstellen soll, gewissermaßen über die Fibrille (Abb. 3 *a*), die das schematische Bild der Querstreifung wiedergibt, herübergelegt denken.] In *e* ist das „Fachwerk“ (die Verspannung) dargestellt, wie sie MARCUS an mit Coffein injizierten und dann in Alkohol gehärteten Libellen sah.

Von den angeführten Thesen ist eigentlich nur die erste von grundsätzlicher physiologischer Bedeutung, da, wenn sie richtig wäre, der Vorgang der Contraction in die umhüllende „Membran“ (die aber, wie MARCUS selbst betont, eigentlich keine ist [! *B*]) verlegt werden müßte. Da bei der Verkürzung, wobei die Fibrillen breiter werden, im *Z*-Ring angeblich „große dunkle Tropfen“ auftreten, „deren Anwachsen der inkompressible flüssige Fibrilleninhalte einen Widerstand entgegengesetzt“, können sich diese nur nach außen hin vergrößern. „Diese Ausbreitungsweise dehnt den elastischen *Z*-Ring aus, da die Tröpfchen offenbar durch Adhäsion mit dem Ring verbunden sind und dadurch in einer Ebene festgehalten werden. Dieser *Z*-Ringvergrößerung folgt

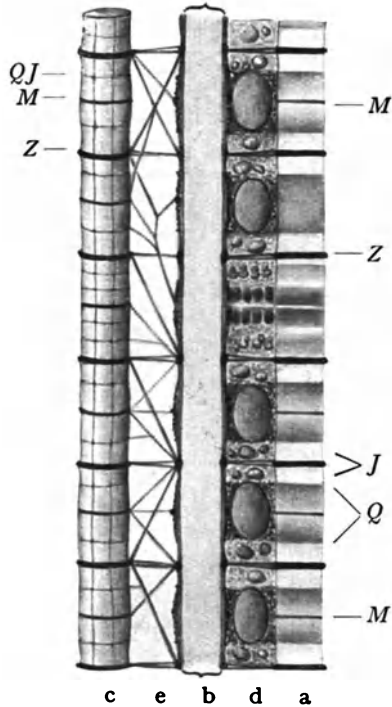


Abb. 3 a—e. Schema der Struktur und Verbindung der Fibrillen. (Nach MARCUS.) (Erklärung im Text.)

eine Verdickung der Fibrille an dieser Stelle und dementsprechend eine Verkürzung der ganzen Faser, wenn dieser Prozeß gleichzeitig eine ganze Reihe Z-Ringe befällt.“ Um zu erklären, daß sich jede Fibrille gleichmäßig ausdehnt und nicht, wie sonst zu erwarten wäre, zwischen je zwei Z-Ringen eine Einziehung der „Membran“ erfolgt, nimmt MARCUS seine Zuflucht zu dem schon erwähnten interfibrillären Verspannungen. Ich will auf die physikalischen Unmöglichkeiten dieses ganzen Hypothesengewebes gar nicht weiter eingehen, es genügt die Widerlegung der ersten These, um dieser, den tatsächlichen Verhältnissen wohl am wenigsten Rechnung tragenden, Contractionstheorie den Boden zu entziehen. *Sie ist einfach in dem optischen Verhalten der Fibrillen gegeben, das einen flüssigen Aggregatzustand ausschließt.* Es ist für den Mangel an Selbstkritik bezeichnend, wenn MARCUS schließlich dazu gelangt, die über jeden Zweifel sichergestellte Struktur der quergestreiften Muskelfibrille ganz zu leugnen und ihr *als solcher* sogar die Eigenschaft der Anisotropie abzusprechen: „Es ist nicht statthaft, die Myofibrille als solche isoliert zu betrachten, denn *ihr charakteristisches Aussehen gewinnt sie durch ihre Beziehungen zum Z-Ring mit seinen Querzügen, ihre dunkle Färbung bzw. Doppelbrechung im Q-Abschnitt ist nur durch Auflagerung der Sarcosomen bedingt*“ (!B). Es ist schwer verständlich, wie MARCUS zu einer solchen Anschauung gelangen konnte, zumal seine Untersuchungen sich vorwiegend gerade auf diejenigen Muskeln beziehen (Flugmuskeln der Insekten), deren Fibrillen im völlig isolierten, von Sarcoplasma, dessen Bestandteile immer isotrop sind, gänzlich freien Zustande, die charakteristische Struktur am klarsten erkennen lassen.

## 2. Die Einwirkung von Wasser, Salzen und Säuren auf quergestreifte Wirbeltiermuskeln.

Geht man von der Voraussetzung aus, daß das wasserunlösliche Myosin in den Fibrillen, das wasserlösliche Myogen aber im Sarcoplasma enthalten ist, so wäre zu erwarten, daß bei Einwirkung von Wasser auf Muskelfasern in erster Linie das Sarcoplasma beeinflusst, in seiner flüssigen Phase verdünnt, in seiner festen vielleicht teilweise gelöst wird, wodurch schließlich der Verband der Fibrillen bzw. der Muskelsäulchen gelockert und diese, ihres Bindemittels beraubt, isoliert werden müßten. Ein solcher Versuch schien allerdings zunächst wenig aussichtsreich, da ziemlich allgemein angenommen wird, daß nicht nur Wasser, sondern auch nicht isotonische Salzlösungen die Struktur der Muskelfasern rasch zerstören. „Man kann nicht daran denken, sagt RUBNER (1922), durch chemische Eingriffe den Muskel in seine Komponenten zu zerlegen, da alle Mittel, anscheinend die indifferentesten wie Wasser und Salze, für den feineren Aufbau ähnlich schädlich wirken, wie auf die Blutkörperchen und anderen Organe.“ Schon vor vielen

Jahren habe ich aber auf die große Widerstandsfähigkeit quergestreifter Froschmuskeln gegen Wasser aufmerksam gemacht und gezeigt, daß trotz des völligen Verlustes der Contractilität im Zustand der Wasserstarre nicht nur die elektromotorische Wirksamkeit, sondern auch Erregbarkeit und Leitungsvermögen in weitgehendem Maße erhalten bleiben, Tatsachen, die später von ENGELMANN (1894) und J. HÄRTEL (1904) bestätigt wurden. *Dies hat aber natürlich zur Voraussetzung, daß die Strukturelemente des Muskels (Fibrillen und Sarcoplasma) durch das reichlich eindringende Wasser zunächst nur wenig geschädigt werden und daß die Wasserstarre ein Zustand besonderer Art und nicht mit den anderen Starreformen zu vergleichen ist.*

Es kommt hier naturgemäß die Frage in Betracht, wie das Wasser in den lebendigen Muskel eindringt und inwieweit es sich als freies oder als gebundenes Wasser (Quellungswasser) darin findet. Wenn ein normaler überlebender Muskel Wasser aufnimmt, so kann dies offenbar auf verschiedenen Ursachen beruhen. Es kann sich entweder um *Osmose* handeln oder um *Quellung*. Das erstere wird der Fall sein, wenn zwischen dem Faserinhalt und der umgebenden Flüssigkeit, sei diese nun Wasser oder eine Salzlösung, eine Differenz des osmotischen Druckes besteht, die infolge eines besonderen Verhaltens der Grenzflächen nur durch Wasserverschiebung ausgeglichen werden kann, und zwar auch dann, wenn jene für Ionen nicht absolut undurchlässig sind, Wasser aber doch ganz wesentlich leichter und schneller durchlassen als gelöste Stoffe. Um *Quellung* wird es sich dagegen handeln, wenn die Wasseraufnahme auf der Eigenschaft der im Faserinhalt enthaltenen Kolloidsubstanzen beruht, unter verschiedenen Bedingungen eine größere oder kleinere Wassermenge zu binden, zu quellen oder zu entquellen. In seiner Arbeit „Über die Wasserbindung in Kolloiden mit besonderer Berücksichtigung des quergestreiften Muskels“ in den Abhandl. d. Preuß. Akad. d. Wiss. vom Jahre 1922 nimmt RUBNER auf diesen Unterschied keine Rücksicht und spricht immer nur von „Quellung des Muskels“. Er deutet demgemäß auch die „Wasserstarre“ als eine durch *Quellung* bewirkte Veränderung der Fasern und hält dabei den Umstand für sehr bedeutungsvoll, daß der Muskel *fast ohne Längenänderung sehr viel breiter (dicker) wird*. Da er nun außerdem beobachtete, daß ein in der Luft trocknender Muskel fast sein ganzes Wasser verliert, dabei aber sich fast gar nicht verkürzt, sondern *nur in der Breite schrumpft*, während er *in kochendem Wasser sich verbreitert und zugleich verkürzt, wobei er so viel Wasser aufnimmt, als dem Gehalt des frischen Muskels an gebundenem Wasser entspricht*, scheint ihm der Schluß gerechtfertigt, daß bei der Verkürzung dieses Wasser eine wesentliche Rolle spielt, sowie *daß die räumliche Anordnung des Wassers im Muskel von besonderer Bedeutung sein muß*. Da nun aber, wie wir sehen werden, die Fibrillen im Wasser überhaupt nicht quellen, so er-



klärt sich die Zunahme des Querschnittes eines wasserstarrten Muskels sehr einfach durch Zwischenlagerung von Wasser und Auseinanderdrängen der Fibrillen. Auch die aus neuerer Zeit stammenden Untersuchungen von ABDERHALDEN und GELLHORN (1922) über die osmotischen und kolloiden Eigenschaften der quergestreiften und glatten Muskulatur lassen ein genügend scharfes Auseinanderhalten der beiden Vorgänge vermissen und leiden außerdem an dem Fehler, daß keine Rücksicht darauf genommen wird, daß der Faserinhalt eine überaus komplizierte Struktur besitzt und daß die Fibrillen, das Sarcoplasma und dessen körnige Einlagerungen hinsichtlich ihres Quellungsvermögens sich ganz verschieden und zum Teil gerade entgegengesetzt verhalten. Daß beim Eintauchen eines unversehrten Muskels, etwa eines lebendigen Froschsartorius, in destilliertes Wasser die beobachteten Form- und Gewichtsveränderungen im wesentlichen auf die durch *Osmose* bewirkte Vermehrung des Inhaltes der Muskelschläuche zu beziehen ist, darüber lassen die vorliegenden Untersuchungen keinen Zweifel bestehen. MEIGS (1-4), der sich sehr eingehend mit diesen Vorgängen beschäftigt hat, unterscheidet vier Stadien. Das erste, welches etwa 20 Minuten dauert, ist durch ein schnelles Ansteigen des Muskelgewichtes infolge osmotisch aufgenommenen Wassers gekennzeichnet. Es folgt ein zweites Stadium von etwa 2 Stunden Dauer, während dessen das Gewicht wieder abnimmt, um im dritten Stadium wieder zuzunehmen und in der 6. Stunde ein zweites Maximum zu erreichen. Zu dieser Zeit ist der Muskel bereits abgestorben und es liegt nahe, die abermalige Zunahme des Gewichtes auf Quellung von Muskeleiweißkörpern infolge der nun einsetzenden Säurebildung zu beziehen. Etwas anders liegen die Dinge, wenn man solche Versuche mit zerkleinerten und daher nicht mehr lebendigen Muskelstücken macht. WINTERSTEIN (1916) suchte auf diese Weise den osmotischen Faktor von dem kolloiden zu trennen, indem er Muskelbrei in Gazesäckchen eingeschlossen der Wirkung von Wasser aussetzte. Da diesfalls die Gewichtszunahme ganz ausblieb, schloß er, daß es sich bei der Wasseraufnahme des intakten Muskels gar nicht um kolloidale sondern um osmotische Vorgänge handelt, welche letztere an die Unversehrtheit von Strukturen gebunden seien. GELLHORN (1923 u. 1925) hat in neuester Zeit diese Versuche mit Rücksicht darauf, daß ein solcher Schluß nicht unbedingt als bindend angesehen werden kann, weil die Zerstörung der Faserstruktur abnorme Verhältnisse setzt, wieder aufgenommen. Er suchte die Menge des gebundenen und des freien Wassers unabhängig voneinander zu verändern, indem er sich einerseits der entquellenden Calcium- und der quellenden Kaliumionen bediente, während andererseits Kochsalzlösungen von verschiedenem osmotischen Druck verwendet wurden. Schon OVERTON (1904) hatte beobachtet, daß ein Froschmuskel in isotonischer  $\text{CaCl}_2$ -Lösung irreversibel schrumpft, während in Gemischen von  $\text{NaCl}$  und

CaCl<sub>2</sub>, die einer 0,7 proz. NaCl-Lösung isotonisch sind und nicht mehr als 0,2 proz. CaCl<sub>2</sub> enthalten, Muskelgewicht und Erregbarkeit längere Zeit keine wesentliche Änderung erfahren. GELLHORN untersuchte nun, erstlich wie die Quellungsreaktion eines Muskels in isotonischen Lösungen von CaCl<sub>2</sub> und KCl verläuft, wenn die Menge des freien Wassers durch Vorbehandlung mit anisotonischen Lösungen von NaCl verändert wird, und ferner, wie das Gewicht des Muskels in anisotonischen NaCl-Lösungen sich ändert, wenn der Quellungsstatus durch Vorbehandlung mit isotonischer CaCl<sub>2</sub>- bzw. KCl-Lösung geändert wurde. Es ergab sich, daß *Vorbehandlung mit hypertotonischer NaCl-Lösung die entquellende Wirkung des CaCl<sub>2</sub> vermindert, die quellungsfördernde KCl- und Säurewirkung aber vermehrt. Vorbehandlung mit hypotonischen Lösungen hat den entgegengesetzten Einfluß.* Da sich nun weiter herausstellte, daß trotz des sehr ungleichen Quellungsstatus, in dem sich der Muskel durch die Vorbehandlung mit isotonischen Lösungen von CaCl<sub>2</sub> und KCl befindet, die durch eine hypotonische NaCl-Lösung bedingte Wasseraufnahme quantitativ fast ganz gleich verläuft, so erblickt GELLHORN in diesen Versuchen „einen exakten Beweis für die *Unabhängigkeit der Quellungs- und osmotischen Reaktionen voneinander, und zwar auch unter Bedingungen, bei denen im Gegensatz zu den Versuchen WINTERSTEINS die Struktur der Muskeln intakt bleibt*“. Indessen hat GELLHORN nicht beachtet, daß *Kochsalzlösungen durchaus nicht nur eine osmotische Wasserbewegung bedingen, sondern auch namentlich, wenn sie konzentrierter sind, mehr oder weniger stark quellend wirken.* Um eine fast rein osmotische Aufnahme von Wasser seitens eines Muskels dürfte es sich wohl im ersten MEIGSSchen Stadium handeln. Dies schließt aber nicht aus, daß die zweite Gewichtszunahme durch Säurequellung bedingt ist, denn in einer unter WINTERSTEINS Leitung ausgeführten Arbeit konnte WEBER (1925) zeigen, daß das Ausbleiben der Gewichtszunahme dadurch verursacht wird, daß die im Muskel gebildete Milchsäure aus den Gasesäckchen in das Außenwasser diffundiert. Im übrigen wird man die Säurequellung absterbender Muskeln nicht allzu hoch einschätzen dürfen, denn die mikroskopische Untersuchung solcher Fasern zeigt die Fibrillen noch deutlich quergestreift und kaum verändert. Aus den ersten Versuchen WINTERSTEINS ergibt sich aber die wichtige Tatsache, daß *bei möglichstem Ausschluß von Säurewirkung die Substanz der Fibrillen, also das Verkürzungseiweiß in reinem Wasser überhaupt nicht quillt.* Wenn v. FÜRTH angenommen hat, daß „zu jenen Zeitpunkten, wo WINTERSTEIN den Muskelbrei in seine Gasesäckchen eingeschlossen und gewogen hatte, der Quellungsprozess im wesentlichen bereits abgelaufen war und naturgemäß nicht noch ein zweites Mal in gleicher Weise ablaufen konnte, indem die gesäuerten Eiweißteilchen, die sich bereits früher auf Kosten der zur Verreibung dienenden Flüssigkeit mit Wasser beladen hatten, nicht in gleicher Weise von

neuem quellen können, so trifft dies keineswegs zu und man kann sich leicht vom Gegenteil überzeugen: *Sowohl Säuren wie Salzlösungen von geeigneter Konzentration bewirken an den gewässerten Muskelstückchen, deren Fasern bei mikroskopischer Untersuchung ganz normal aussehen, also nicht gequollen sind, außerordentlich starke Quellung.* Es schien bei dieser Sachlage notwendig, die *mikroskopisch wahrnehmbaren Veränderungen der Struktur gewässerter Muskeln sowie deren Verhalten im polarisierten Licht* zum Gegenstand einer eingehenden vergleichenden Untersuchung zu machen. Sieht man sich in der Literatur nach diesbezüglichen Angaben um, so findet man nur wenige dürftige Bemerkungen. STÜBEL (1920) gibt an, „daß die Querstreifung bei Behandlung eines Zupfpräparates (Froschmuskel) mit destilliertem Wasser verloren geht“, ein Umstand, der ihm dafür zu sprechen scheint, „daß Myogen am Aufbau der quergestreiften Substanz wesentlich beteiligt ist“. In noch weiterem Umfang sah er aber die Querstreifung bei Behandlung mit verdünnten Salzlösungen zugrunde gehen, während sie durch wenig konzentrierte Lösungen fixiert wird, was — wie er meint — „für eine erhebliche Beteiligung von Eiweißkörpern, die sich wie Globuline verhalten (Myosin und Myogenfibrin) spricht“. Nach v. EBNER (1) läßt physiologische Kochsalzlösung die doppelbrechenden Eigenschaften der Muskeln fast unbeeinflusst und nur bei großer Dicke des Präparates ist geringfügiges und langsames Sinken der Doppelbrechung bemerkbar. Wenn man *Fischmuskeln*, die sich wegen ihrer Bindegewebsarmut zu solchen Versuchen am besten eignen, in kleine Stücke zerschneidet und dann bei niedrigerer Temperatur (0—5° C) mehrere Tage mit täglich erneuertem, destilliertem Wasser maceriert, geht in dieses reichlich ein Eiweißkörper über, der zwischen 50 und 60° C koaguliert. Die einzelnen abgossenen Flüssigkeitsportionen trüben sich bei dieser Temperatur in den ersten Tagen sehr stark, später in abnehmendem Maße und setzen beim Stehen Flocken ab. Es handelt sich also um einen wasserlöslichen Eiweißkörper, der mit FÜRTHS Myogen wohl identisch ist und dessen Herkunft aus dem Sarcoplasma kaum zweifelhaft sein kann. Nach dem Filtrieren läßt sich zwischen 70—80° eine zweite Koagulation nachweisen, die wohl in der Hauptsache auf Bluteiweißkörper zu beziehen sein dürfte. *Bei mikroskopischer Untersuchung der extrahierten Muskelstückchen fällt vor allem die außerordentlich deutliche und regelmäßige Längsstreifung (Fibrillierung) des Faserinhaltes bei gut erhaltener Querstreifung auf.* An den Faserenden sieht man die Muskelsäulchen sich oft pinselartig aufsplintern, wobei sie als feine gleich dicke Fasern erscheinen. Beim Zerpupfen eines solchen Präparates werden vielfach Fibrillengruppen, sowie Bruchstücke von solchen freischwimmend in der umgebenden Flüssigkeit gefunden in so ausgezeichneter Erhaltung, wie sie sonst nur die besten Konservierungsmittel ermöglichen. *Zwischen gekreuzten Nikols findet man auch die Doppel-*

brechung vollkommen erhalten; selbst wenn die Muskeln wochenlang im Wasser gelegen hatten und daher sicher schon zum Teil in Zersetzung begriffen waren, erscheint die Fibrillenmasse des Faserinhaltes noch gut erhalten und zeigt in gewöhnlichem wie im polarisierten Licht normale Querstreifung. Auf den festen Aggregatzustand der Fibrillen gestatten namentlich solche Stellen einen sicheren Schluß, wo dieselben, offenbar durch mechanische Beeinflussung der betreffenden Fasern, wellig oder zickzackförmig gebogen erscheinen. Der fibrilläre Zerfall, oder richtiger ausgedrückt, das scharfe Hervortreten der Grenzen von Fibrillengruppen (Muskelsäulchen) kann demnach wohl nur auf eine durch das Wasser verursachte Veränderung der normalerweise unsichtbaren interfibrillären Substanz bezogen werden. Alles spricht dafür, daß es sich um die Folge einer mehr oder weniger vollständigen Herauslösung von Sarcoplasma handelt, wodurch der Zusammenhalt der Fibrillenbündel gelockert wird ohne daß diese selbst erhebliche Veränderungen erleiden. Froschmuskeln zeigen nur insofern ein etwas anderes Verhalten, als die Fibrillen anscheinend weicher sind als bei Fischen und bei der Präparation daher auch leichter aus der Lage gebracht, verbogen und zusammengeknäult werden. Prachtvolle Fibrillenpräparate liefert ein Sartorius, der auf einer Korkplatte ausgespannt, mehrere Tage in Wasser gelegen hatte. Zerzupft man dann dünne mit einer Schere abgeschnittene Längsstreifchen vorsichtig, so findet man zahlreiche Fasern, die bei vortrefflich erhaltener Querstreifung ihrer ganzen Masse nach fibrillär zerfallen sind.

Aus den mitgeteilten Erfahrungen ergibt sich als wichtigste Folgerung, daß die zweifellos feste contractile Substanz der Fibrillen (das „Verkürzungsprotein“) in reinem Wasser auch bei sehr lange dauernder Einwirkung nicht quillt und anscheinend überhaupt nicht merklich verändert wird, während das Sarcoplasma offenbar reichlich wasserlösliche Eiweißkörper (Myogen) enthält, die bei anhaltender Wässerung aus verletzten Muskelfasern größtenteils herausgelöst werden. Unverletzte noch lebende Fasern werden dagegen durch das osmotisch eindringende Wasser stark ausgedehnt und so scheinbar zur Quellung gebracht (Wasserstarre). Von dem großen Unterschied dieses letzteren Zustandes von wirklicher Quellung überzeugt man sich leicht durch die mikroskopische Untersuchung eines wasserstarrten und eines mit verdünnter Säure behandelten Froschmuskels. Während ersterenfalls die Querstreifung und Anisotropie vollkommen erhalten bleibt, bemerkt man an den wirklich gequollenen Muskeln nach kurzer Einwirkung der Säure zwar auch noch eine zarte Querstreifung an vielen Fasern, doch ist sie nur bei großer Aufmerksamkeit zu bemerken und zeigt auch, wie noch später zu besprechen sein wird, einen wesentlich verschiedenen Charakter. Auch ist die Doppelbrechung fast ganz geschwunden. Nach einigen Stunden fehlt auch die Querstreifung und im glasig-durchsichtigen Faserinhalt

treten dann nur die Kerne und die Längszüge von Sarcoplasma als Strukturelemente hervor. Wie bekannt, geben solche Präparate, namentlich wenn das Sarcoplasma elektiv mit Gold gefärbt wird (Goldameisensäure), die beste Vorstellung von der so oft unterschätzten Mengenentwicklung der sarcoplasmatischen Zwischensubstanz und man wird darüber belehrt, daß diese einen durchaus gleichberechtigten Bestandteil des Faserinhaltes auch in solchen Fällen bildet, wo an der lebenden Faser wenig oder nichts davon zu sehen ist. *Quellbares festes Eiweiß ist ausschließlich in den Fibrillen lokalisiert und dürfte hier im wesentlichen mit dem Myosin zu identifizieren sein.* Für das genauere Studium der Eigenschaften und der Verteilung dieses funktionell wichtigsten Muskeleiweißkörpers ist es nun von größtem Interesse, daß *nicht nur Säuren sehr stark quellend wirken, sondern nicht minder auch gewisse Neutralsalzlösungen bei nicht zu geringer Konzentration.* Selbst eine isotonische 0,6 proz. NaCl-Lösung bedingt, freilich erst bei längerer Einwirkung, ganz unverkennbare Quellungserscheinungen bei quergestreiften Muskelfasern, wie z. B. Fischmuskeln sehr deutlich erkennen lassen. Maceriert man Stückchen von solchen einige Tage in einer solchen Salzlösung bei einer wenig über 0° liegenden Temperatur, so findet man die Fasern sehr regelmäßig längsgestreift, wobei die auffallend weit voneinander abstehenden dunklen Linien offenbar den Grenzen der Muskelsälchen entsprechen, die demnach wie auch optische Querschnitte der Fasern erkennen lassen, stark verbreitert (gequollen) sind und in der Regel keine Querstreifung erkennen lassen. Zwischen gekreuzten Nikols leuchten sie aber bei geeigneter Lage noch *gleichmäßig* hell auf. Unvergleichlich schneller und energischer quellend wirken stärkere Kochsalzlösungen. Spannt man einen frischpräparierten Froschartorius mit Igelstacheln auf einer Korkplatte aus und läßt diese nun auf einer 10 proz. Kochsalzlösung schwimmen, so findet man den Muskel nach einigen Stunden außerordentlich stark gequollen, verbreitert und gallertig durchscheinend. Er gleicht äußerlich völlig einem in Säure gequollenen Muskel. Bei mikroskopischer Untersuchung findet man aber sowohl Querstreifung wie Doppelbrechung in fast allen Fasern, wenn auch merklich geschwächt, erhalten. Nach v. EBNER (1) bewirkten konzentrierte Kochsalzlösungen baldige starke Verminderung der Doppelbrechung, die aber rückgängig gemacht werden kann, wenn man das Präparat rasch in ausgiebiger Weise mit  $\frac{1}{2}$  vH Kochsalzlösung oder destilliertem Wasser auswäscht. Besonders schön läßt sich die quellende Wirkung starker Kochsalzlösungen an Stückchen von Fischfleisch (Schleie) nachweisen, die vorher schon mehrere Tage in destilliertem Wasser maceriert wurden. Bringt man solche in eine 10—15 proz. Kochsalzlösung, so sieht man schon nach wenigen Minuten einen auffallenden Unterschied, indem die Muskelstückchen durchscheinend werden. Die Querstreifung der Fasern ist verschwunden, die

Muskelsaulchen stellen breite blasse Bander dar, deren Grenzen durch zarte, dunkel erscheinende Sarcoplasmaschichten gebildet werden. Im optischen Querschnitt treten die polygonalen in der Peripherie radiar angeordneten, verlangerten COHNHEIMSchen Felder ebenso deutlich hervor, wie nach Saurequellung. Man hat es also hier mit der auf den ersten Blick uberraschenden Tatsache zu tun, da *ein Eiweikorper (Myosin) in einer hochkonzentrierten Neutralsalzlosung auerordentlich stark quillt und schlielich verflussigt wird, wahrend Wasser keine wirkliche Quellung bewirkt.*

Bekanntlich hat zuerst HOFMEISTER (1891) Untersuchungen uber die Beziehungen verschiedener Neutralsalze zu den eiweiartigen Kolloiden angestellt und gezeigt, da Scheiben aus Gelatinegallerte in Salzlosungen von aquivalenter Konzentration sich ganz verschieden verhalten, je nachdem man bei gleichem Kation die Anionen, oder bei ungeandertem Anion die Kationen variiert. Ersterenfalls ergab sich folgende Reihe:

$SO_4, \text{ Tartrat, Citrat, } < \text{ Acetat } < \text{ Cl } < \text{ Br } < \text{ NO}_3 < \text{ J } < \text{ SCN.}$

*Es bringen demnach Sulfate, Tartrate und Citrate oberhalb einer gewissen Konzentration die Gelatine zum Schrumpfen, wahrend die Chloride, Bromide und Nitrate, Jodide und Rhodanide bei der gleichen Konzentration in steigendem Mae quellend wirken. Fur die Kationen sind die Unterschiede weniger deutlich. Sie lassen sich in der Reihe  $Li < Na < K, NH_4$  anordnen, danach folgen die Erdalkalien bis zu Mg, das eine Mittelstellung einnimmt.* Was nun die Ursache der Quellung in manchen Salzlosungen betrifft, so weist schon die ubereinstimmung der HOFMEISTERSchen Reihenfolge mit der fur das Wasseranziehungsvermogen geltenden darauf hin, da dieses letztere eine ganz wesentliche Rolle spielt, indem das Losungswasser um so weniger der quellenden Substanz zur Verfugung steht, je mehr die Wasserteilchen von der Anziehungskraft der Salzteilchen mit Beschlag belegt werden. Wird die quellende Substanz in bereits gequollenem Zustande in eine stark wasseranziehende Salzlosung gebracht, so kann sie sogar Wasser abgeben und schrumpfen. Da jedoch das Wasseranziehungsvermogen der gelosten Salze nicht das allein Magebende sein kann, erhellt schon aus der Tatsache, da *die Quellung in reinem Wasser gegen jene in bestimmten Salzlosungen weit zuruckbleibt und bisweilen, wie z. B. bei Muskelfibrillen, uberhaupt nicht eintritt. Es widerspricht dies durchaus der verbreiteten Vorstellung, welche fur alle Falle eine starkere Quellung in reinem Wasser als in einer indifferanten Salzlosung erwarten lat.* Aus seinen Versuchen mit Gelatinescheiben und Kochsalz-Losungen verschiedener Konzentration leitete HOFMEISTER folgende Satze ab:

1. Die gefundene Gewichtszunahme setzt sich stets zusammen aus zwei Groen: der Wasseraufnahme und der Salzaufnahme; beide sind von der Konzentration der Salzlosung abhangig, doch in verschiedener Weise.

2. Die Wasseraufnahme erhöht sich mit steigender Konzentration der Salzlösung bis zu einem bestimmten Punkt und sinkt bei weiterer Konzentrationssteigerung wieder ab. Das Maximum wird erst bei relativ hohem Salzgehalt (über 12 vH) erreicht. Auch die Salzaufnahme erhöht sich gleichzeitig, bleibt aber der Konzentration annähernd proportional.

3. *Die Anwesenheit von Salz begünstigt die Aufnahme des Wassers in dem Maße, daß sie innerhalb weiter Grenzen (zwischen 0,2 und 17 vH) größer ist, als bei Quellung in reinem Wasser.*

4. Der Salzgehalt der die Leimscheiben durchtränkenden Lösung ist bei genügender Quellungsdauer nur wenig niedriger oder ebenso hoch wie jener der Außenflüssigkeit.

*Alles dies gilt nun in gleicher Weise auch für die Fibrillensubstanz quergestreifter Muskelfasern, die sich Kochsalzlösungen gegenüber ganz ebenso verhält wie Gelatine.* Es müssen daher, da der Salzgehalt bis zu einer gewissen Grenze die Wasseraufnahme begünstigt, bei der Kombination

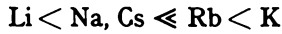
Leim } + NaCl + Wasser andere Anziehungskräfte ins Spiel treten als  
Myosin }

bei der Kombination Leim } + Wasser. *Vom Leim unterscheidet sich die Fibrillensubstanz aber dadurch, daß sie in reinem Wasser überhaupt nicht quillt und daß die Wasseraufnahme erst beginnt, wenn die Außenflüssigkeit wenigstens etwas Salz enthält. Die schädliche Wirkung isotonischer Kochsalzlösungen dürfte daher nicht nur auf das Fehlen entgiftender Ionen zu beziehen sein, sondern auch zum Teil auf der schon recht beträchtlichen quellenden Wirkung einer 0,6 proz. NaCl-Lösung beruhen, die sich freilich erst nach längerer Zeit bemerkbar macht.*

Es ist leicht ersichtlich, daß in einer Muskelfaser, deren Inhalt ja nicht einheitlich zusammengesetzt ist, sondern aus verschiedenen quellbaren Körpern besteht und außerdem von einer Lösung durchtränkt ist, deren chemische Beschaffenheit bei Aufnahme von Stoffen in Betracht kommen muß und daß vor allem zwischen Fibrillen und Sarco-plasma während des Lebens innige chemische Wechselbeziehungen bestehen, die Verhältnisse so außerordentlich kompliziert sind, daß man sie vorläufig fast als unübersehbar bezeichnen kann.

OVERTON studierte den Einfluß der *Kaliumsalze* auf quergestreifte Muskeln, deren giftige Wirkung seit CL. BERNARD bekannt ist. Es lassen sich zwei Gruppen unterscheiden: zu der einen gehören Sulfat, Tartrat, Phosphat und Acetat, zu der anderen Chlorid, Bromid, Nitrat, Jodid. In den isotonischen Lösungen der ersteren bewahren die Muskeln ihr normales Aussehen, auch wenn sie 24—50 Stunden in den Lösungen bleiben und gewinnen ihre Erregbarkeit in reiner Kochsalzlösung rasch wieder. Auch die Kalisalze der zweiten Gruppe lähmen die Muskeln, aber *in ihren reinen isotonischen Lösungen schwellen sie im Gegensatz*

zu den Lösungen der ersten Gruppe langsam auf. Hier kombinieren sich, wie man sieht, mit den kolloidalen Vorgängen, die an das Leben der Fasern geknüpften Erscheinungen einer auswählenden Permeabilität. Ähnlich wie KCl wirkt RbCl; weniger quellend wirken in absteigender Reihe CsCl, NaCl, LiCl. GELLHORN fand, daß die Quellung von Froschmuskeln durch die Alkalichloride nach der Reihe



gefördert wird. Wenn zu den Alkalichloriden noch  $\text{CaCl}_2$  in bestimmter Menge (0,2 vH) zugefügt wird, so findet man ein ganz entsprechendes Verhalten auch für glatte Muskeln.

Seit lange sind auch stärkere Lösungen von Salmiak ( $\text{NH}_4\text{Cl}$ ) (5—15 Proz.) als ausgezeichnete Quellungs- und Lösungsmittel speziell für Myosin bekannt. Man hat aber von dieser Eigenschaft bisher zur Darstellung dieses Eiweißkörpers merkwürdigerweise nur wenig Gebrauch gemacht. Nachdem sich herausgestellt hatte, daß man zerkleinerten Muskeln das Myogen durch anhaltendes Auswässern entziehen kann, lag es nahe, solche, abgesehen von Sarcolemm- und Bindegewebsresten fast nur aus der Fibrillenmasse bestehende Muskeln als Ausgangsmaterial für die Darstellung von Myosin zu verwenden. Da sich, wie wir sehen werden, isolierte Fibrillen in Salmiaklösungen der angegebenen Konzentration restlos lösen, so war zu erwarten, daß es auf diesem Wege möglich sein würde, eine viel vollständigere Extraktion und daher reichere Ausbeute von Myosin zu erzielen, als durch Auspressen, wobei naturgemäß immer erhebliche Mengen Fibrilleneiweiß in den Preßrückständen verbleiben, da es sich ja in diesem Falle nicht um eine eigentliche Lösung handeln kann. Ebensowenig läßt sich eine auch nur annähernd vollständige Extraktion mit 0,6 Proz. Kochsalzlösung erwarten, da das Myosin in so verdünnten Lösungen nur äußerst langsam quillt und kaum verflüssigt wird, während eine 10 Proz. Lösung ganz ähnlich wie entsprechend konzentrierte Salmiaklösungen wirkt. RUBNER (l. c.) gibt an, daß „wenn man Muskeln (vom Rind) durch 10 Proz. NaCl- oder 7 Proz. Salmiaklösung extrahiert und durch Steinsalz das Myosin ausscheidet, eine Gallerte gewonnen wird, die auf Tonteller gestrichen, rasch reichlich Salzwasser abgibt.“ . . . „Meist wurden noch zwei weitere Fraktionen erhalten, die in Salmiak (7 vH) löslich sind, deren eine sich als weißes Pulver abscheidet wenn man zentrifugiert; daneben bleibt als dritte Fraktion eine reichliche Eiweißmenge in der Kochsalzlösung selbst und wird durch Wärme in derben Flocken ausgeschieden. Angenähert treffen  $\frac{2}{3}$  auf Myosin und  $\frac{1}{3}$  auf die beiden anderen Eiweißstoffe.“ Wenn man diese im wesentlichen auf Myogen bezieht, so würde dies ein starkes Überwiegen des Myosins bedeuten. Verreibt man mit Wasser erschöpfte Muskelstückchen mit Sand unter Zusatz von etwas 10 Proz.



Salmiaklösung, so quillt der Muskelbrei stark auf und bildet nun eine gallertig-durchscheinende Masse. Gießt man dann eine größere Menge der gleichen Salzlösung auf und läßt nach gutem Durchschütteln in einer verschlossenen Flasche bei niederer Temperatur stehen, so erhält man eine sehr konzentrierte, milchig-getrübte Myosinlösung. Eine zweite und dritte Extraktion liefern dann nur noch geringere Ausbeute. Der Rückstand, der wohl hauptsächlich aus Sarcolemm und Bindegewebsresten besteht, ist verhältnismäßig sehr gering. Die so gewonnene Myosinlösung läßt sich weder durch Zentrifugieren noch auch durch Filtrieren völlig klären und enthält den Eiweißkörper anscheinend nicht eigentlich gelöst, sondern im Zustande hochgradigster Quellung. Eine spontane Gerinnung der Lösung habe ich auch nach wochenlangem Stehen nicht beobachtet. (Wir werden später sehen, daß sich in gleicher Weise dargestellte Myosinlösungen aus Insektenmuskeln in dieser Beziehung anders verhalten.) Tropft man die an sich stark getrübte Lösung in eine größere Menge Wasser, so bilden die einzelnen Tropfen im Niedersinken zunächst weisliche Wolken, die bald zu gallertigen Fäden und Flocken gerinnen (Myosinfibrin) und schließlich eine zusammenhängende Masse bilden. Beim Erwärmen der Lösung bis zum Kochen beginnt bei etwa 50° C eine stärkere Trübung, doch bleibt die Flüssigkeit homogen (opalisierend). Flockenbildung tritt auch beim Sieden nicht ein, dagegen gerinnt die Lösung gallertig bei Zusatz einer Säure, wobei die einzelnen Gallertklümpchen sich nach und nach zusammenballen. Es verhält sich also das Myosin in solchen Lösungen wesentlich anders wie echtes Globulin, indem es nicht eigentlich ausgeflockt, sondern nur in noch stark gequollenem Zustand zur Ausscheidung gelangt. Dagegen wird das Myosin beim Kochen mit Salpetersäure in Form intensiv gelber Flocken ausgefällt. Auch beim Ausschütteln mit Chloroform bilden sich schneeweiße Flöckchen und Fäden und man kann so den Eiweißkörper aus der Lösung vollständig ausfällen.

Bemerkenswert ist das im allgemeinen als *gegensätzlich* zu bezeichnende Verhalten von Myosin- und Myogenlösungen. Dies äußert sich nicht nur in der Löslichkeit bzw. Unlöslichkeit in Wasser, sondern beispielsweise auch darin, daß, wie schon v. FÜRTH angibt, Myogenlösungen bei Zusatz von 1—5 vH Salmiak in der Wärme (31—35°) nach einigen Stunden gefällt werden. Das gleiche gilt auch von Kochsalz und Chlorcalcium. Während nach v. FÜRTH diese Salze auch die Umwandlung des Myosins in Myosinfibrin begünstigen sollen, habe ich ein solches Verhalten bei den aus Fischmuskeln bereiteten Myosinlösungen auch bei vielstündigem Erwärmen auf 35° nicht feststellen können. Die Angabe v. FÜRTHS, daß das Myogen in den Muskelfasern das Myosin um das 3—4fache übertrifft, erscheint mit Rücksicht darauf, daß die Fibrillenmasse im allgemeinen größer ist als die des Sarcoplasmas,

äußerst unwahrscheinlich, um nicht zu sagen, unmöglich. Es wurde daher versucht, das Mengenverhältnis der beiden Eiweißkörper auf Grund ihres gegensätzlichen Verhaltens gegen Wasser und Salmiaklösungen zu bestimmen. Wenn diese Versuche auch nicht auf große Genauigkeit Anspruch machen können, so sind sie doch, wie das folgende Beispiel zeigt, völlig beweisend für das sehr starke Überwiegen des Myosins in den Muskeln der Fische und Amphibien (Frosch und Schleie). 15 g fein zerhackte Schleienmuskeln wurden zunächst mit kaltem Wasser mehrere Tage extrahiert, die einzelnen Flüssigkeitsportionen zusammengegossen und bis auf 60° erhitzt. Die flockige Fällung (Myogen) wog in noch feuchtem Zustande 3,2 g. Hierauf wurden die gewässerten Muskelstückchen mit Sand und etwas 10 proz. Salmiaklösung verrieben und der gallertige Brei wiederholt mit je 300 ccm derselben Salzlösung unter mehrmaligem Umschütteln extrahiert. Die milchig getrübe Lösung wurde unter Zusatz von HNO<sub>3</sub> erwärmt, wobei ein sehr reichlicher flockiger Niederschlag entstand, der abfiltriert und zwischen Fließpapier gut abgepreßt 9,8 g wog, so daß also fast die ganze gewässerte Fasermasse in Lösung gegangen war.

Die mitgeteilten Erfahrungen ließen eine genaue mikroskopische Untersuchung der mit starken Lösungen von Kochsalz oder Salmiak vorbehandelten Muskeln von großem Interesse erscheinen. Es liegen hierüber bisher nur wenige ganz ungenügende Angaben vor. STÜBEL bemerkt, daß Froschmuskelfasern nach Behandlung mit 10—30 proz. Salmiaklösungen den von ihm sogenannten Typus der „einfachen Querstreifung“ noch erkennen lassen „bei nicht sehr ausgeprägter Längsstreifung“. Auch soll später körniger Zerfall eintreten. Nach DANILEWSKY (1882) soll „bei Behandlung eines Muskelbündels mit einem kontinuierlichen Strom von 5 proz. Salmiaklösung nach Entfernung des Myosins ein Gebilde hinterbleiben, welches alle morphologischen Haupt-eigentümlichkeiten der normalen Muskelbündel behalten hat, wie z. B. die Querstreifung“. Er schließt daraus, „daß die Salmiaklösung nur Myosin und andere gelöst gewesene Bestandteile herausgezogen hat, ohne die sichtbare Struktur des Bündels irgendwie angegriffen zu haben“. In dieser Beziehung sollen sich die Muskelfasern aller Tiere fast gleich verhalten. In stärkeren Lösungen (10—15 vH) sah er immer „starke Quellung eintreten, durch welche in manchen Fällen das Sarcolemm gesprengt wird, so daß der ganze Faserinhalt als feinkörnige außerordentlich stark gequollene und bald nach allen Richtungen hin zerfließende Masse austritt“. DANILEWSKY gelangt also zu der Vorstellung, daß eine Muskelfaser, aus der nur das Myosin herausgelöst wurde, ihre Struktur noch behält, die demnach durch in Salmiaklösungen unlösliche Substanzen bedingt sein müsse. „Diese Substanzen befinden sich im Bündel in einem festweichen, aber durchaus nicht in gelöstem Zustand.“ Er stellt sich den Inhalt einer myosinfreien Faser als ein

„schwammartiges Gerüst (*Bündelgerüst*)“ vor, in dessen Maschen das Myosin and andere Bestandteile eingebettet seien. Daß DANILEWSKY zu keiner vollen Klarheit über die hier vorliegenden Verhältnisse kam, liegt im wesentlichen daran, daß die sehr fein gestreiften Wirbelmuskelfasern für derartige Untersuchungen ein recht ungünstiges Material bilden. Dennoch läßt sich auch hier schon einiges erreichen.

Beim Studium des Einflusses irgendwelcher, namentlich aber chemisch reizender Stoffe auf die Struktur der Muskelfasern, ist es wichtig, daß diese an der Verkürzung nach Möglichkeit behindert werden. Man beläßt daher die Muskeln entweder in situ zwischen ihren natürlichen Insertionspunkten ausgespannt oder taucht einen frei präparierten auf einer Korkplatte ausgespannten Froschsartorius in die betreffende Lösung (10 vH  $\text{NH}_4\text{Cl}$ ). Untersucht man dann nach mehrtägigem Liegen die Fasern mikroskopisch, so liefern sie ein sehr charakteristisches Bild. *Fast überall ist noch Querstreifung deutlich zu erkennen und meist sogar sehr scharf ausgeprägt.* Da die richtig orientierten Fasern außerdem zwischen gekreuzten Nikols auch noch, wiewohl sehr viel schwächer als normal, aufleuchten, so könnte man auf den ersten Blick versucht sein, die Querstreifung wie auch sonst auf die Fibrillenstruktur zu beziehen. Es läßt sich aber zeigen, daß dies keineswegs angeht. Einen Hinweis darauf, daß die Querstreifung gegebenenfalls nicht auf der regelmäßigen Aufeinanderfolge anisotroper und isotroper Schichten beruht, ist schon darin gegeben, daß die letzteren nicht wie sonst eine erhebliche Dicke (Höhe) besitzen, also dunkle Bänder darstellen, sondern zu zarten Linien eingeschrumpft sind, welche die zahlreichen feineren und gröberen sarcoplasmatischen Längszüge rechtwinklig überkreuzen. Dies tritt besonders deutlich im dunkeln Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes hervor, wo jene Linien sich scharf von dem gleichmäßig erhellten Grund abheben. Das wenigstens teilweise Erhaltenbleiben der Anisotropie trotz starker Quellung der Fibrillen läßt sich wohl nur so deuten, daß in der vom Sarcolemm umschlossenen Faser infolge der großen Viscosität des Inhaltes die dimensionale Ordnung der doppeltbrechenden Myosinteilchen, die man sich eben nur mehr oder weniger stark gequollen, aber nicht wirklich gelöst zu denken hätte, zunächst noch erhalten bleibt. Dies scheint bei Einwirkung von Kochsalzlösungen in höherem Maße der Fall zu sein wie in Salmiaklösungen, durch welche die Anisotropie viel stärker und rascher geschwächt wird und schließlich fast ganz schwindet. Daß dies bei Behandlung mit selbst sehr verdünnten Säuren noch ungleich schneller geschieht, dürfte nicht so sehr auf einer stärkeren Quellung als vielmehr darauf beruhen, daß das Myosin in diesem Falle offenbar schnell tiefergreifende chemische Veränderungen erleidet und wirklich gelöst wird. Wenn man daher Salmiak oder Kochsalzmuskeln nachträglich in eine ganz verdünnte Lösung von Ameisensäure einlegt, so findet man nach

einigen Tagen dieselben noch etwas stärker gequollen, sonst aber ganz unverändert. Die Doppelbrechung der Fasern ist nun völlig geschwunden die Querstreifung aber wie vorher erhalten. Man sieht jetzt, daß Längs- und Querstreifen sich in der Flächenansicht zu einem sehr zierlichen Gitterwerk vereinigen, welches in jedem optischen Längsschnitt der Fasern in gleicher Weise wiederkehrt und offenbar den Durchschnittslinien von Sarcoplasmalamellen entspricht, die den Faserinhalt sowohl in der Längsrichtung wie auch quer durchziehen. Die Querstreifen sind der optische Ausdruck der Querschnitte von Sarcoplasmanetzen, die in der Ebene der isotropen Schichten horizontal ausgespannt erscheinen und durch deren Maschen die Fibrillenbündel (Muskelsäulchen) gewissermaßen durchgesteckt sind. Die plasmatischen Netzfäden sind hier von kleinsten Körnchen

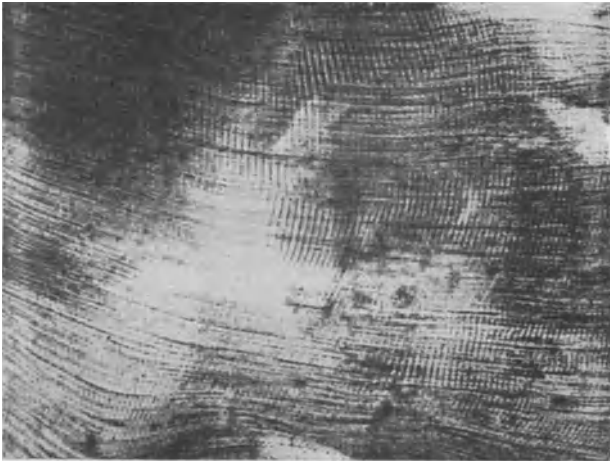


Abb. 4. Sarcoplasmagitter einer zunächst mit 10proz. Salmiaklösung extrahierten und dann vergoldeten Muskelfaser aus dem Sartorius vom Frosch.

(Sarcosomen) dicht durchsetzt, während solche im Bereich der anisotropen Q-Schichten in deren sarcoplasmatischer Umgrenzung ganz fehlen. Man kann sich demnach den Inhalt einer quergestreiften Muskelfaser als ein System von Röhren vorstellen, deren Wände aus Sarcoplasma bestehen und je ein Fibrillenbündel (Muskelsäulchen) umschließen. Nimmt man dann weiter an, daß nur im Niveau der isotropen Schichten reichlich stärker lichtbrechende Sarcosomen in den Plasmamantel der Muskelsäulchen eventuell auch zwischen den einzelnen Fibrillen eingelagert sind, während sie im Niveau der anisotropen Schichtenfolgen fehlen, so hat man ein im wesentlichen wohl zutreffendes Bild von der räumlichen Anordnung und den gegenseitigen Beziehungen zwischen Sarcoplasma und Fibrillen. Wenn man sich fragt, worauf es beruht, daß die Querstreifung in nur mit Säure behandelten Muskelfasern sehr

bald ganz schwindet, während sie nach vorhergehender Einwirkung starker Kochsalz- oder Salmiaklösung durch Säure nicht mehr geschädigt wird, also gewissermaßen fixiert ist, so kann dies wohl nur auf Veränderungen des Sarcoplasmas (Fällung) bezogen werden, die unter dem Einfluß der starken Salzlösungen entstanden sind.

Einen noch klareren Einblick in die vorliegenden Strukturverhältnisse bekommt man, wenn in der angegebenen Weise mit starken Salzlösungen und Säuren vorbehandelte Muskelfasern in der üblichen Weise vergoldet werden (Einlegen in  $\frac{1}{2}$ proz. Goldchloridlösung für 20 Minuten und Reduktion in 1proz. Ameisensäure) (Abb. 4). Die tiefrot gefärbten Fasern sind zunächst beträchtlich geschrumpft und hart geworden. Erst wenn sie einige Tage in Glycerin unter Zusatz von Ameisensäure gelegen haben, quellen sie, werden wieder weich und geben dann bei Druck auf das Deckglas prachtvolle und überaus klare Präparate, welche sofort erkennen lassen, daß *Längs- und Querlinien aus derselben plasmatischen Substanz bestehen und sich rechtwinklig überkreuzend in der Flächenansicht ein außerordentlich regelmäßiges Sarcoplasmagitter mit rechteckigen, hier und da wohl auch quadratischen Maschen bilden, in dessen Knotenpunkten etwas größere, aber immer noch sehr kleine dunkelrot gefärbte Körnchen (Sarcosomen) liegen, die durch noch kleinere, sonst aber ganz ähnliche Körnchen auch der Quere nach miteinander verbunden sind, die in ihrer Gesamtheit namentlich bei schwächerer Vergrößerung als zarte rote Fäden erscheinen und, wenn das Gitterwerk nicht durch Druck auf die gequollenen Fasern ausgedehnt und gewissermaßen entfaltet wurde, den Eindruck einer ganz dichten, homogenen Querstreifung machen*. In diesem Falle erscheint dann wohl eine Verwechslung mit der normalen fibrillären Querstreifung möglich. Gute Goldbilder lassen keinen Zweifel bestehen, daß man es hier mit einem vollkommenen Analogon der zuerst von mir (1876), RETZIUS (1888) und VAN GEUCHTEN (1886) an vergoldeten Insektenmuskeln dargestellten Sarcoplasmagitter (Fadennetze) zu tun hat. Daß die Längslinien nichts anderes sind als der Ausdruck der durch die Salzlösung in ähnlicher Weise wie durch Säure veränderten interfibrillären bzw. intercolumnaren Zwischensubstanz, ist ohne weiteres klar, während, wie schon erwähnt, die Querstreifung dadurch zustande kommt, daß kleine geformte Einlagerungen des Sarcoplasmas (Sarcosomen) im Niveau der isotropen Schichten zwischen den Säulchen bzw. Fibrillen angehäuft liegen, die in ihrer Gesamtheit ein „Querfadennetz“ im Sinne von RETZIUS bilden. *Während die Querstreifung frischer Muskeln im wesentlichen auf die besondere Struktur der Fibrillen zu beziehen ist, wie am klarsten aus dem Verhalten völlig isolierter Fibrillen der Insektenflugmuskeln hervorgeht, ist an dem Zustandekommen der Querstreifung einer Muskel f a s e r oder eines Fibrillen b ü n d e l s (Säulchen) sicher oft auch das Sarcoplasma beteiligt*. Dies tritt am deutlichsten an gewissen Insektenmuskeln hervor, bei denen die „N-Schichten“ (Nebenscheiben

ENGELMANN'S) nur durch Nebeneinanderlagerung von Sarcosomen und nicht durch eine spezifische Gliederung der Fibrillen zustande kommen. Aber auch bei Wirbeltiermuskeln gibt es eine Querstreifung auf rein sarcoplasmatischer Grundlage ohne jede Mitbeteiligung von Fibrillen. Gestützt auf Untersuchungen an Herzmuskelfasern hat schon v. EBNER (1) behauptet, „daß es die Körnchen des Sarcoplasmas, die Sarcosomen von RETZIUS (Exoplasmakörner HOLMGREN'S) sind, welche hier wesentlich das Bild der Querstreifung bedingen, während die Gliederung der Fibrillen durch diesen dicht sich anlegende und sie gleichsam einschneidende Sarcosomen in wechselnder Weise hervorgerufen wird“ (Abb. 5). Er hält es daher auch für wahrscheinlich, daß bei der großen Übereinstimmung der Querstreifung der Herzmuskelfasern mit jener anderer quergestreifter Muskeln, das Sarcoplasma (die Sarcosomen) ganz allgemein dem typischen Strukturbild zugrunde liege, eine Ansicht, die in dieser Fassung gewiß nicht richtig ist, wenigstens nicht für die Skelettmuskeln der Wirbeltiere. Dagegen gibt es Insektenmuskelfasern, deren Querstreifung tatsächlich durch Zwischenlagerung von Sarcosomen im Niveau der anisotropen Schichtenfolgen verursacht wird. Bevor hierauf näher eingegangen werden kann, müssen aber zunächst einige Bemerkungen über Struktur und Funktion verschiedener Insektenmuskeln vorausgeschickt werden.

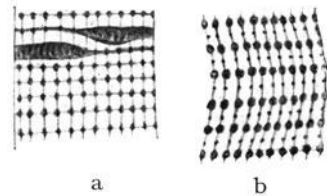


Abb. 5. a Muskelfaser aus einem menschlichen Herzen, vergoldet. Die Sarkosomen und verbindenden Plasmafäden (rot) gefärbt. b Herzmuskelfaser von *Myoxus glis* ebenso behandelt. (Nach v. EBNER.)

### 3. Beziehungen zwischen Struktur und Funktion der Skelettmuskeln der Insekten.

Nirgends in der Tierreihe findet man so auffallende und weitgehende Verschiedenheiten der Struktur quergestreifter Muskelfasern wie bei Insekten und zwar nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch am einzelnen Individuum. Daß diesen Unterschieden auch funktionelle Differenzen entsprechen, darf wohl mit Sicherheit angenommen werden und ist zum Teil auch schon experimentell festgestellt (ROLLETT). Bei Durchsicht der Literatur gewinnt man den Eindruck, als ob ziemlich allgemein die Meinung verbreitet wäre, daß bei Insekten nur zwei in ihrem Bau typisch verschiedene Muskelarten vorkommen, einmal die namentlich durch starke Entwicklung geformter Einlagerungen im Sarcoplasma — der „interstitiellen Körnchen“ KÖLLIKERS — und physiologisch durch die ganz unerhörte Schnelligkeit ihrer Contraction charakterisierten Flugmuskeln (Thoraxfibrillen) und dann die ganze übrige Skelettmuskulatur. Seit nun aber ROLLETT (1—2) die Aufmerk-

samkeit auf die so außerordentlich wechselnden Querschnittsbilder der letzteren gelenkt hat, kann von einer Einheitlichkeit der Struktur auch dieser nicht die Rede sein. Freilich beziehen sich die betreffenden Differenzen nicht so sehr auf den Bau der contractilen Substanz der Fibrillen als vielmehr auf das Mengenverhältnis und die Anordnung des zweiten Hauptbestandteiles einer jeden Muskelfaser, des Sarkoplasmas.

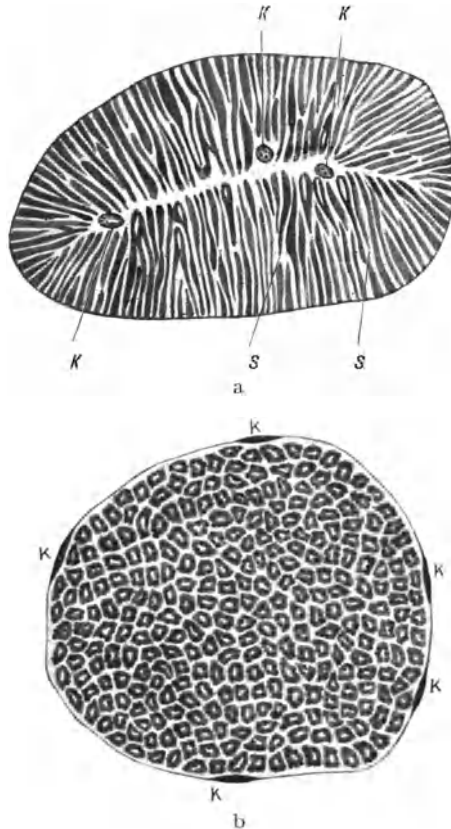


Abb. 6. a Querschnitt einer Muskelfaser von *Dytiscus*. b Ebensolcher von *Hydrophilus*. K = Kerne; S = Sarkoplasma. (Nach ROLLETT.)

Für *Dytiscus* gibt ROLLETT an, daß *alle* Skelettmuskelfasern in ihrem Bau sehr wesentlich von *allen* Skelettmuskelfasern des *Hydrophilus* abweichen, während bei jedem dieser Käfer für sich in allen Muskelfasern des Skeletes ein ganz übereinstimmender Bau realisiert erscheine. Kurz charakterisiert ist die Beschaffenheit der *Dytiscus*-Muskeln nach ROLLETT folgende: (Abb. 6. a—b) „Verlängerte, radiär angeordnete COHN-

HEIMSCHE Felder des Querschnittes, diesen entsprechend platte bandartige Muskelsäulchen, Kerne im Innern der Faser in einer oder mehreren Reihen, Sarcoplasmageäder des Querschnittes von größeren, die Kerne umgebenden, Ansammlungen federartig ausstrahlend“. Ganz andere Beschaffenheit zeigt das Querschnittsbild gleichnamiger *Hydrophilus*-Muskelfasern. ROLLETT charakterisiert es folgendermaßen: „Ebenmäßig entwickelte polygonale COHNHEIMSCHE Felder in der Mitte jedes Feldes eine Lücke. Diesen Feldern entsprechen prismatische von einem Kanal durchzogene Muskelsäulchen. Kerne an der Oberfläche, dicht

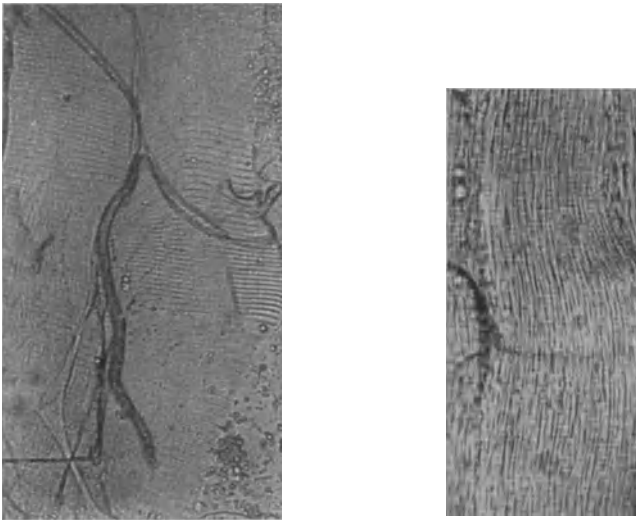


Abb. 7. a Überlebende Fasern aus den Streckmuskeln der Hinterbeine von *Hydrophilus*; die eine Faser mit einer Contractionswelle. Sehr deutliche Querstreifung, Längsstreifung nur angedeutet. (Typus sarcoplasmaarmer, schmalgestreifter Fasern.) b Typus schmalgestreifter sarcoplasmareicher Fasern, wie sie für die gleichen Muskeln von *Dytiscus* charakteristisch sind.

Die Querstreifen durch die Längszüge von Sarcoplasma fast verdeckt.

(Nach HÜRTHLE.)

unter dem Sarcolemm. Sarcoplasmageäder des Querschnittes mit ebenmäßig entwickelten Maschen und Balken, die COHNHEIMSCHE Felder umfassend, Sarcoplasma in der Lücke jedes Feldes.“ Nicht nur die Verschiedenheit der Querschnittsbilder ist es aber, die Streck- und Beugemuskeln des hinteren Beinpaares (der Schwimfüße) der genannten Käfer als morphologisch different kennzeichnet, sondern nicht minder auffallend sind bei Betrachtung der lebenden noch contractionsfähigen Fasern auch die Unterschiede des Oberflächenbildes. Nach HÜRTHLE, der die Struktur der genannten Muskeln bei *Hydrophilus*



eingehend untersuchte und gute Mikrophotogramme der Fasern im Ruhezustande und in verschiedenen Stadien der Contraction mitteilte, bieten die frischen contractionsfähigen Elemente in der Regel das Bild der von STÜBEL auch für die Wirbeltiermuskeln als normale zusammengesetzten Querstreifung bezeichneten Schichtenfolge (ZIQIZ) dar (Abb. 7a). Die Fasern sehen klar und durchsichtig aus und zeigen demgemäß die Querstreifung außerordentlich scharf und deutlich. Von einer Differenzierung in der Längsrichtung ist an möglichst frischen lebendigen Fasern wenig oder nichts zu bemerken, dagegen tritt eine solche Fibrillierung in allen den Fasern oder Fasersegmenten immer sehr deutlich hervor, die nicht mehr als ganz normal zu bezeichnen sind. Dagegen zeigen die Fasern der gleichnamigen Muskeln von *Dytiscus* unter allen Umständen eine so außerordentlich scharfe Längsdifferenzierung und außerdem eine so enge und zugleich undeutlich-verwaschene Querstreifung, wie es bei normalen überlebenden Elementen der genannten Muskeln von *Hydrophilus* niemals vorkommt. Aber auch sonst ist bei Insektenmuskeln eine solche Struktur sehr verbreitet. So gibt ROLLETT als auffallendste Erscheinung bei lebenden noch contractionsfähigen *Bienen*-Muskeln an, daß sich dem Beschauer sofort in der markantesten Weise die Längsstreifung der Faser aufdrängt. „Man findet sich schier an Züge von fibrillärem Bindegewebe gemahnt, dagegen hat man den Eindruck als ob es besonderer Bemühung bedürfe, auch die im Vergleich mit der in die Augen springenden Längsstreifung *sehr zurücktretende Querstreifung* zu sehen.“ Wenn man ein ganz frisch hergestelltes Zupfpräparat der Strecker oder Beuger der Schwimmfüße von *Dytiscus* in RINGER-Lösung untersucht, so sieht man auch in Fällen, wo noch spontane, langsame Contractionswellen ablaufen, den Faserinhalt immer schon der Länge nach gegliedert durch Züge einer Substanz, die in ihrem ganzen Verhalten unverkennbar dem zentralen Sarcoplasma entspricht, dessen meist feinkörnig erscheinende Anhäufung im Aufblick bei tiefer Einstellung als breite, der Faserachse parallel verlaufende und die kettenartig aneinander gereihten Kerne einschließende Bänder erscheint. An Stellen, wo die sehr enge in der Fachhöhe etwa den Wirbeltiermuskeln entsprechende Querstreifung deutlich zu sehen ist, konstatiert man die gleiche Schichtenfolge, wie bei *Hydrophilus*, doch ist sie, wie schon erwähnt, niemals so klar und scharf hervortretend wie bei diesem Käfer und fehlt stellenweise ganz. Dabei ist bemerkenswert, daß man sehr häufig Gelegenheit hat, zu beobachten, wie an ein und derselben Stelle in einem Bezirk von oft beträchtlicher Ausdehnung die Querstreifung plötzlich auftaucht, um im nächsten Moment ebenso plötzlich zu verschwinden. Man kann aber schwer darüber ins klare kommen, ob es sich dabei um ein Unsichtbarwerden der Querstreifung in den Fibrillen selbst handelt, wie man es gelegentlich an den Thoraxfibrillen sieht, oder nur um ein Verdeckt-

werden derselben durch Verlagerungen des Sarcoplasmas. HÜRTHLE, der ganz entsprechende Beobachtungen auch an *Hydrophilus*-Muskeln machte, glaubte, daß es sich hier um „eine mit dem Absterbeprozess auftretende Abweichung von der Norm“ handelt, obschon er die Erscheinung des Verschwindens der Querstreifung auch an frischen ohne Zusatz untersuchten und contractionsfähigen Fasern gesehen hat und weiterhin konstatierte, „daß die Muskelsubstanz in diesem Zustande noch die Fähigkeit zur Wiederherstellung der Querstreifung besitzt“. HÜRTHLE hat sich daher der schon von KÖLLIKER vertretenen Ansicht angeschlossen, „daß die regelmäßige Folge von doppelt und einfach brechenden Fibrillenabschnitten in der normalen Faser nicht durch feste und unveränderliche Einrichtungen gewährleistet ist, sondern auf veränderlichen Eigenschaften einer und derselben Masse beruht“. Er möchte das Verschwinden der Querstreifung darauf beziehen, daß die einfach brechenden Schichten I, soweit sie den Fibrillen angehören, doppelt brechend und damit die Fibrillen in ihrer ganzen Länge gleichartig werden. Die Möglichkeit einer solchen Veränderung läßt sich um so weniger in Abrede stellen, als es, wie später noch zu zeigen sein wird, tatsächlich gelingt, bei Insektenmuskeln durch gewisse Einwirkungen die I-Schichten anisotrop zu machen, während die Q-Schichten einfach brechend werden, also das normale Verhalten geradezu umzukehren.

Wenn man nach der Ursache fragt, weshalb in einem der beiden Fälle eine Längsdifferenzierung schon während des Lebens so deutlich hervortritt, im anderen aber kaum angedeutet erscheint, so dürfte das in der Hauptsache darauf beruhen, daß die genannten Muskeln bei *Dytiscus* sehr viel reicher an Sarcoplasma sind, welches hier, wie in allen solchen Fällen, die Querstreifung sozusagen verhüllt, während andererseits vielleicht auch die Differenz des Brechungsvermögens zwischen Fibrillen und Sarcoplasma bei *Dytiscus* größer ist als bei *Hydrophilus*. Mit den geschilderten Verschiedenheiten der Faserstruktur gleichnamiger Muskeln hängen nun, wie ROLLETT schon vor langer Zeit gezeigt hat, nicht minder auffallende Unterschiede in funktioneller Hinsicht eng zusammen. *Der frische Dytiscusmuskel ist dem frischen Hydrophilusmuskel in bezug auf Schnelligkeit und Energie der Einzelzuckung weit überlegen, verliert aber durch fortgesetzte Tätigkeit rasch die Energie seiner Zuckungen und zwar in viel höherem Grade als die Schnelligkeit derselben. Der träger zuckende Hydrophilusmuskel erhält sich dagegen auch nach lange fortgesetzter Tätigkeit die Energie seiner Zuckungen noch in verhältnismäßig wenig verringertem Grade, dagegen werden dieselben im Verlauf einer länger und öfter fortgesetzten Tätigkeit allmählich immer gedehnter, so daß schließlich die Zuckung eine über zwanzigmal längere Dauer zeigen kann als an frischen Muskeln.* Noch schärfer treten die Unterschiede in der Ausdauer der beiden Muskelarten bei *Tetanus*-Versuchen hervor, in welcher Beziehung die *Hydrophilus*-

Muskeln, wie sich ROLLETT ausdrückt, geradezu großartige Leistungen erbringen, während die entsprechenden Muskeln von *Dytiscus* zwar anfänglich rasch eine sehr große Energie entwickeln, aber sehr bald erlahmen. Sie besitzen jedoch anderseits die Fähigkeit, sich nach längeren Ruhepausen immer wieder bis zu einem gewissen Grade zu erholen. Aufbrauch und Wiedergewinn von potentieller Energie nehmen also im *Hydrophilus*-Muskel einen ganz anderen Verlauf wie im *Dytiscus*-Muskel und ROLLETT knüpft daran Betrachtungen über die verschiedenen Möglichkeiten einer Erklärung: „Der *Hydrophilus*-Muskel könnte so ausdauernd gefunden werden, weil er einen großen Vorrat von ausgebildetem Arbeitsmaterial in sich enthält, der aber unter dem Einfluß zeitlicher Verbrauchshemmungen steht, so daß er nicht auf einmal, sondern nur allmählich verbraucht werden kann. Daneben könnte noch überdies eine ebenso allmähliche Anbildung von Arbeitsmaterial stattfinden oder aber wir könnten auch annehmen, daß ohne besonderen Vorrat an Arbeitsmaterial Verbrauch und Ausbildung desselben beim *Hydrophilus*-Muskel immer nahezu gleichen Schritt halten“. Für den *Dytiscus*-Muskel nimmt ROLLETT an, „daß er keinen anhaltenden Vorrat von Arbeitsmaterial besitzt. Was er davon in sich enthält, verbraucht er, wenn Leistungen von ihm gefordert werden, rasch und ungehemmt. Diesem Verbrauch hält die Anbildung niemals Schritt. Er bedarf, um sich leistungsfähig zu erhalten, immer längerer Ruhepausen, während welcher sich die Anbildung von Arbeitsmaterial vollziehen kann, welches er bei erneuter Erregung ebenso rasch wieder verbraucht“. Man wird bei Berücksichtigung der Strukturverhältnisse der hier in Frage kommenden Käfermuskeln ROLLETTs Betrachtungen kaum zustimmen können. Denn, wenn es richtig ist, daß das Arbeitsmaterial im Sarcoplasma gespeichert liegt, und darüber kann wohl kein Zweifel bestehen, so muß die Arbeitsfähigkeit eines Muskels und insbesondere auch seine Ausdauer doch wohl in erster Linie von der Menge der interfibrillären Substanz abhängig sein. Zahlreiche Beispiele bestätigen diese Folgerung durchaus. Es sei hier nur an die Flossenmuskeln des Seepferdchens (*Hippocampus*) (Abb. 8), an die Brustmuskeln guter Flieger unter den Vögeln, sowie die der Fledermäuse erinnert. Unter den Arthropodenmuskeln aber, die an sich meist reicher an Sarcoplasma sind, wie die meisten Skelettmuskeln der Wirbeltiere, sind die durch ihre außerordentliche Leistungsfähigkeit ausgezeichneten Flugmuskeln durch eine ganz extreme Massenentwicklung des Sarcoplasmas ausgezeichnet. Was nun den Sarcoplasmagehalt der hier in Frage kommenden Muskeln von *Hydrophilus* und *Dytiscus* betrifft, so lehrt, wie schon erwähnt, namentlich die Längsansicht der frisch untersuchten Fasern des letztgenannten Käfers, daß sie ohne allen Zweifel an Sarcoplasma viel reicher sind als jene von *Hydrophilus*. Wenn nun nichtsdestoweniger ihre Ausdauer sich bei Reizversuchen als auffallend geringer herausstellt, so darf da-

bei nicht vergessen werden, daß die beiden Käferarten sich in ihrer Lebensweise sehr auffällig unterscheiden und gewissermaßen Gegensätze bilden. Der lebhafteste, fast immer in Bewegung begriffene *Dytiscus* ist ein Raubkäfer mit einem voraussichtlichen rascheren und energischerem Stoffumsatz als der träge an Wasserpflanzen umherkriechende *Hydrophilus*. Unter diesen Umständen scheint es nun nicht so verwunderlich, daß unter den vom normalen Zustand so weit abweichenden Versuchsbedingungen, bei welchen besonders die stete Zufuhr von Nahrungsmaterial und Sauerstoff fehlt, die offenbar ungleich empfindlicheren *Dytiscus*-Muskeln bei weitem mehr in ihrem normalen Verhalten beeinträchtigt werden als die trägen *Hydrophilus*-Muskeln. In welchem Maße aber gerade die Sauerstoffversorgung für die Tätigkeit der Insektenmuskeln von ausschlaggebender Bedeutung ist, das lehrt

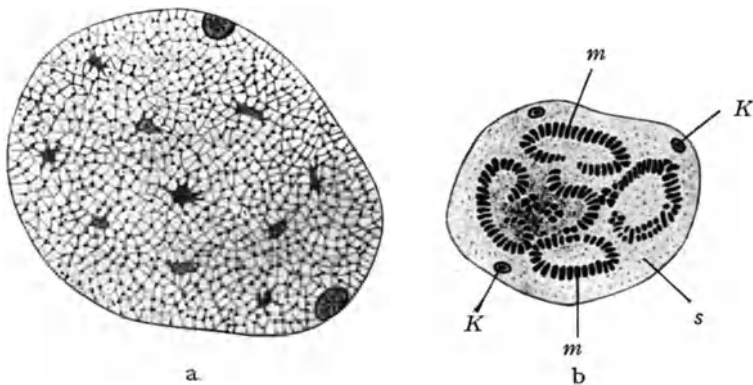


Abb. 8. a Eine gewöhnliche Stammuskelfaser; b eine Rückenflossen-Muskelfaser vom Seepferdchen (*Hyppocampus*) am Querschnitt. In a das Sarcoplasmanetz mit größeren Ansammlungen und Sarcosomen durch Goldchlorid positiv gefärbt; in b die kontraktile Substanz *m* mit Hämatoxylin (nach Alkoholhärtung) gefärbt; Sarcoplasma *s* farblos; *K* Kerne. (Nach A. ROLLETT.)

ein Blick auf die Tracheenverzweigung innerhalb der Fasern und die enorme Entwicklung feinsten Tracheencapillaren im Sarcoplasma zwischen den Fibrillen der Flugmuskeln, wovon später noch die Rede sein wird. Man hätte es also hier mit ähnlichen Unterschieden zu tun, wie bei Warm- und Kaltblütermuskeln.

Wie schon erwähnt, sollen nun nach ROLLETT alle Skelettmuskeln eines jeden der beiden Käfer unter sich völlig gleichartig sein, während HÜRTHELE für *Hydrophilus* angibt, daß unter den frisch entnommenen Fasern bisweilen aus nicht feststellbaren Gründen andere Strukturen auftreten, welche gegenüber dem einfachen Typus eine reichere Struktur zeigen, die er als von der Norm abweichend, „atypisch“, bezeichnet. Für die erste unter den atypischen Formen, die ausschließlich in den Muskeln des Kopfes von *Hydrophilus* vorkommen soll, gibt er als cha-

rakteristisch eine *ungewöhnliche Fachhöhe* und das Auftreten einer anisotropen Zone zwischen je zwei *Q*-Schichten an. Doch fand er solche Fasern nur vereinzelt unter den Kopfmuskeln, die in ihrer großen Masse nach Struktur und Fachhöhe den Beinmuskeln gleichen. Noch sehr viel auffallender als bei *Hydrophilus* tritt aber der Unterschied zwischen den von HÜRTHLE als *typisch* und *atypisch* bezeichneten Fasern bei *Dytiscus* hervor, *dessen Skelettmuskeln sich aus zwei ihrem Bau nach völlig verschiedenen Faserarten aufbauen, von denen die einen durchaus den atypischen Formen HÜRTHLES entsprechen, während die anderen die gleiche Struktur zeigen, wie sie den schon geschilderten Muskeln der Schwimmfüße zukommen.* Wenn man den Femur eines Schwimmfußes

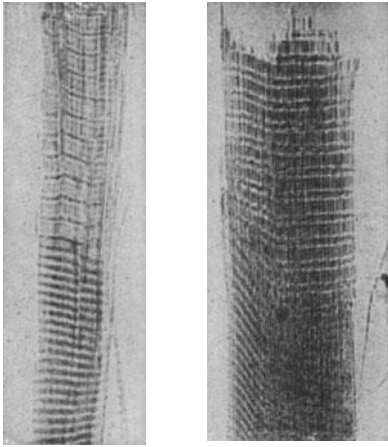


Abb. 9 a, b. Breitgestreifte (atypische) Muskelfasern von *Hydrophilus* in ZENKERSCHER Flüssigkeit fixiert (in der unteren Hälfte kontrahiert).

(Nach HÜRTHLE.)

von *Dytiscus* mittels eines feinen Skalpell der Länge nach spaltet und die so bloßgelegte Muskelmasse in toto herausstreift und in einen Tropfen Ringerlösung verteilt, so hat man Gelegenheit, sich von dem außerordentlich verschiedenen Aussehen der beiden Faserarten in lebensfrischem Zustande zu überzeugen. An Stellen, die nicht kontrahiert sind, erscheinen bei den atypischen Fasern die sehr hohen *Q*-Schichten durchsichtig und homogen (an fixierten Fasern längsstreifig), während die Periode *I Z I* wegen ihrer körnigen plasmaähnlichen Beschaffenheit als dunkle Querbänder auffallend hervortreten. Oft wird die *Z*-Linie durch stark lichtbrechende längliche oder rundliche Körnchen ganz verdeckt, so daß der Eindruck entsteht, als

wären je zwei *Q*-Schichten einfach durch zwischengelagertes Sarcoplasma voneinander getrennt. Manchmal tritt aber die *Z*-Linie deutlich hervor und wird dann beiderseits begrenzt von je einer Körnchen führenden *I*-Schicht. Die Körnchen liegen bisweilen regellos durcheinander, andernfalls können sie aber auch in einer oder mehreren Reihen geordnet sein. Zwischen gekreuzten Nicols leuchten die *Q*-Schichten immer sehr hell auf und lassen oft eine zarte Längsstreifung als Ausdruck des interfibrillären Plasmas erkennen. Eine stärkere Anhäufung des Sarcoplasmas findet sich nur in einem axialen kernführenden Strang, der die verhältnismäßig schmalen zylindrischen Fasern durchzieht, deren Querschnitt daher wesentlich anders aussieht als der der

Schwimmfußstrecker. Will man sich von der überaus auffallenden Strukturdivergenz der beiden Faserarten und zugleich von ihrem *Vorhandensein schon während des Lebens* sozusagen mit einem Blicke überzeugen, so untersuche man bei nicht zu starker Vergrößerung im durchfallenden Licht den isolierten Schenkel (Femur) eines *Dytiscus* von der konkaven ventralen Fläche her. Man sieht dann durch die durchsichtige Chitinhüllung zu beiden Seiten der Medianlinie Muskelfasern von völlig verschiedenem Aussehen, die einen sehr deutlich längsstreifig, ohne erkennbare Querstreifung, gleichen durchaus den Elementen der Schenkelstrecker, während die anderen ohne weiteres als den atypischen Fasern HÜRTHLES entsprechend zu erkennen und durch ihre Querstreifung charakteristisch ausgezeichnet sind. Es kann also gewiß nicht die Rede davon sein, diese letzteren als nicht normale, atypische Elemente anzusprechen, zumal beide Faserarten unter den angegebenen Bedingungen noch lange Zeit spontane Contractionen zeigen. Auch im mittleren und vorderen Beinpaar finden sich in jedem Abschnitt in gleicher Weise verschiedene Fasern und zwar nicht regellos gemischt, sondern anscheinend auf die Strecker und Beuger verteilt. Daß für die Kopfmuskeln das gleiche gilt, bedarf kaum der besonderen Erwähnung. Es darf wohl mit Bestimmtheit angenommen werden, daß auch diesen Strukturdivergenzen funktionelle Unterschiede entsprechen, doch wird sich das bei der Unmöglichkeit, die antagonistischen Muskeln zu isolieren, experimentell schwer feststellen lassen. In Anbetracht des sicher viel geringeren Sarcoplasmagehaltes der *breitgestreiften Fasern*, wie die durch hohe Muskelfächer und während des Lebens kaum angedeutete Längsstreifung ausgezeichneten Elemente wohl zu nennen wären, dürften sie als minderleistungsfähig anzusprechen sein, als die schmal gestreiften sarcoplasmareicheren Fasern.

In anderem Sinne hat man auch die Flugmuskeln der Insekten als atypisch den übrigen Skeletmuskeln gegenübergestellt und sowohl in bezug auf ihren Bau, wie auch hinsichtlich ihrer physiologischen Leistungen als Muskeln ganz besonderer Art aufgefaßt. Es scheint aber, daß man mit viel mehr Recht gerade diese in jedem Sinne höchst differenzierten quergestreiften Muskeln als typische zu bezeichnen hätte, denn sie lassen die beiden Hauptbestandteile aller Muskelfasern, die Fibrillen und das Sarcoplasma und damit den charakteristischen Aufbau derselben in sozusagen schematischer Deutlichkeit erkennen. Daß die Fibrillen hier an Dicke die aller anderen Muskeln so sehr übertreffen und daß andererseits gewisse geformte Einlagerungen im Sarcoplasma hier nach Menge und Größe in einer Weise entwickelt sind, wie man es sonst nirgends findet, kann doch wohl nicht als genügender Grund gelten, diese ihren spezifischen Funktionen angepaßten Fasern als atypisch zu bezeichnen, zumal die Struktur der Fibrillen als der eigent-

lichen contractilen Substanz mit der anderer quergestreifter Fibrillen in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt.

#### 4. Die Einwirkung von Wasser, Salzen und Säuren auf Insektenmuskelfasern.

Von der sicher nicht unberechtigten Voraussetzung ausgehend, daß die physiko-chemische Beschaffenheit der Muskeleiweißkörper und speziell des Verkürzungsproteins bei Muskeln verschiedener Tiere nur innerhalb enger Grenzen variieren dürfte, schien es von großem Interesse, die für eine mikrochemische Untersuchung so sehr viel geeigneteren Insektenmuskeln darauf hin zu prüfen, ob sich auch hier ein ähnlicher Antagonismus bezüglich der Einwirkung von Wasser einerseits und Salzlösungen andererseits nachweisen läßt, wie bei Wirbeltiermuskeln. Wenn dies zutrifft, dann müßte es namentlich an den breit gestreiften Fasern des *Dytiscus* voraussichtlich gelingen, noch etwas tiefer in die histophysiologische Frage nach der Verteilung der funktionell verschiedenen Muskeleiweißkörper im Faserinhalt einzudringen.

Wenn man bei einem *Dytiscus* die Streckmuskeln der Schwimfüße in der von ROLLETT (l. c.) angegebenen Weise bloßgelegt und in situ in einem Schälchen am besten bei niedriger Temperatur mit täglich erneuertem Wasser behandelt, so erhält man prachtvolle Fibrillenpräparate. Da die Fasern nur locker zusammenhängen, gelingt es leicht, sie ohne Schädigung zu isolieren. Der Faserinhalt erscheint dann in toto gleichmäßig scharf längsgestreift, wobei die einzelnen Linien in genau gleichen Abständen parallel nebeneinanderlaufen. Es entsteht so ein ganz anderes Bild von Längsstreifung, wie sie derartige Fasern in lebensfrischem Zustande zeigen, eine scharf markierte Linierung, die offensichtlich nichts zu tun hat mit den viel dickeren sarcoplasmatischen Längszügen der lebenden Fasern. Daß es sich dabei um Isolierung der Fibrillen- bzw. Muskelsäulchen handelt, zeigt sich besonders deutlich an den freien Enden isolierter Fasern, wo jene pinselförmig divergieren. *Im polarisierten Licht erscheint bei entsprechender Lage jede einzelne Fibrille doppelbrechend und zwar gleichmäßig in ihrer ganzen Ausdehnung. Von Querstreifung ist keine Spur zu sehen, auch dort nicht, wo die Fibrillen noch nicht zusammenschließen.* Der Umstand, daß dieselben auch völlig isoliert geradlinig bleiben und wenn man Strömungen im Wasser erzeugt, sich nicht verbiegen, weist auf einen beträchtlichen Grad von Starrheit hin; nur wenn die Fasern bei der Herstellung der Präparate stärker gezerrt wurden, sieht man die Fibrillen im Innern wellig verlaufen oder zackig verbogen. In einem solchen Falle ist die Ähnlichkeit der Muskelfasern mit Bindegewebsbündeln so groß, daß eine Verwechslung sehr leicht vorkommen könnte. An solchen Präparaten ändert sich nichts, auch wenn die Muskeln wochenlang in Wasser maceriert werden, was auf eine ganz außerordentliche Widerstands-

fähigkeit des Fibrilleneiweißes schließen läßt, während die Eiweißkörper des Sarcoplasmas größtenteils herausgelöst werden. *Gerade entgegengesetzt wirkt nun eine stärkere Lösung von Kochsalz oder Salmiak*, durch welche ähnlich, wie bei Einwirkung von Säuren das Sarcoplasma infolge teilweiser Gerinnung stärker lichtbrechend gemacht wird und in toto erhalten bleibt, während die Fibrillen verquellen und unsichtbar werden. An den gleichen Muskeln ist, wenn sie einige Tage in einer 10 proz. Salmiaklösung maceriert wurden, von der so charakteristischen Längsstreifung gewässerter Fasern nichts zu sehen, dagegen erscheinen sie sehr deutlich *quergestreift*, wobei aber als besonders bemerkenswert hervorzuheben ist, daß *die einzelnen dunklen Querlinien durchweg Reihen von Körnchen oder Stäbchen darstellen, die an vielen Stellen durch Längs- und Querbrücken von Sarcoplasma zu einem überaus regelmäßigen gitterförmigen Netzwerk verbunden sind* (ganz ähnlich wie in Abb. 4). Auf

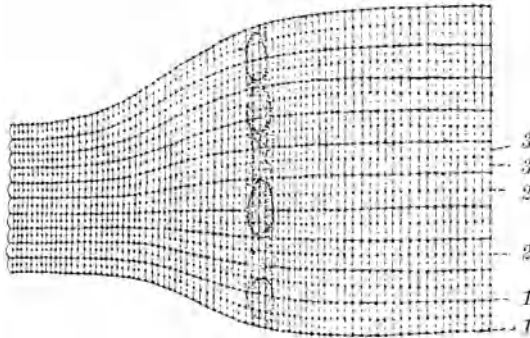


Abb. 10. Muskelfaser von *Dytiscus* vergoldet. Sarcoplasmagitter.  
1—3 Sarcosomen erster bis dritter Ordnung. (Nach RETZIUS.)

den ersten Blick erinnern solche Bilder an die bekannten schon vor langer Zeit von RETZIUS und ROLLETT studierten Säure- und Goldbilder derselben Muskeln, die der letztgenannte Forscher zuerst richtig deutete, indem er die Körnchen („Knoten erster, zweiter und dritter Ordnung“ nach RETZIUS) und ihre an Goldpräparaten oft außerordentlich deutlichen Längs- und Querverbindungen als interfibrilläre (bzw. intercolumnare) Substanz, als *Sarcoplasma*, erkannte (Abb. 10). Vergleicht man gut vergoldete Fasern der Schenkelstrecker der Schwimfüße von *Dytiscus* mit solchen, die von ebensolchen mehrere Tage in 10 proz. Salmiaklösung macerierten Muskeln herkommen, so ist die Übereinstimmung, abgesehen von der größeren Schärfe der Goldbilder infolge der Färbung des Sarcoplasmas eine vollkommene. Man wird also wohl sagen dürfen, daß *alles, was an Salmiakmuskeln von Strukturen noch zu sehen ist, als Sarcoplasma zu bezeichnen ist*. Die eigentümlich schleimig-gallertige Beschaffenheit so vorbehandel-



ter Muskeln ist offenbar auf Verquellung der Fibrillen ähnlich wie bei Einwirkung einer Säure zu beziehen. *Wie bei entsprechend vorbehandelten Wirbeltiermuskeln kommt der Querstreifung vergoldeter oder mit Salmiak vorbehandelter Muskelfasern eine ganz andere Bedeutung zu wie der normaler Fasern, indem es sich diesfalls um eine Fibrillenstruktur handelt, in jenem Falle aber um die besondere Anordnung des Sarcoplasmas bzw. gewisser in demselben eingelagerter geformter Elemente.* Das quergestreifte Aussehen der betreffenden Muskelfasern ist ganz und gar unabhängig vom Vorhandensein der Fibrillen, die an Salmiakpräparaten zum größten Teil verflüssigt sind. *Dies läßt sich sehr schön zeigen, wenn man durch Wasserbehandlung isolierte Fibrillen (Muskelsäulchen) der erwähnten Käfermuskeln in eine 10 proz. Lösung von Salmiak bringt, wobei dieselben zunächst in toto aufquellen und schließlich ganz zerfließen.* An Stellen, wo die Fibrillen noch dicht aneinanderliegen und scheinbar gar kein Sarcoplasma mehr zwischen denselben vorhanden ist, treten unter dem quellenden Einfluß des Salmiaks doch noch, entsprechend den Grenzlinien zarte Streifen einer feinkörnigen Substanz hervor, die als Sarcoplasmae Reste zu deuten sind. Im allgemeinen kann man aber wohl sagen, daß *in Muskelfasern, die genügend lange mit Wasser extrahiert wurden, neben den Fibrillen nur noch sehr wenig Sarcoplasma enthalten ist, während umgekehrt nach Behandlung mit Salmiak der sichtbare Faserinhalt fast nur aus Sarcoplasma besteht; würde man die Bilder ersterer Art als positive bezeichnen, so ständen ihnen die letzteren als negative gegenüber, jene gekennzeichnet durch ganz vorwiegende und oft allein vorhandene scharf ausgeprägte Längsstreifung bei vollkommen erhaltener Doppelbrechung, diese dagegen durch besonders deutliche Querstreifung bzw. Querpunktierung bei völligem Verlust der Anisotropie.* Es ließ sich erwarten, daß die *breitgestreiften*, hochfächerigen Muskelfasern desselben Käfers bei entsprechender Vorbehandlung noch sehr viel auffälligere Strukturveränderungen erleiden würden, da bei ihnen in lebensfrischem Zustande jede Andeutung von Längsstreifung fehlt, während durch das scharfe Hervortreten der Schichtenfolge *I Z I* zwischen den ganz durchsichtigen homogenen und sehr hohen *Q*-Schichten das Bild der normalen Querstreifung fast schematische Klarheit gewinnt. Die besondere Beziehung der Sarcosomen zu den isotropen Schichten der Fibrillen, die bei Wirbeltiermuskeln nur schwer zu erkennen sind, treten hier außerordentlich deutlich hervor, und wir verdanken *RETZIUS* (2) die erste eingehende Untersuchung über die Verteilung der für das Sarcoplasma so charakteristischen granulären Einschlüsse an den breitgestreiften Muskelfasern verschiedener Insekten. Als wichtigstes Ergebnis ist wohl der hier so leicht zu führende Nachweis hervorzuheben, daß *zwischen den isotropen Abschnitten (I-Z-I) und dem Sarcoplasma bzw. den Sarcosomen besonders nahe Beziehungen bestehen, indem die interstitiellen Körnchen bei den breitgestreiften Insekten-*

*muskelfasern meist außerordentlich regelmäßig in einer Reihe oder richtiger in einer Ebene angeordnet liegen, jederseits von dem Streifen der Zwischenscheibe.* Sie bilden hier oft etwa der Mitte der isotropen Schichten entsprechend, eine besondere Scheibe („Nebenscheibe“ ENGELMANNs), die aber in Wirklichkeit gar nicht existiert, sondern durch Zwischenlagerung der interfibrillären Sarcosomen vorgetäuscht wird (Abb. 11 u. 12). Speziell bei *Dytiscus* fand RETZIUS wechselnde Bilder; entweder bilden die Sarcosomen hier zwei der punktierten Zwischenscheibe dicht anliegende Reihen, oder es handelt sich um „eine angehäufte Anordnung ganz kleiner Sarcosomen an gleicher Stelle“.

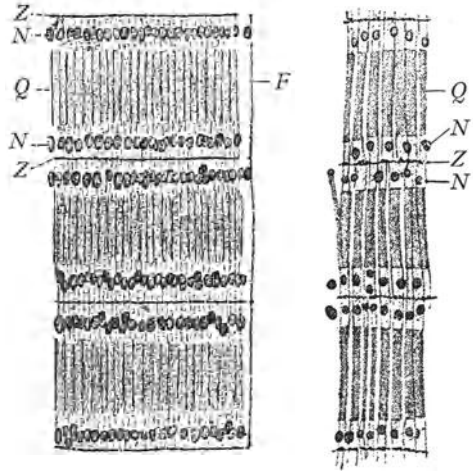


Abb. 11. Breitgestreifte Muskelfasern von *Oryctes*; Chromosmium-Essigsäure, Rosanilin und Kaliazetat. (Q = Querscheibe, N = Nebenscheibe aus Sarcosomen gebildet, Z = Zwischenscheibe, F = eine abgelöste Einzelfibrille.) (Nach RETZIUS.)

Um die Wasserwirkung an den in Rede stehenden Muskeln zu studieren, verfährt man am besten so, daß man, um die starke Contraction frei präparierter in Wasser gelegter Fasern zu vermeiden, einem *Dytiscus* den Kopf abschneidet, dann das Bruststück isoliert und beide ein oder zwei Tage in Wasser liegen läßt.

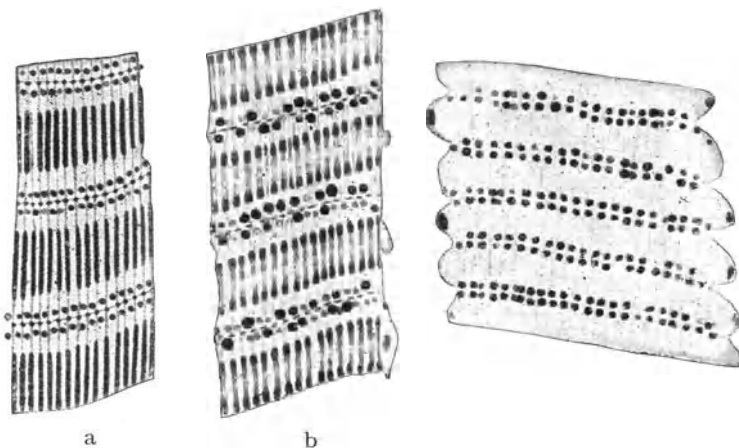


Abb. 12a—c. Skelettmuskulatur von *Dytiscus*. Osmium—Bichromat—Eisenhaematoxylin. Färberische Darstellung der I-Körper. a Extension, b Beginn der Contraction, c starke Contraction. (Nach HOLMGREN 1907.)

Bei der Untersuchung findet man dann bei flüchtiger Betrachtung beiderlei Fasern, sowohl die vom Typus der Schenkelstrecker der Schwimmfüße wie die breitgestreiften fast gleich aussehend, indem beidenfalls die Fibrillierung, also Längsstreifung, das Bild beherrscht, während die Querstreifung demgegenüber sehr zurücktritt und bei den breitgestreiften Fasern vom zweiten Typus eigentlich nur durch die dunkeln *Z*-Linien angedeutet erscheint. Die beiderseits von einer meist sehr schmalen, homogenen *I*-Schicht begrenzt werden, während die *Q*-Schichten durch dunkle, in gleichen Abständen liegende, der Faserachse parallele Linien in einzelne stäbchenförmige anisotrope Segmente gegliedert erscheinen. Bei schwacher Vergrößerung macht sich diese Längsstreifung so eindringlich geltend, daß man bei der ver-

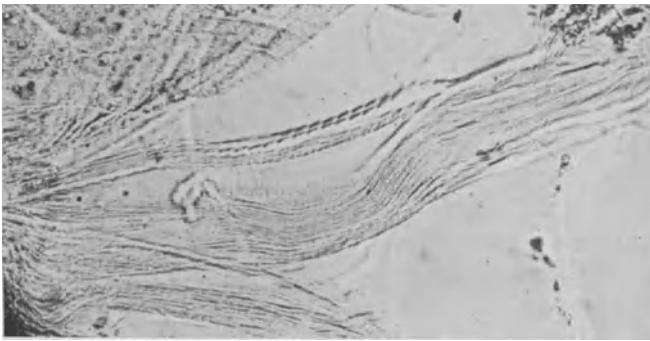


Abb. 13. Breitgestreifte Muskelfaser von *Dytiscus* nach mehrtägiger Maceration in Wasser. Sehr deutliche Fibrillierung, die schon nach kurzdauernder Wasserbehandlung scharf hervortritt. Die Querstreifung wird nach und nach immer undeutlicher und verschwindet schließlich ganz. Dann erscheinen die Fibrillen nicht mehr als „Stäbchen“ in den *Q*-Schichten, sondern als durchgehende Linien.

gleichsweise geringen Höhe der isotropen *I*-Schichten und der Zartheit der *Z*-Linien von Querstreifung fast nichts mehr sieht (Abb. 13). Im Verlaufe einer mehrere Tage fortgesetzten Maceration im Wasser, verschwinden die *I*-Schichten fast ganz und auch die *Z*-Linien werden immer undeutlicher. Dabei zeigen die Fibrillen namentlich an den Faserenden Neigung, sich voneinander zu trennen und man erhält dann Bilder ganz ähnlicher Art, wie sie schon für die schmal gestreiften Fasern unter denselben Umständen oben geschildert wurden. *Bei vollkommen erhaltener Doppelbrechung, die ursprünglich auf die Q-Schichten beschränkt war, erscheinen die Fibrillen in späteren Stadien der Wasserwirkung ihrer ganzen Länge nach ganz gleichmäßig anisotrop ohne jede Andeutung von Querstreifung. Es bleibt also bei genügend lange fortgesetzter Maceration beider Arten von Muskelfasern des Dytiscus vom ursprünglichen*

*Faserinhalt nur ein Bündel optisch homogener, gleichmäßig doppeltbrechender Fibrillen übrig, während das Sarcoplasma anscheinend restlos gelöst wird.* Solange die hellen *I*-Schichten noch erkennbar sind, erscheinen die anisotropen Fibrillensegmente der *Q*-Schichten zwischen gekreuzten Nicols als helle, an beiden Enden durch die schmalen, dunklen *I*-Schichten begrenzte scheinbar isolierte *Stäbchen*. Später aber, wenn die *I*-Schichten nicht mehr zu erkennen sind, verschmelzen sozusagen die *Stäbchen* miteinander und die Faser erscheint nun zwischen gekreuzten Nicols der Länge nach gleichmäßig hell gestreift. Man erhält den Eindruck, als ob die Isotropie der Periode *I-Z-I* unter normalen Verhältnissen nur dadurch zustande kommt, daß die entsprechenden Abschnitte der gleichmäßig anisotropen Fibrillen durch das zwischengelagerte, umhüllende, einfach brechende Sarcoplasma verdeckt werden. Damit würde aber auch der einzige durchgreifende Unterschied, den man bisher zwischen den *I*- und *Q*-Schichten feststellen zu können glaubte, entfallen. Schon mehrfach wurde darauf hingewiesen, daß die *I*-Schichten unter Umständen gleichmäßig doppeltbrechend erscheinen. KÖLLIKER hat schon 1888 den Standpunkt vertreten, daß die Fibrillen quergestreifter Muskeln in ihrer ganzen Länge aus einer und derselben Substanz bestehen. Von den Thoraxfibrillen der Insekten ist es lange bekannt, daß sie, noch lebendig, oft keine Querstreifung erkennen lassen. „Bezüglich des feineren Baues, sagt KÖLLIKER, erscheinen diese Fibrillen bald fast ohne Querstreifung und sehr blaß, bald mit verschiedener Deutlichkeit quergestreift. Sehr häufig kommen auch solche vor, die bei den stärksten Vergrößerungen keine Querstreifen zeigen.“ E. MEIGS (?) gelangte bei seinen Untersuchungen über die Fibrillen der Flugmuskeln von Insekten ebenfalls zu dem Ergebnis: „That the double refraction of the individual sarcostyles is strongest at the middle of *Q* and weakest in the neighborhood of *Z* and that there is a gradual decrease in its strength as we move from the former region to the latter.“ Auch HÜRTHLE vertritt auf Grund der schon früher erwähnten Tatsache, daß an überlebenden Muskeln die Querstreifung bisweilen verschwindet, um später wieder aufzutauchen, wobei dann im polarisierten Licht „helle homogene Fäden durch eine größere Anzahl von Schichten hindurch verfolgt werden können“, die Ansicht, „daß die *Stäbchen* der einzelnen Schichten *Q* im normalen Muskel Abschnitte der Fibrillen bilden, deren Masse in kurzen regelmäßigen Abständen einfach brechend ist und daß unter abnormen Bedingungen diese schmalen Zonen gleichfalls doppeltbrechend werden und damit die Fibrillen im polarisierten Licht als homogene helle Fäden erscheinen“. Er folgert aus dieser *Labilität der Querstreifung*, „daß diese, d. h. die regelmäßige Folge von doppelt- und einfachbrechenden Fibrillenabschnitten nicht an anatomisch unveränderliche Glieder gebunden ist, sondern nur funktionell durch uns unbekannte

*Kräfte oder Vorgänge erhalten wird“.* Auch M. HEIDENHAIN gibt der Vermutung Raum, „daß die Isotropie des Streifens I vielmehr eine schwache Anisotropie ist, beruhend auf geringer Substanzdichte“.

Höchst auffallende Bilder liefern die breitgestreiften, hochfächerigen Insektenmuskelfasern nach Einwirkung einer 10 proz. Lösung von Salmiak (Abb. 14). Während eine genügend lange fortgesetzte Maceration in Wasser vom Faserinhalt schließlich anscheinend nichts weiter übrig läßt, als vollkommen homogene, stark lichtbrechende, anisotrope Fibrillen, ist in späteren Stadien der Chlorammoniumwirkung keine Spur von Längsstreifung mehr zu erkennen, und als einziger sichtbarer Faserinhalt treten nun um so schärfer anscheinend völlig isolierte, der Schichtenfolge I-Z-I entsprechende Querscheiben hervor. Die Fibrillen sind als solche nicht mehr erkennbar, bilden aber, verquollen und teilweise gelöst, eine farblos-durchsichtige Masse an Stelle der Q-Schichten zwischen jenen Scheiben, welche letztere sich bei leichtem Druck auf das Deckglas oft verbiegen und schräge stellen, so daß man Gelegenheit hat, sie von der Fläche her zu sehen (Abb. 14). Sie erscheinen dann fein punktiert und machen den Eindruck von granulierten Plasmaschichten, welche quer durch den Hohlraum des Sarcolemmschlauches ausgespannte Scheidewände bilden, die in nicht kontrahierten Fasern infolge der Höhe der durch Quellung noch höher gewordenen Q-Schichten in verhältnismäßig sehr großen Abständen einander folgen. So kommt das äußerst fremdartige Bild einer Querstreifung zustande, wie man es sonst an Mus-



Abb. 14. Ebensolche Muskelfasern nach Maceration in 10vH Salmiaklösung. Die Fibrillierung fehlt ganz. Dafür treten die isotropen Schichten (IZI) als isolierte Querscheiben hervor. Durch den Druck des Deckglases sind diese etwas verbogen. Man sieht sie teilweise von der Fläche; die Punktierung entspricht den Durchtrittsstellen der Fibrillen.

kelfasern niemals zu sehen bekommt. Hier und da erscheint das Sarcolemm vom Faserinhalt plasmolytisch abgehoben und an solchen Stellen erkennt man, daß trotz der Verflüssigung der Fibrillenmasse der Faserinhalt doch noch eine zusammenhängende, wengleich sehr weiche Masse bildet, die offenbar in sich gestützt ist und man wird kaum fehlgehen, wenn man noch ganz feine, aber in ungefärbten Präparaten nicht sichtbare sarcoplasmatische Längszüge annimmt, die auch im gegebenen Falle noch, wie bei den gleichbehandelten schmalgestreiften Muskelfasern, eine Längsverbindung zwischen je zwei benachbarten Q-Scheiben herstellen.

Sehr eigenartig gestaltet sich auch das Verhalten solcher Fasern im polarisierten Lichte: Während die Q-Schichten unter der Einwirkung von Salmiak sehr bald ihre Anisotropie einbüßen, sieht man umgekehrt die im frischen Muskel isotrope Schichtenfolge I-Z-I doppelt-

*brechend werden, so daß zwischen gekreuzten Nicols das Bild der Querstreifung gegenüber dem normalen Verhalten eine direkt entgegengesetzte Helligkeitsverteilung zeigt.* Erst im weiteren Verlauf der Salzbehandlung tritt allgemein Verlust der Doppelbrechung ein und die Fasern bleiben dann bei jeder Lage dunkel. Bei dem Versuch einer Erklärung wird man nicht vergessen dürfen, daß das Sarcoplasma bei den breitgestreiften Muskelfasern nicht wie bei den schmalgestreiften im Niveau der anisotropen Schichten ein lockereres Netzwerk bildet, in dessen Maschen Muskelsäulchen, d. h. Fibrillenbündel liegen, sondern wie der Aufblick auf die durch Chlorammonium isolierten Querscheiben ohne weiteres lehrt, eine dichte Masse darstellt, durch welche die einzelnen Fibrillen gewissermaßen durchgesteckt sind. Im Bereich der Q-Schichten ist die Menge von interfibrillärem Sarcoplasma offenbar äußerst gering, so daß man demnach diese Muskeln als typisch sarcoplasmaarm wird bezeichnen müssen. *Fast das gesamte vorhandene Sarcoplasma erscheint hier im Niveau der isotropen Schichtenfolge angehäuft, umgibt und durchsetzt diese in ihrer ganzen Ausdehnung und bildet demgemäß in der Faser einen integrierenden Bestandteil der einfach brechenden Segmente.* Dieses Verhalten erscheint bedeutungsvoll, wenn man berücksichtigt, daß die dem Contractionsvorgang zugrunde liegenden, ihn gewissermaßen einleitenden, chemischen Umsetzungen sich ohne jeden Zweifel im Sarcoplasma abspielen. Die nahen Beziehungen dieses letzteren und namentlich der Sarcosomen gerade zu den isotropen Schichten legen daher die Vermutung nahe, daß diesen in der angedeuteten Richtung eine besondere Bedeutung als „Reizorte“ zukommt, wofür ja auch der Umstand spricht, daß selbst bei schmal gestreiften Muskelfasern die hier sehr kleinen Sarcosomen sich vorwiegend im Bereich der Schichtenfolge I-Z-I angesammelt finden. Auch v. EBNER (2) spricht von „sicher vorhandenen Beziehungen der Sarcosomen zu den chemischen Vorgängen bei der Contraction der Muskelfaser“. Es leuchtet nach dem Gesagten ein, daß bei den breitgestreiften Insektenmuskelfasern die Abwechslung zwischen anisotropen und isotropen Schichten nicht allein darauf beruht, daß die Fibrillen selbst normalerweise derart differenziert sind, sondern für das Gesamtverhalten einer solchen Muskelfaser in bezug auf die Querstreifung kommt selbstverständlich auch der Umstand in Betracht, daß die isotropen Segmente der Fibrillen noch außerdem von der ebenfalls isotropen Sarcoplasmamasse umhüllt werden, denn man könnte sich denken, daß das optische Verhalten der Muskelfasern das gleiche bliebe, auch wenn die Fibrillen in ihrer ganzen Länge gleichmäßig doppeltbrechend wären. Nach v. EBNER „wäre sogar ganz allgemein eine Gliederung des Inhaltes der Myofibrillen nur insofern anzunehmen, als durch Vorgänge in den Sarcosomen und den sarcoplasmatischen Scheiden der Fibrillen der an sich gleichmäßig doppeltbrechende Inhalt in alternierende Abschnitte verteilt würde, bzw. durch die alternierende

Struktur des Sarcoplasmas, die in der Ruhe und während der Contraction eine wechselnde ist, chemisch-physikalisch so beeinflußt wird, daß die Doppelbrechung nur bestimmten Gliedern des Sarcoplasmas entsprechend, teilweise unter Schwächung, erhalten bleibt“. Was nun aber das anfängliche Anisotropwerden der normalerweise isotropen Schichten der breitgestreiften Fasern bei Einwirkung von Salmiak betrifft, so läßt sich vorläufig eine befriedigende Erklärung nicht geben.

Es war zu erwarten, daß die *Flugmuskeln* der Insekten mit ihren außerordentlich dicken Einzelfibrillen, der ungeheuren Massenentwicklung des Sarcoplasmas und namentlich der Sarcosomen, bei Einwirkung von Wasser und Salzlösungen ganz besonders interessante Verhältnisse darbieten würden. Wenn die Muskeleiweißkörper auch in diesem Falle das gleiche Verhalten zeigen, so mußten sich überaus auffallende Gegensätze der mikroskopischen Bilder ergeben, wie es denn auch tatsächlich der Fall ist. Untersucht man die durch ihre gelbliche Farbe auffallenden Flugmuskeln des *Dytiscus* oder von *Eristalis* nach mehrtägiger Maceration in täglich gewechseltem Wasser an einem Zupfpräparat, so fällt sofort die große Menge völlig isolierter, sowie noch bündelweise zusammenliegender Fibrillen auf, zwischen denen größere und kleinere, stark lichtbrechende Tropfen liegen, die unzweifelhaft aus den an frischen oder mit Osmiumsäure fixierten Fasern zwar zahlreich vorhandenen, aber nur wenig hervortretenden, interstitiellen Körnern hervorgegangen sind. Die glasartig durchsichtigen dicken Fibrillen zeigen größtenteils noch Querstreifung und sind stark doppeltbrechend. Auf den ersten Blick bemerkt man an den Fibrillenbündeln, daß das Sarcoplasma zum größten Teil herausgelöst ist, während die Sarcosomen in jene glänzenden Tropfen umgewandelt und dabei offenbar auch an Zahl sehr reduziert wurden. Da den ziemlich gleichdicken Fibrillengruppen, die man als Fasern der Flugmuskeln ansprechen muß, eine Sarcolemmhülle fehlt, so können die gelösten Anteile des Sarcoplasmas leicht austreten. Es zerfallen diese Fibrillengruppen daher auch viel leichter und schneller in ihre einzelnen Elemente als die anderen Skeletmuskeln der Insekten, während die Fibrillen frisch untersuchter Flugmuskeln sehr fest untereinander zusammenhängen, wozu allerdings auch die überaus reich entwickelten feinsten Tracheenverzweigungen beitragen, auf die noch später zurückzukommen sein wird. *Bemerkenswert ist wieder die erstaunliche Widerstandsfähigkeit auch der Thoraxfibrillen gegen Wasser.* Selbst mehrere Wochen hindurch fortgesetztes Macerieren vermag weder ihr normales Aussehen zu verändern, noch auch ihre Anisotropie zu zerstören. Ein völlig verschiedenes Aussehen zeigen dieselben Muskeln nach längerer Einwirkung von Salmiak. Von Fibrillen ist dann nichts mehr zu erkennen und die ganze Fasermasse besteht eigentlich nur noch aus den stark lichtbrechenden, in parallelen Längsreihen angeordneten, interstitiellen Körnern, die so dicht zusammenliegen, daß vom ver-

bindenden Plasma kaum etwas zu sehen ist. Doch ist auf das Vorhandensein einer festeren zwischengelagerten Substanz, durch welche die Sarcosomen zusammengehalten werden, schon aus dem Umstande zu schließen, daß bei dem Versuch eine so vorbehandelte Muskelfaser zu zerreißen oder zu zerquetschen ein sehr beträchtlicher Widerstand geleistet wird und die Körner keineswegs leicht zu isolieren sind, was, wie schon erwähnt, bei gewässerten Präparaten so außerordentlich leicht gelingt, da in diesem Falle das Bindemittel gelöst wurde. Hinsichtlich des mikrochemischen Verhaltens der Fibrillen und des Sarcoplasmas besteht demnach, wenigstens soweit Eiweißkörper in Frage kommen, bei quergestreiften Muskeln sowohl der Wirbeltiere wie der Wirbellosen volle Übereinstimmung.

Es erschien daher auch die Hoffnung nicht unberechtigt, daß es nun auch gelingen müßte, das Vorhandensein der spezifischen Muskel-eiweißkörper und vor allem des Myosins, als des typischen Verkürzungseiweißes auch in den Muskeln der Insekten nachzuweisen. Nach H. PRZIBRAM soll Myosin zwar bei allen Wirbeltieren vorkommen, den Wirbellosen aber durchweg fehlen und auch v. FÜRTH hält die Gegenwart von typischem Myosin in den Muskeln von *Oktopoden* für ausgeschlossen. Beweisend schien ihm hierfür der Umstand, daß die mit physiologischer Kochsalzlösung bereiteten Extrakte nicht, wie es jedes Wirbeltierplasma tut, unterhalb 50° gerinnen. Wenn man aber bedenkt, daß in einer so verdünnten Salzlösung ähnlich wie in Wasser auch Wirbeltiermuskeln tage- und wochenlang ihre normale Querstreifung bewahren und daher wohl kein Myosin herausgelöst wird, so kann das negative Ergebnis kaum überraschen. Schon QUAGLIARIELLO konstatierte, daß sich Preßsaft von *Octopus*-Muskeln bei ultramikroskopischer Untersuchung ganz ebenso verhält wie solcher von Wirbeltieren, indem zahllose Myosingranula sichtbar sind, deren Agglutination hier nur deswegen bei einer höheren Temperatur (etwa 55°) erfolgt, weil die Viscosität des Preßsaftes im gegebenen Falle eine größere ist als bei Wirbeltieren. Es erscheint von vornherein äußerst unwahrscheinlich, daß bei der sonstigen weitgehenden Übereinstimmung der Struktur und Funktion quergestreifter Muskeln in der ganzen Tierreihe das Verkürzungseiweiß bei Wirbeltieren und Wirbellosen so weitgehend verschieden sein sollte. Es war daher von Interesse, direkt durch den Versuch festzustellen, ob sich nicht das Vorhandensein von typischem Myosin auch bei *Arthropoden* nachweisen läßt. Das hier einzuschlagende Verfahren ergibt sich aus den schon mitgeteilten Erfahrungen ganz von selbst und bestand, wie bei Wirbeltiermuskeln, in der Extraktion vorher längere Zeit gewässerter Muskeln mit 10 proz. Salmiaklösung. Das bequemste Ausgangsmaterial liefern Krebsmuskeln, aber auch die verhältnismäßig große, kegelförmige Gruppe der Strecker und Beuger des Femur der Schwimmfüße von *Dytiscus* liefern, wenn man drei bis vier Käfer ver-



arbeitet, eine völlig ausreichende Menge von Muskelsubstanz. Hat man die betreffenden Muskeln in der von ROLLETT eingehend beschriebenen Weise bloßgelegt, so werden sie zerkleinert und zunächst für etwa eine Woche in täglich erneuertes destilliertes Wasser eingelegt, dann mit Sand und etwas Salmiaklösung in einer kleinen Reibschale sorgfältig verrieben und mit einigen Kubikzentimeter der Salzlösung übergossen und unter öfterem Umschütteln mehrere Tage bei niedrigerer Temperatur gehalten. Die Muskeln werden dabei fast restlos gelöst und die so gewonnene milchig-getrübe Eiweißlösung zeigt ganz das gleiche Verhalten wie eine in derselben Weise aus Wirbeltiermuskeln hergestellte Myosinlösung. Beim Eintropfen in Wasser bilden sich sofort weiße Wolken, die sich später zu einer weißen Gallerte vereinigen, die zunächst in stärkeren Neutralsalzlösungen wieder gelöst werden kann, in der Folge aber diese Eigenschaft mehr und mehr einbüßt (Übergang in Myosin-Fibrin). Der einzige Unterschied besteht darin, daß die mit Salmiak hergestellten Lösungen von Käfermyosin weniger haltbar sind und bei längerem Stehen spontan gerinnen. Es darf demnach wohl als sichergestellt gelten, daß *auch bei Wirbellosen das Verkürzungseiweiß alle charakteristischen Eigenschaften des Myosins der Wirbeltiermuskeln besitzt und wie hier ausschließlich einen Bestandteil der Fibrillen bildet, die es in Form kleinster, krystallinischer anisotroper und daher fester Teilchen (Myosinmicelle) in regelmäßiger dimensionaler Anordnung enthalten.*

Was schon bei Wirbeltiermuskeln deutlich hervortritt, *ein gewisser Gegensatz im kolloidalen Verhalten einerseits der Fibrillen, andererseits des Sarcoplasmas*, macht sich in noch höherem Maße bei Insekten bemerkbar, indem es hier infolge der übersichtlicheren Strukturverhältnisse viel leichter gelingt, die charakteristischen Salzwirkungen zu lokalisieren. Bisher vermüßte man bei fast allen theoretischen Erörterungen über osmotische und kolloidale Zustandsänderungen der Muskeln vor allem eine genaue *Beziehung derselben zu den bekannten Strukturelementen der Fasern*. Zwar wird, wenn von Veränderungen der Permeabilität die Rede ist, der „Plasmahaut“ (den „Membranen“) die wesentlichste Bedeutung zugeschrieben, während man Quellungs Vorgänge auf die „Muskelkolloide“ bezieht. Es bleibt aber unklar, ob damit das Myosin der Fibrillen oder Bestandteile des Sarcoplasmas oder beide gemeint sind. Über das Wesen der Plasmahaut herrscht erst recht Unklarheit und wir werden später sehen, daß die Vorstellung, als ob es sich hier um ein besonderes Zellorgan, etwa eine besonders zusammengesetzte Oberflächenschicht handelt, kaum zutrifft, am allerwenigsten aber für den Muskel. Daß das Sarcolemm mit der hypothetischen Plasmahaut nicht zu identifizieren ist, bedarf kaum der besonderen Erwähnung. Von gewiß richtigen Gesichtspunkten geht neuerdings G. EMBDEN (1925) aus bei Erörterung der Frage, was man im anatomischen Sinne unter den „Muskelfasergrenzschichten“ zu ver-

stehen hat. Er weist zunächst darauf hin, „daß unter sonst vergleichbaren Bedingungen die Befähigung eines Muskels zu andauernder Arbeit mit seinem Sarcoplasmareichtum wächst und daß diesem Sarcoplasmareichtum zwei mit chemischer Methodik festzustellende Größen, die Restphosphorsäure<sup>1)</sup> und der Cholesteringehalt parallel gehen, derart, daß sie geradezu einen chemischen Maßstab für den Sarcoplasmareichtum eines Muskels bilden“. Dies führt zu der Annahme, „daß das Sarcoplasma im wesentlichen der Träger der Restphosphorsäurefraktion und des Cholesterins ist. Diese Annahme erscheint deswegen um so berechtigter, weil ebenso wie großer Sarcoplasmareichtum auch ein hoher Gehalt an Restphosphorsäure und an Cholesterin gerade bei besonders ausdauernd arbeitenden Muskeln sich findet“. Angesichts der Tatsache, daß diese Dauerleistungsfähigkeit von Muskeln auch von der Ausbildung ihrer membranartig wirkenden Grenzschichten abhängig ist, vertreten LAWACZEK und EMBDEN die Anschauung, „daß diese membranartigen Grenzschichten eben nichts anderes sind wie das Sarcoplasma“.

Von quellbaren Bestandteilen des Faserinhaltes kennen wir nur zwei: die Fibrillen und die als „interstitielle Körner“ (Sarcosomen) bekannten, geformten Elemente des Sarcoplasmas, während die Grundsubstanz dieses letzteren in der Hauptsache aus wasserlöslichem Myogen besteht, welches durch diejenigen Salzlösungen (und Säuren), die das Myosin der Fibrillen zur Quellung bringen, gefällt wird. Es bewirken also Salze, wie dies schon HÖBER vermutete, tatsächlich zwei Kolloidprozesse im Muskel, von denen der eine das Myosin quellen macht, während der andere das Myogen des Sarcoplasmas ausfällt. Man sieht daraus, daß schon im abgestorbenen Muskel die kolloidchemischen Vorgänge, die sich unter dem Einfluß von Salzlösungen im Faserinhalt abspielen, eine sehr große Kompliziertheit aufweisen und kann ermessen, um wieviel mehr dies noch für den lebendigen Muskel Geltung hat. Man wird so an die Verhältnisse erinnert, wie sie SCHADE bei Untersuchungen über die Quellbarkeit der Bindegewebssubstanzen fand. Darnach verhalten sich Bindegewebsgrundsubstanz und die Fibrillen in ihrer Quellungsfähigkeit antagonistisch; während die Fibrillen (relativ einheitlich etwa durch ein Stück Sehne repräsentiert) in Säure stark quellen, in Alkali entquellen, entquillt umgekehrt die Grundsubstanz (z. B. in einer Nabelschnur als vorwiegender Bestandteil enthalten) in Säure und quillt in Alkali. Auch gegenüber Salzen verhalten sich die zwei Hauptkolloidmassen des Bindegewebes nach SCHADE teilweise antagonistisch.

<sup>1)</sup> Als „organische Restphosphorsäure“ oder einfach als „Restphosphorsäure“ wird die Phosphorsäurefraktion bezeichnet, die übrig bleibt, wenn man von der Gesamtposphorsäure im Muskel die Summe der anorganischen und der Lactacidogenphosphorsäure abzieht.

## II. Das Sarcoplasma und seine Bedeutung.

Es ist eine sehr auffallende Tatsache, daß dem Sarcoplasma seitens der Physiologen bisher nicht in demselben Maße Aufmerksamkeit geschenkt wurde, wie den Fibrillen, obschon deren Funktion doch zweifellos in erster Linie durch Vorgänge bedingt und beeinflußt wird, die sich in diesem „Kraftspeicher“ der Muskeln abspielen. Man sollte denken, daß schon der Nachweis gesetzmäßiger Beziehungen zwischen der Ausdauer eines Muskels und dem Sarcoplasmagehalt seiner Fasern hätte genügen müssen, um dieser Substanz, die in manchen Fällen geradezu die Hauptmasse einer Muskelfaser ausmacht, das Interesse der Physiologen zuzuwenden. Doch war dies keineswegs der Fall und M. HEIDENHAIN (1911) konnte in seiner trefflichen Zusammenfassung über die „physiologische Bedeutung“ des Sarcoplasmas nichts weiter mitteilen, als daß „einige Autoren sich dahin ausgesprochen haben, daß es eine Rolle bei der Ernährung spielt“. Er schließt sich der schon vor sehr langer Zeit (1880) von WAGENER ausgesprochenen, gewiß richtigen Ansicht an, daß jeder von der fibrillären Masse aufgenommene oder abgegebene Stoff sich zuerst mit dem Sarcoplasma abzufinden habe und gibt der Meinung Ausdruck, „daß betreffs der Zu- und Ableitung der im Stoffwechselverkehr des Muskels auftretenden Substanzen wahrscheinlich die HOLMGREN-GOLGischen Netze die größte Rolle spielen; denn für diese bleibt sozusagen unter selbstverständlicher Ausschließung aller übrigen, keine andere Funktion übrig“.

Das Contractionsproblem stand und steht noch immer so sehr im Vordergrund des Interesses, daß selbst so merkwürdige und wichtige histophysiologische Beobachtungen wie die 1908 von E. HOLMGREN und 1918 von V. v. EBNER veröffentlichten Untersuchungen an Insektenmuskeln kaum die ihnen gebührende Beachtung gefunden haben. Der Unterschätzung des Sarcoplasmas von seiten der Physiologen steht, wie schon früher gezeigt wurde, die Überschätzung seiner Bedeutung gegenüber, welche einige hervorragende Histologen irrtümlich veranlaßte, auch die Contractilität der Muskeln diesem Faserbestandteil zuzuschreiben und sogar die Existenz der Fibrillen ganz zu leugnen. Es liegt dies zum Teil mit daran, daß man gerade diejenigen quergestreiften Muskeln, welche morphologisch und funktionell am höchsten differenziert sind und, obwohl sie gewöhnlich als „atypisch“ bezeichnet werden, alles, was zur Struktur eines möglichst leistungsfähigen Muskels gehört, in typischer Entwicklung erkennen lassen, nicht in dem Maße berücksichtigte wie sie es verdienen. Es handelt sich um die Flugmuskeln der Insekten, deren Struktur die wesentlichen Bestandteile in fast schematischer Weise hervortreten läßt, so daß über das Vorhandensein von Fibrillen und umhüllenden Plasma ein Zweifel gar nicht aufkommen kann. Dazu kommt noch eine ungeheure Menge von vergleichsweise

riesigen „interstitiellen Körnern“ (Sarcosomen), die bei anderen Muskeln zwar nicht minder zahlreich aber meist sehr klein sind. Daß aber die erstaunlichen Leistungen jener Muskeln gerade den gewaltigen Differenzen in der Massenentwicklung des Sarcoplasmas und seiner Einschlüsse in erster Linie zuzuschreiben sind, unterliegt wohl keinem Zweifel.

Zwei Fragen stehen im Vordergrund des Interesses und müssen zunächst beantwortet werden, wenn man zu einer richtigen Einschätzung der physiologischen Bedeutung des Sarcoplasmas gelangen will: Einmal die nach seinen *räumlichen Beziehungen zu den Fibrillen* und dann die seiner *chemischen Zusammensetzung*. Was jene betrifft, so ist RETZIUS sicher im Recht, wenn er sagt, „daß erst nachdem diese biologisch-histologische Frage endgültig beantwortet ist, die biologisch-physiologische in betreff der Contractionserscheinungen mit Erfolg besprochen und gelöst werden kann“.

Wie schon früher gezeigt wurde, *bildet das Sarcoplasma in den quergestreiften Skelettmuskeln der Arthropoden sowohl, wie auch aller Wirbeltiere ein überaus regelmäßiges Gitterwerk, in welchem im Niveau der einfachbrechenden Fibrillenabschnitte kleinere und größere Körnchen (Sarcosomen) eingelagert sind, wodurch eine anscheinend ganz normale Querstreifung auch nach völliger Ausschaltung der Fibrillen und ihrer optischen Wirkung durch Säure- oder Salzquellung des Myosins zustande kommt*. Die überaus klaren Bilder, die man namentlich bei Goldimprägnation, wobei das Sarcoplasma in charakteristischer Weise gefärbt wird, erhält, sind völlig übereinstimmend, ob es sich nun um Insekten-, Krebs- oder Wirbeltiermuskeln handelt. Es muß darauf das größte Gewicht gelegt werden, weil E. HOLMGREN (l. c.) bei Silberimprägnation der Muskelfasern nach dem GOLGISchen Verfahren ganz ähnliche Netze dargestellt hat, die er aber nicht auf das Sarcoplasma bezieht, sondern in ganz anderer Weise deutet. Ausgehend von Untersuchungen an Insektenflugmuskeln, deren Fibrillenbündel von reichverzweigten Tracheencapillaren dicht durchsetzt sind, die sich bei GOLGI-Färbung ähnlich wie die Anfänge der Ausführungsgänge in manchen Drüsenzellen intensiv schwärzen, konstatierte er Zusammenhänge zwischen jenen Tracheenendästchen und dem Netzwerk, „indem die Netzteile sich teilweise als Fortsätze der protoplasmatischen Umhüllungen der gröberen intracellularen Tracheenröhrchen dokumentieren“, also ebenfalls plasmatischen Charakter zeigen. Gleichwohl glaubt er, „daß die fraglichen Strukturen nicht mit den Sarcoplasmanetzen identisch sind und nur solide plasmatische Fädchennetze darstellen, sondern auch in kanälchenartige Gebilde umgewandelt werden können“ und rechnet sie zu jenen zuerst von GOLGI als „*apparato reticolare interno*“ in verschiedenen Zellen beschriebenen, von HOLMGREN als „*Trophospongien*“ bezeichneten Gebilden. Es erscheint nun gewiß außerordentlich unwahrschein-

lich, daß in einer und derselben Muskelfaser zweierlei ihrem Wesen nach ganz verschiedene, ihrer Form und Anordnung nach aber ganz übereinstimmende Plasmagitter nebeneinander vorhanden sein sollten.

Jeder, der die schönen von HOLMGREN gegebenen Abbildungen der „Trophospongiennetze“ mit den Darstellungen der „Sarcoplasmanetze“ von RETZIUS und v. GEUCHTEN vergleicht, wird gewiß nicht un-

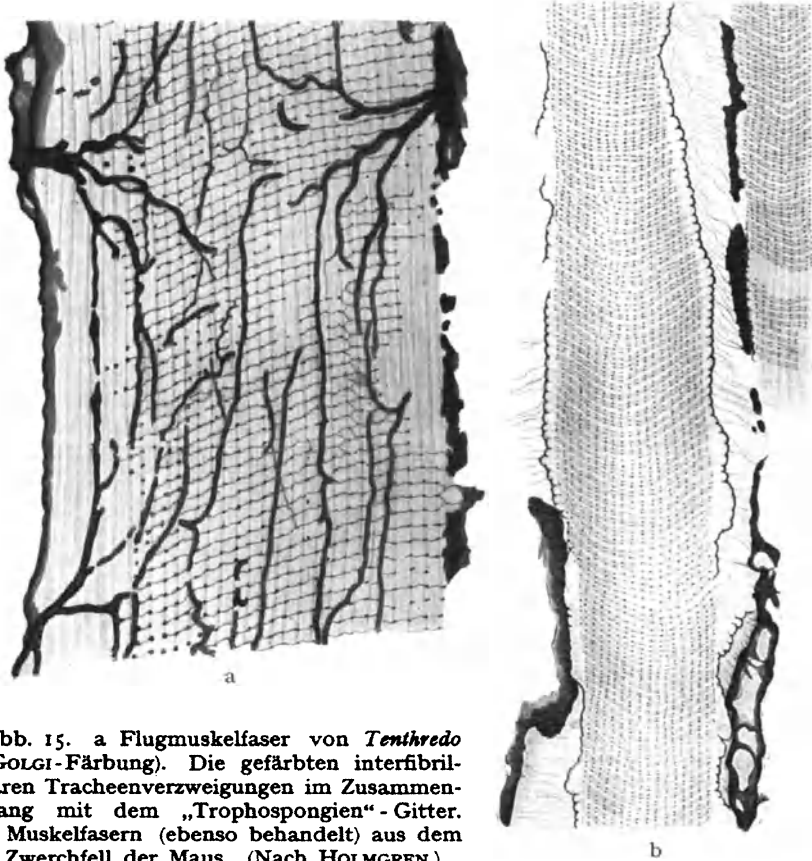


Abb. 15. a Flugmuskelfaser von *Tenthredo* (GOLGI-Färbung). Die gefärbten interfibrillären Tracheenverzweigungen im Zusammenhang mit dem „Trophospongiennetz“-Gitter. b Muskelfasern (ebenso behandelt) aus dem Zwerchfell der Maus. (Nach HOLMGREN.)

begründete Zweifel hegen, ob es sich hier wirklich, wie HOLMGREN meinte, „um zwei ganz verschiedene Kategorien des Inhaltes der Muskelfasern handelt“. Man vergleiche besonders die hier (Abb. 4) wiedergegebene Mikrophotographie einer zuerst mit Salmiak und dann mit Goldchlorid behandelten Muskelfaser vom Frosch mit den beistehenden Figuren nach HOLMGREN (Abb. 15 a, b), von denen die eine eine chrom-

silbergefärbte Flügelmuskelfaser von *Tenthredo*, die andere eine ebenso behandelte Faser aus dem Zwerchfell der Maus darstellt. An geeigneten Objekten (am besten an den Flugmuskeln von *Hydrophilus*) kann man sich leicht überzeugen, daß, wie dies längst bekannt ist, die Tracheen zwischen den Fibrillen, also im Sarcoplasma sich außerordentlich reich verästeln und ein System feinsten Capillaren bilden, die teils parallel, teils senkrecht zu den Fibrillen verlaufen und trotz ihrer Feinheit durchweg Luft führen. Sie erscheinen daher in Präparaten solcher Muskeln, die nach kurzer Behandlung mit 0,5 proz. Osmiumsäure in Glycerin bei durchfallendem Licht untersucht werden, schwarz. Es handelt sich da um äußerst feine Fädchen, deren Dicke sicher nicht größer ist als die der Grenzlinien der Maschen des Sarcoplasmanetzes und doch bemerkt man niemals in solchen Fällen Tracheennetze, die in ihrer Form auch nur im entferntesten an die durch Gold oder Silber darstellbaren Gitter erinnern. Selbst wenn man die Hypothese HOLMGRENS für die Tracheatenmuskeln anerkennen wollte, so erscheint sie doch völlig unannehmbar in ihrer Übertragung auf die Wirbeltiermuskeln. Hier liegt nicht der Schatten eines Beweises dafür vor, daß neben dem so leicht darstellbaren Sarcoplasmanetzwerk noch ein zweites, ganz ähnliches exogenes Trophospongiennetz den Faserinhalt durchsetzt, also dem ersteren gewissermaßen superponiert sein müßte, denn eine andere Möglichkeit der Lokalisierung der hypothetischen Trophospongien als im Sarcoplasma, das doch alle intercolumnaren (bzw. interfibrillären) Räume ausfüllt, ist nicht zu denken. Es wären also dann zwei sich gegenseitig deckende Netze, beide aus Plasma bestehend, beide auch „im Dienste der substantiellen Umsetzungen“ innerhalb der Muskelfasern stehend. Für eine solche Auffassung scheint aber nicht die geringste Berechtigung vorzuliegen. Es mag nicht unerwähnt bleiben, daß auch J. SCHAFFER (1922) die Ansicht vertritt, daß es sich bei den nach GOLGI gefärbten Netzen „um eine Imprägnation von Sarcoplasma und Sarcosomen handelt“.

Dieselben Muskeln, welche HOLMGREN benützte (Insektenflugmuskeln und Herzmuskel), hat später auch V. v. EBNER (l. c.) zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht und gelangte dabei zu Ergebnissen, die für die uns hier beschäftigende Frage von größtem Interesse sind. Seiner Ansicht zufolge beruht die Querstreifung ganz allgemein „nicht auf einer ein für allemal gegebenen Gliederung der Muskelfibrillen in arimetabole (isotrope) und metabole (anisotrope) Abschnitte, vielmehr seien die Fibrillen in ihrer ganzen Länge von gleichmäßiger Beschaffenheit und sie erhalten ihre Gliederung in wechselnder Weise durch verschiedene Zustände des umgebenden Sarcoplasmas“. Er hält sich auf Grund seiner Beobachtungen für berechtigt anzunehmen, „daß es die Körnchen des Sarcoplasmas, die Sarcosomen von G. RETZIUS, bzw. die Exoplasmakörner HOLMGRENS sind, welche wesentlich das

Bild der Querstreifung bedingen, während die Gliederung der Fibrillen durch diesen dicht anliegende und sie gleichsam einschneidende Sarcosomen in wechselnder Weise hervorgerufen wird“. Daß es nun in der Tat eine Querstreifung auf sarkoplasmatischer Grundlage ohne jede Mitbeteiligung der Fibrillen gibt, die nur mit Hilfe des polarisierten Lichtes als von der normalen Querstreifung verschieden zu erkennen ist, wurde schon im ersten Abschnitt gezeigt und auch schon darauf hingewiesen, daß diese durch dichte Einlagerung kleinster Sarcosomen im Niveau der isotropen Schichten zustandekommende Struktur gelegentlich wohl auch schon an frischen Fasern eine gewisse Rolle spielen könnte. Daß aber demungeachtet auch eine im bisherigen Sinn als *fibrillär* zu bezeichnende, nur durch die Aufeinanderfolge optisch differenter Fibrillensegmente bewirkte Querstreifung in Wirklichkeit existiert, kann wohl ebensowenig bezweifelt werden und auch v. EBNER gibt in bezug auf

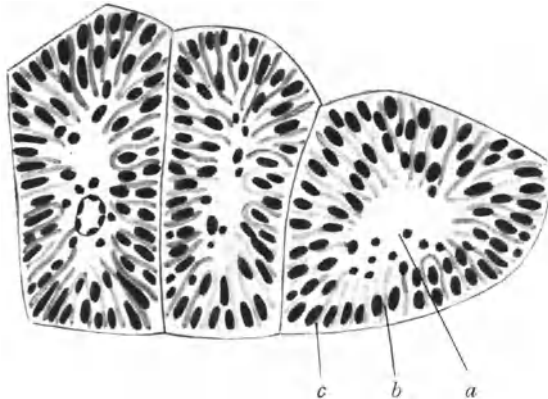


Abb. 16a. Querschnitt durch drei Muskelfasern von *Libellula*. Eisenhämatoxylin. Stadium I (Tätigkeit). Verg. 1500 $\times$ . *a* Endoplasma, *b* Säulchen, *c* Q-Körner. (Nach HOLMGREN.)

die Flügelmuskelfasern von Käfern an, daß neben Fibrillen, deren Querstreifung „von aus dem Sarcoplasma herstammenden Auflagerungen herrührt, auch noch Querstreifungen vorkommen, welche vielleicht den Fibrillen selbst angehören.“ Die schönen, im ultravioletten Lichte erhaltenen Photographien von Thoraxfibrillen der Fliegen, die MEIGS (l. c.) seiner Zeit veröffentlicht hat (vgl. Abb. 1), lassen meines Erachtens darüber keinen Zweifel bestehen. Es muß auch in Erwägung gezogen werden, daß die Sarcosomen bei Wirbeltiermuskeln im frischen Zustand meist so durchsichtig und in ihrem Lichtbrechungsvermögen oft so wenig vom übrigen Sarcoplasma verschieden sind, daß sie am lebenden Objekt überhaupt unsichtbar bleiben und daher nicht wohl als solche an dem Zustandekommen der normalen Querstreifung beteiligt sein können. Andererseits fällt aber zugunsten der Auffassung v. EBNERS wenigstens für manche Insektenmuskeln schwer ins Gewicht, daß, wie

besonders an den breitgestreiften Fasern so deutlich zu sehen ist (vgl. Abb. 13) im Verlauf der Einwirkung von Wasser die Querstreifung

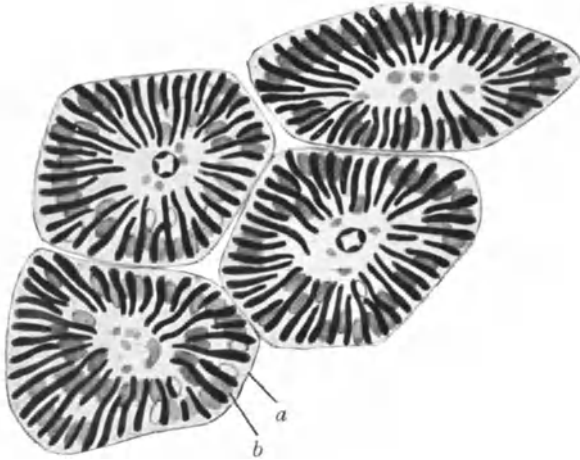


Abb. 16b. Querschnitte durch Muskelfasern von *Libellula*. Stadium 2 (Ruhe). Vergr. 1300 $\times$ . *a* Säulchen, *b* *Q*-Körner.

mehr und mehr schwindet, während die Längsstreifung zunächst nur im Bereich der *Q*-Schichten, dann aber durchgehend immer schärfer

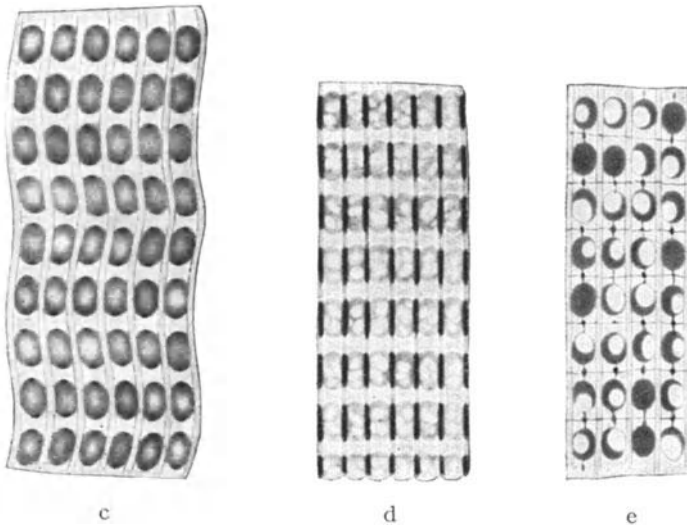


Abb. 16c—e. Flügelmuskulatur von *Libellula* mit *Q*-Körnern. (Nach HOLMGREN.)

hervortritt, bis zuletzt der Faserinhalt ein Bündel stark lichtbrechender, gleichmäßig anisotroper Fibrillen darstellt, ohne jede Andeutung von



*Querstreifung.* Das gleiche Verhalten zeigen auch die enggestreiften, im Sinne von HÜRTHLE „typischen“ Muskelfasern derselben Insekten. Es macht also ganz den Eindruck, *als ob in diesem Falle mit dem Weglösen des Sarcoplasmas die stofflich ganz unveränderten Fibrillen optisch homogen würden und die ursprünglichen isotropen Schichtenfolgen demnach nur durch Sarcoplasmabestandteile vorgetäuscht werden.*

Wie dem nun auch sei, jedenfalls steht fest, daß *bezüglich der räumlichen Anordnung des Sarcoplasmas und seiner Einschlüsse in fast allen Fällen die isotropen (arimetabolen nach ROLLETT) Schichten sozusagen Sammelstätten darstellen.* Bei den breitgestreiften, hochfächerigen Insektenmuskelfasern ist dies ohne weiteres schon im lebenden Zustande zu erkennen, da es sich diesfalls um verhältnismäßig große, stark lichtbrechende Sarcosomen handelt, die hier oft einen besonderen „Streifen“ bilden, der die *I*-Schichten halbiert und früher als Ausdruck einer besonderen Schicht (Nebenscheibe) beschrieben wurde. Erst RETZIUS hat (beim Nashornkäfer) gezeigt, daß die Körner der „Nebenscheiben“ sich beim Zerzupfen leicht vollständig isolieren und von den Fibrillen herunterfallen (vgl. Abb. 11). Später hat denn auch HOLMGREN die „*I*-Körner“ an fixierten und gefärbten Präparaten von Insekten- und Säugetiermuskeln dargestellt. Ihm zufolge hätte man „*zwei ganz verschiedene Kategorien*“ von Sarcoplasmakörnern zu unterscheiden, solche, die anscheinend den contractilen Elementen nicht zugeordnet sind und eine zweite Art, „die zu bestimmten Metameren der Säulchen (Fibrillen) in naher Beziehung stehen“.

„Bei den sarcoplasmaarmen (weißen) Muskelfasern entspricht die letztgenannte Art von Körnern in ihrer Lage den Streifen *I*, bei den sarcoplasmareichen Fasern mit intensiver und mehr kontinuierlicher Tätigkeit aber den *Q*-Schichten.“ HOLMGREN nimmt daher neben den *I*-Körnern auch *Q*-Körner an. Diese letzteren fand er bei den Insektenflugmuskeln oft riesig entwickelt, so vor allem bei *Neuropteren* (*Libellen*) und manchen *Hymenopteren* (*Hummel*). Die Grundtatsache besteht in folgender merkwürdigen Beobachtung: In gewissen Zuständen ist das Querschnittsbild der betreffenden Muskelfasern bei *Libellen* charakterisiert durch bandförmige, radiär gestellte Muskelsäulchen, zwischen welchen große bei Färbung mit Eisenhämatoxylin tief dunkle ovale Körner eingelagert sind (Abb. 16 a), während die Säulchen selbst kaum gefärbt sind. Längsschnitte durch solche Fasern lassen nun erkennen, daß jene Körner in erstaunlich regelmäßiger Anordnung die Zwischenräume zwischen den Fibrillen genau im Niveau der *Q*-Schichten ausfüllen (Abb. 16 c), wodurch eine grobe Querstreifung der Faser zustande kommt, die aber nicht durch die *Q*-Schichten der Fibrillen, sondern durch die fraglichen Sarcosomen bedingt wird. Ein ganz verschiedenes, geradezu entgegengesetztes Aussehen zeigten Quer- und Längsschnitte derselben Muskelfasern von Tieren, die nach mehrstündiger Ruhe

untersucht wurden (Abb. 16 b). An den Querschnitten erscheinen jetzt die Muskelsäulchen dunkel gefärbt, während die Körner ihre Färbbarkeit durch Eisenhämatoxylin fast ganz eingebüßt haben, und zum Teil auch zahlreiche Vacuolen enthalten. Das Längsschnittbild (Abb. 16 d) zeigt nun die Q-Schichten der Fibrillen intensiv gefärbt, während die zwischenliegenden Körner fast farblos erscheinen. Manchmal enthalten sie nur je eine große Vacuole, während der noch färbbare Inhalt sich dem Rande in Sichelform anschmiegt; auch bemerkt man bisweilen feine, die Körner

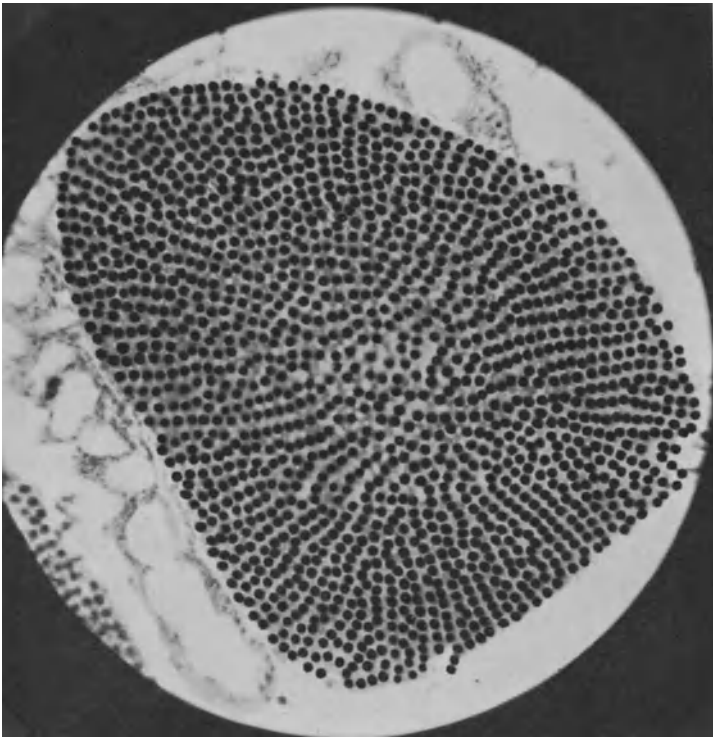


Abb. 17. Querschnitt durch eine Flügelmuskelfaser von *Hydrophilus piceus*.  
(Nach IVAR THULIN.)

der Länge nach verbindende, gefärbte Fädchen (Abb. 16 e). Man erkennt ohne weiteres, daß besonders die Querschnittsbilder der Fasern in den beiden Zuständen sich geradezu wie Positive und Negative zueinander verhalten. Was in einem Falle dunkel ist, erscheint im anderen hell und umgekehrt. HOLMGREN vermochte bei *Libellen* eine Zusammensetzung der bandförmigen Muskelsäulchen aus einzelnen Fibrillen nicht zu erkennen, während z. B. bei den Flugmuskeln von *Hydrophilus* am Querschnitt radiär geordnete Reihen dicker Fibrillen offenbar

jenen „Säulchen“ entsprechen (Abb. 17). H. MARCUS (1) ist es dann gelungen, auch bei *Libellen* die Zusammensetzung der blattförmigen Muskelsäulchen aus Einzelfibrillen nachzuweisen.

Bei *Hummeln* (*Bombus terrestris*) fand HOLMGREN die Q-Körner in erschlafften Fasern rundlich und unregelmäßig verteilt (Abb. 18 a, b), während im Zustand der Contraction die Fibrillen nahe aneinander rücken, so daß die Körner sich nun in sehr regelmäßige Längsreihen anordnen und je zwei zwischen zwei benachbarten Q-Schichten sozusagen eingeklemmt erscheinen, getrennt durch die ansiotropen Schichtfolgen (IZI). Anscheinend infolge der Pressung bilden sich nach beiden Seiten von jedem Korn flügelartige Fortsätze, die sich zwischen die

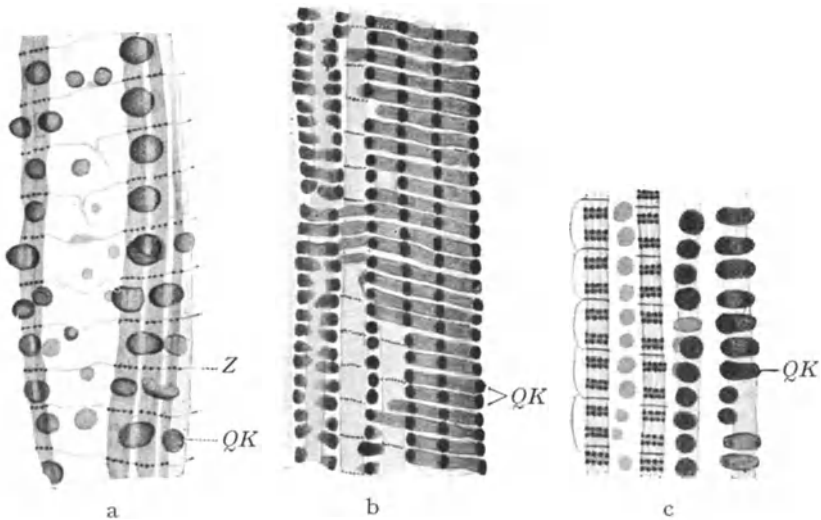


Abb. 18. a u. b Flugmuskeln der *Hummel*; a im Ruhezustand; b kontrahiert; c Herzmuskel von *Astacus*. QK = Q-Körner; Z = Z-Schichten (vgl. Text). (Nach HOLMGREN.)

Fibrillen eindringen und diese umgreifen. Diese Flügelform der Körner wurde schon von CAYAL und KÖLLIKER gesehen und auch v. EBNER hat sie neuerdings wieder beobachtet. Der letztere gibt an, daß die größeren Sarcosomen der Flugmuskeln von Käfern (Brachkäfer, *Amphimallus solstitialis*) „wie geflügelte mit von den benachbarten zylindrischen Fibrillen herrührenden, konkaven Eindrücken versehene Plättchen erscheinen, welche in sehr verkleinertem Maßstab an die seiner Zeit von RANVIER beschriebenen Plättchen der Schwanzsehnen der Mäuse in ihrer Form erinnern“. Der Vergleich ist, wie M. HEIDENHAIN bemerkt, zutreffend, denn wir haben in beiden Fällen dieselben mechanischen Verhältnisse. Da bei der *Hummel* die flügelartige Anhänge benachbarter Sarcosomen sich miteinander berühren, so formieren sie

in der Längsansicht der Faser dunkle Querscheiben, von denen je zwei auf ein Komma fallen, eine Erscheinung, *die einer Querstreifung ähnlich sieht, aber mit der Struktur der Fibrillen nichts zu tun hat*. Auf Querschnitten kontrahierter Fasern stellen die Sarcosomen insgesamt eine Art Wabenwerk her, durch dessen Maschen die Fibrillen hindurchtreten.

Die Q-Körner sind in ihrem Vorkommen nicht auf die Flugmuskeln der Insekten beschränkt; HOLMGREN konnte sie auch in den Herzmuskelfasern des Krebses und der Maus nachweisen (Abb. 18 c).

*Ohne allen Zweifel wird man auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen HOLMGRENS irgendwelche Wechselbeziehungen zwischen den Fibrillen und den Sarcosomen annehmen müssen*. Ob diese freilich derart sind, wie sie sich HOLMGREN dachte, erscheint mindestens fraglich. Die Bedeutung der großen „interstitiellen Körner“ als Stoffwechselorganellen scheint ja schon aus dem Umstand hervorzugehen, daß sie in typischer Entwicklung gerade in Muskeln höchster Leistungsfähigkeit (Flugmuskeln, Herz) sich finden. Unterstützt wird diese Annahme durch eine Reihe sehr interessanter Befunde von HOLMGREN. Er fand bei *Libellen*, die er so weit ermüdet hatte, daß sie ihre Flügel nicht mehr zu bewegen vermochten, die Q-Körner außerordentlich stark reduziert, und zwar sowohl nach Zahl wie Größe. Nach mehrstündiger Ruhe der Tiere (8—12 Stunden) ergab die Untersuchung entweder das Stadium I (Q-Körner maximal gefärbt, Säulchen farblos), und zwar dann, wenn die Muskelfasern sich in einem Zustand befinden, „wo sie sich nicht unmittelbar kontrahieren können“ oder im Stadium II (Körner farblos, Fibrillen gefärbt), welches HOLMGREN als „eine fakultative Phase“ bezeichnet, „da die Fasern auf einen Reiz hin sich momentan kontrahieren“. Auch wenn man die gewissermaßen entgegengesetzten Bilder der beiden genannten Stadien mit HOLMGREN wirklich als verschiedenen funktionellen Zuständen entsprechend ansieht, erscheint es doch kaum verständlich, warum nach gleichlanger Ruhezeit die Muskelfasern bald das eine, bald das andere Aussehen zeigen. Noch bedenklicher erscheinen aber die sehr detaillierten Vorstellungen, die HOLMGREN unter der Voraussetzung eines direkten Stoffverkehrs zwischen Fibrillen und den Q-Körnern aus den so vielgestaltigen, gefärbten Schnittpräparaten herauskonstruiert. Vor allem darf man es wohl als äußerst unwahrscheinlich bezeichnen, daß ein Eindringen oder Hinüberfließen „färbbarer eiweißartiger Substanz“ aus den Sarcosomen in die Fibrillen stattfindet, daß, wie er sich ausdrückt, *„die Q-Körner eine gewisse färbbare Materie den Säulchen überliefern, die für die Funktion der Muskelfasern unumgänglich notwendig ist und die bei der Contraction aus den Säulchen (Fibrillen) herausgelöst wird oder wenigstens einer erheblichen Veränderung unterliegt“*. v. EBNER hat (l. c.) auch schon auf das Mißliche der Annahme hingewiesen, „die Regeneration der durch die Muskelarbeit verbrauchten Stoffe während

des Contractionsvorganges und durch denselben stattfinden zu lassen, wie es HOLMGREN tut. Ein derartiger Vorgang würde in der kurzen Zeit der Dauer einer Muskelcontraction (z. B. 0,003 Sekunden bei Flügelmuskeln einer Fliege nach MAREY) unmöglich stattfinden können. HOLMGREN sieht sich daher zu der wenig wahrscheinlichen Annahme genötigt, daß stets nur ein Teil der Fasern eines Muskelbündels sich zusammenziehe, während die übrigen Zeit finden, sich zu erholen. Die wechselnden Funktionsbilder, die HOLMGREN je nach dem Contractionszustande an den Muskelsäulchen und *Q*-Körnern erhielt, sind gewiß ein schlagender Beweis für eine chemische Wechselwirkung zwischen Fibrillen und Sarcosomen, dürfen aber nicht mit Regenerationsvorgängen in Zusammenhang gebracht werden, die offenbar nicht ein notwendiger Teil des Contractionsvorganges selbst sein müssen, sondern neben und unabhängig von diesem stattfinden können“ (v. EBNER).

Es muß hier noch der Untersuchungen IVAR THULINS, eines Schülers von HOLMGREN, gedacht werden, die sich auf die Frage der Entwicklung der Sarcosomen beziehen. THULIN (1, 2) findet an der Oberfläche der Muskelfasern mit Körnchen dicht erfüllte, abgeplattete Zellen („*Sarcosomocyten*“), die HOLMGREN für identisch mit den von ihm als „*Trophocyten*“ beschriebenen Elementen hält, welche die „Trophospongien“ erzeugen sollen, „die an jeder Seite der Grundmembranen auftreten und unter der Form einer Art von Sekretion Stoffe zwischen den paarweise angeordneten Trophospongien der Muskelfasern überliefern“. Während THULIN die Ansicht vertritt, daß jene Zellen die *I*-Körner erzeugen, hält sie HOLMGREN eher für „nutritive Elemente, die die Aufgabe zu haben scheinen, färbare Materie (? B.), sei es in der Form von Granulationen, den *I*-Körnern zu überliefern“. Ich gestehe offen, daß es mir nicht möglich gewesen ist, aus der Arbeit von THULIN sozusagen den Kern herauszuschälen und bin der Meinung, daß R. NOEL wohl im Rechte ist, wenn er ganz neuerdings (1926) die Existenz der Sarcosomocyten ganz leugnet und an eine Verwechslung mit motorischen Endplatten glaubt, zumal THULIN selbst angibt, „daß Muskelfasertypen vorkommen, die keine Sarcosomocyten besitzen“.

Ein erneutes eingehendes Studium der Sarcosomen, besonders der Flugmuskeln der Insekten, vor allem auch an *frischem* Material erscheint unter allen Umständen als ein dringendes Bedürfnis. In erster Linie erscheint es wichtig, die *chemische Zusammensetzung* dieser Gebilde kennen zu lernen. Das, was bisher darüber bekannt geworden ist, ist wenig befriedigend. Am eingehendsten hat sich schon KÖLLIKER darüber geäußert. Er findet in frischen Muskelfasern von Wirbeltieren (Frosch) „außer den contractilen Teilen und den Kernen noch eine besondere *geformte* Zwischensubstanz, die allem Anschein nach bei den physiologischen Vorgängen im Muskel eine nicht unwichtige Rolle spielt“. Es handelt sich um „sehr blasse, rundliche *Körnchen*, die in

langen, *linienförmigen Zügen* in die contractile Substanz eingebettet sind“ und sich durch eine bedeutende Resistenz gegen Alkalien und Säuren auszeichnen. „In chemischer Beziehung, sagt KÖLLIKER, sind mir die Körner ganz rätselhaft geblieben, obschon dieselben aus einem weichen Stoffe bestehen, wie ihr Quellen in Wasser und ihr Schrumpfen in Alkohol oder Chromsäure beweist, sind dieselben doch ungemein schwer löslich.“ . . . „Eine Lösung erzielte ich bisher nur beim Kochen in konzentriertem Kali causticum und nach 24stündiger Behandlung mit konzentrierter Salpetersäure in der Kälte.“ In Wasser „wandeln sich die Körnchen zu Bläschen um mit deutlicher, aber zarter Membran; hierbei kommt der Inhalt meist in Form eines Halbmondes an eine Seite zu liegen“. An anderer Stelle bezeichnet KÖLLIKER die Körnchen als „fettartig“ und spricht die Vermutung aus, daß die in gewissen Froschmuskelfasern normalerweise enthaltenen Fetttropfchen aus jenen interstitiellen Körnchen hervorgegangen sind. „Gewöhnlich ist die Menge von Fett gering; doch kommen Fälle vor, und zwar, wie mir schien, vor allem bei lange im Zimmer gehaltenen Tieren (*Dytiscus*), in denen die Fettkörnchen in ungemeiner Anzahl sich finden und die typischen Granulā (Sarcosomen) spärlich oder geschwunden sind“ (KÖLLIKER). Auch HOLMGREN hat an Winterexemplaren desselben Käfers analoge Beobachtungen gemacht: „Nach Osmiumbehandlung werden infolge dieser Veränderungen die Muskelfasern durch schwarzgefärbte Granula in reichlichster Menge ausgefüllt, während die nicht veränderten Sarcosomen vergleichsweise spärlich und auch wenig umfangreich sind.“

Was die Menge der Zwischensubstanz betrifft, so kommt sie nach KÖLLIKER bei den Flugmuskeln der Insekten der Masse der Fibrillen gleich oder übertrifft dieselbe sogar. Nach RETZIUS sind die Sarcosomen der Kopf- und Beinmuskeln von *Oryctes* „rundlich oder oval, aber auch dreieckig oder unregelmäßig gestaltet, oft etwas abgeplattet und haben ein glänzendes, das Licht stark brechendes Aussehen, oft mit etwas scharfen Rändern. Sie sind von wechselnder Größe, zuweilen sind alle gleich groß, bald kommen unter größeren auch kleinere vor oder sie sind alle klein“. Wie KÖLLIKER bezeichnet auch er sie als „ganz eigentümlicher Art und von echten Plasmakörnern wohl zu unterscheiden“. Daß das Sarcoplasma „lebhaft am regen Chemismus der Muskelfasern beteiligt ist“ hält er für sicher. v. EBNER (2) findet die durch Zerpupfen in Alkohol fixierter Flugmuskeln von Käfern (*Amphimallus*) isolierten Sarcosomen „von wechselnder Größe, von 1–3  $\mu$  Durchmesser bis herab zu unmeßbarer Feinheit. Unter den größeren herrschen länglich rechteckige, unter den kleineren mehr kugelige Formen vor. Die größeren entsprechen in ihrem längsten Durchmesser der Höhe der Querstreifen der Muskelfasern. Im Gegensatz zu der Mannigfaltigkeit der Formen an fixierten Flügelmuskeln, zeigen die aus über-

lebenden Fasern isolierten Sarcosomen durchweg das Aussehen schwach lichtbrechender größerer oder kleinerer Kugeln bis herab zu punktförmiger Feinheit. Zerzupft man überlebende Fasern in 0,5—0,6 proz. Kochsalzlösung, so werden die Sarcosomen in großer Zahl, wenn auch nicht alle, stärker lichtbrechend, zeigen in den kleinen Formen große Neigung zur Agglutination und erhalten in den größeren sehr oft Einbuchtungen der Oberfläche, *wodurch in der Aufsicht doppelkonturierte, myelintropfenartige*, im Profil halbmondförmige oder glockenartige Formen zustandekommen. Die Veränderung der Sarcosomen durch Kochsalzlösung bewirkt stets eine starke Trübung der Flügelmuskelfasern, die im Zustande natürlicher Durchfeuchtung sehr durchsichtig erscheinen“ (v. EBNER). V. KNOCHÉ (1909) untersuchte die Sarcosomen von *Dipteren* (*Musca*) und fand dieselben in 0,6 proz. Kochsalzlösung kugelig gequollen, durchsichtig und an der Peripherie oft dunkler, manchmal in der Form eines „Halbmondes“, wie es schon KÖLLIKER bezeichnet hat. Mit Säurefuchsin färbt sich die dunklere Substanz intensiv rot und erscheint dann als eine einseitig ausgehöhlte Kappe,

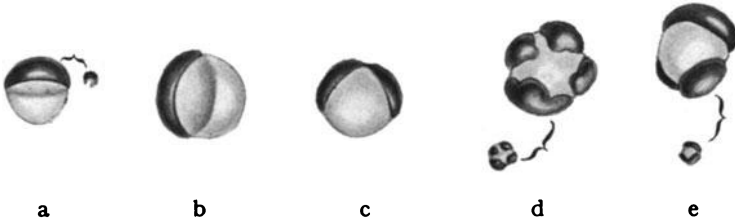


Abb. 19a—e. Sarcosomen von *Musca* in verschiedenen Zuständen der Quellung nach Färbung mit Säurefuchsin. (Nach KNOCHÉ.)

die eine durchsichtige, nur äußerst schwach gefärbte Kugel umfaßt (Abb. 19 a—e). Die Form des Halbmondes ist also nur der optische Querschnitt jener Kappe. In anderen Fällen erscheint die undurchsichtige Substanz in Form von zwei symmetrischen Klappen, die wie eine Muschelschale die durchsichtige Kugel umfassen (Abb. 19 c) oder auch in Form von unregelmäßigen Bruchstücken, die der Oberfläche der durchsichtigen Kugel aufgelagert sind (Abb. 19 d, e). *Es bestehen also offenbar die Sarcosomen aus morphologisch und chemisch verschiedenen Substanzen, von denen die eine stärker quellbar ist als die andere.* In destilliertem Wasser schwindet nach mehreren Stunden die durchsichtige Kugel vollkommen. Kalilauge löst die Körner in den frischen Muskelfasern, auch verdünnt, nach längerer Zeit restlos auf. In 0,3 vH  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  quellen sie nach einigen Stunden stark auf, werden undurchsichtig und von Vacuolen durchsetzt. Säurefuchsin färbt sie in diesem Zustande nur schwach. Hier und da bemerkt man aber die mit Säurefuchsin stark färbbare Substanz, die entweder als kleine Reste der Kugel aufliegen oder frei schwimmen. Absoluter Alkohol bringt die frischen

Körner zum Schrumpfen; daß sie eiweißhaltig sind, folgert KNOCHE aus ihrem Verhalten zu Salpetersäure, durch die sie gelb gefärbt werden, während sie durch Zucker und Schwefelsäure rot werden. Ganz ähnliche Bilder, wie sie KNOCHE beschreibt, habe ich auch an den Körnern der Flugmuskeln von *Dytiscus* und *Eristalis* gesehen, wenn dieselben in Wasser oder verdünnten Salzlösungen gequollen waren. Die stark lichtbrechende Substanz färbt sich auch mit Methylviolett sehr intensiv. Es erinnern solche gequollene Sarcosomen sehr an tropfenähnliche Gebilde, wie ich sie seiner Zeit (I) beim Vermischen der ölartigen, ätherischen Lösung des Rückstandes heiß bereiteter alkoholischer Extrakte von Froschmuskeln mit Wasser erhielt. Es waren das schwach lichtbrechende Tropfen einer homogenen, ganz blassen Substanz, in deren Mitte ein stark lichtbrechender, kleiner Tropfen, wie ein Kern in einer Zelle liegt oder es finden sich statt eines solchen mehrere. Durch Methylviolett werden die glänzenden Tröpfchen außerordentlich rasch und stark gefärbt, während sich die blasse Hüllmasse nur ganz schwach tingiert.

Es ist von vornherein sehr unwahrscheinlich, daß alle geformten Einschlüsse des Sarcoplasmas gleichartig sind; schon das in den einzelnen Fällen sehr wechselnde Lichtbrechungsvermögen weist auf Verschiedenheiten hin.

Sehr wertvolle Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Sarcoplasmas verdanken wir J. ARNOLD (I—6). Er wies zuerst nach, daß gewisse Sarcosomen in quergestreiften Muskelfasern der vitalen und supravitalen Färbung zugänglich sind. Indigocarmin, Methylenblau und Neutralrot erwiesen sich hierzu am besten geeignet. Es färben sich entweder distinkte Körnchen, die in Längs- und Querreihen angeordnet sind und zum Teil auch netzförmig miteinander verbunden sein können. Man erhält so Bilder, welche mit entsprechenden Goldpräparaten die größte Ähnlichkeit haben. Von besonderem Interesse ist dann aber der Nachweis, *daß auch das Glykogen in gleicher Weise im Sarcoplasma lokalisiert ist*. Leider erstrecken sich die Untersuchungen ARNOLDS nur auf Froschmuskelfasern (Extremitäten- und Bauchmuskeln), ihre Ausdehnung auf Insektenmuskelfasern erscheint dringend wünschenswert. Das Glykogen ist hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, an Sarcosomen gebunden, während die Fibrillen davon ganz frei sind. Entsprechend der Anordnung des Sarcoplasmas bilden die glykogenführenden Sarcosomen teils Längsreihen, teils sind sie *im Niveau der isotropen Schichten (I)* in Querreihen geordnet. Sie erscheinen hier entweder als eine einfache, die Z-Linie verdeckende Reihe oder bilden zwei Reihen, die in verschiedener Entfernung von Z liegen (Abb. 20 a, b). Je nach dem Gehalt an Glykogen liegen an Präparaten, die nach der BESTschen Carminmethode behandelt wurden, die Granula entweder isoliert oder es kommt auch zu diffuser Färbung im Sarcoplasma, so



daß dann Netze und Gitter sichtbar werden (Abb. 20 c, d), deren Übereinstimmung mit dem schon früher besprochenen Sarcoplasmagitter nicht zweifelhaft sein kann. Die Querstreifen entsprechen den *I*-Schichten, die farblosen Netzmaschen den *Q*-Schichten. Bei Behandlung mit

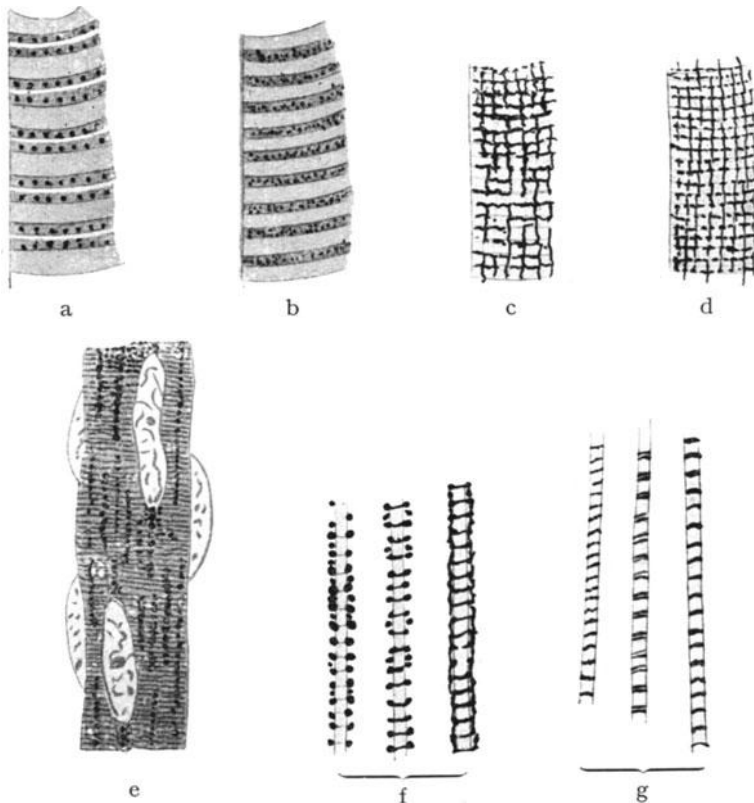


Abb. 20. a Froschmuskelfaser. BEST'sche Glykogenfärbung. Die isotropen Scheiben hellrosa gefärbt, auf ihnen liegen dunkelrote Glykogengranula. Die *Q*-Scheiben farblos. b Tinktion wie bei a. An Stelle der *I*-Schichten zahlreiche Granula, *Q* ungefärbt; *Z* nicht zu erkennen. c u. d Die gleiche Tinktion. Transversale und longitudinale Granula, Netze bildend, die hellen Felder entsprechen *Q*. e Faserbündel aus dem Froschherzen. Glykogenfärbung nach BEST. Glykogenhaltige Sarcosomen in den intercolumnaren Räumen; gefärbte Querlinien in der Höhe von *Z*. f Muskelsäulchen (Froschherz), deren Ränder mit glykogenhaltigen Sarcosomen besetzt sind, die zum Teil Netze bilden. g Ebenensolche mit glykogenhaltigen *I*- und *Z*-Schichten. (Nach J. ARNOLD).

Joddämpfen zeigen wieder zunächst nur die Sarcosomen die Glykogenreaktion; diffuse Färbung des Sarcoplasmas tritt gewöhnlich erst später auf; die Fibrillen bleiben ungefärbt oder nehmen nur einen hellgelben Farbenton an. Ganz entsprechende Befunde hat ARNOLD auch am Herz-

muskel (Frosch) erhoben. Auch hier treten die glykogenführenden Sarcosomen in Längs- und Querreihen auf, welche letztere oft eine sehr regelmäßige Querstreifung bedingen (Abb. 20 e—g). Meist sieht man an der Stelle der Zwischenscheibe eine bald sehr schmale, bald etwas breitere rote Linie, die eine Zusammensetzung aus Granulis namentlich dann erkennen läßt, wenn diese nicht zu dicht liegen und man erhält daher den Eindruck, als ob *Z* aus Glykogenkörnchen bestehe. Indessen läßt sich zeigen, daß dies keineswegs der Fall ist und daß es sich nur um eine Verlagerung von Sarcosomen handelt; man findet oft genug Fasern, bei welchen *Z* ungefärbt zwischen zwei Reihen von gefärbten Sarcosomen (an Stelle der *N*-Schichten) hervortritt (Abb. 20 a u. g).

*Diese Befunde ARNOLDS erscheinen mir um so bedeutungsvoller, als sie auf das eindringlichste zeigen, daß die isotropen Schichten diejenigen Orte sind, an denen sich vor allem oder vielleicht ausschließlich die chemischen Wechselwirkungen zwischen Sarcoplasma und Fibrillen abspielen, wenigstens wird man dies in allen den Fällen annehmen müssen, wo Q-Körner fehlen.*

Nun ist es aber bekannt, daß im Sarcoplasma quergestreifter Muskelfasern von Wirbeltieren neben Glykogen, und zwar in unverhältnismäßig größerer Menge, auch *Lipoid*e (Phosphatide und Cholesterin) enthalten sind. In einer Arbeit aus dem Jahre 1924, der leider damals keine Abbildungen beigegeben werden konnten, habe ich gezeigt, daß man beim Auskochen quergestreifter Muskeln mit Alkohol überraschend große Mengen einer Substanz erhält, die in ihrem ganzen Verhalten an das sogenannte *Myelin* des Nervenmarkes erinnert und in der Hauptsache aus *Lecithin* oder doch diesem sehr ähnlichen Phosphatiden besteht, die in den frischen Fasern nicht ohne weiteres nachweisbar sind, wohl aber durch einen Entmischungsvorgang im Verlauf einer länger fortgesetzten Pepsinsalzsäureverdauung frei werden und sich dann in Form von Tropfen oder Gebilden ausscheiden, die den bekannten Myelinfiguren gleichen. Wenn es auch als sicher gelten darf, daß die Lipoiden ganz vorwiegend im Sarcoplasma enthalten sind — nach STÜBEL hätte man kristallinische Lipoidteilchen auch in den Fibrillen anzunehmen — so ist doch eine genauere Topographie, wie beim Glykogen, vorläufig nicht möglich. Nur bei den Flugmuskeln der Insekten gelingt ohne weiteres der Nachweis, daß die Lipoiden so gut wie ausschließlich in den Sarcosomen enthalten sind: *Durch längeres Auskochen mit benzolhaltigem Alkohol kann man in diesem Falle die großen interstitiellen Körner fast restlos herauslösen.* Bei *Dytiscus* zerfallen die Bündel der Flügelmuskeln nach etwa einstündigem Kochen beim Zerzupfen in Glycerin sehr leicht in die einzelnen Fibrillen, deren sehr deutliche Querstreifung durchweg die Schichtenfolge *ZIQIZ* erkennen läßt. Es kann nicht davon die Rede sein, diese etwa im Sinne v. EBNERS auf noch anhaftende Reste von Sarcosomen zu beziehen; denn wenn auch

an einzelnen Fibrillen noch hier und da kleinste Granula hängen, so haben diese doch nichts mit der Querstreifung zu tun. Es ist bemerkenswert, daß im gegebenen Falle längeres Macerieren in Wasser und Auskochen mit Alkohol gleichsinnige Veränderungen der Muskeln bewirken, nämlich Isolierung der Fibrillen durch Beseitigung der Zwischensubstanz, deren geformte Einschlüsse im einen Falle verquellen, im anderen fast restlos gelöst werden. Ein irgend in Betracht kommender Unterschied der Dicke der Fibrillen, der etwa auf Quellung derselben im Wasser und Schrumpfung im Alkohol hätte bezogen werden können, war nicht zu konstatieren. Es muß daraus geschlossen werden, daß *der Wassergehalt der Fibrillen nicht sehr groß sein kann*, da sonst eine Schrumpfung durch Wasserentziehung sicher zu erwarten gewesen wäre. *Die fast völlige Lösung der großen Sarcosomen der Flugmuskeln in heißem Alkohol liefert den Beweis, daß diese Gebilde in der Hauptsache aus Lipoiden bestehen, die aber irgendwie durch Eiweißstoffe maskiert werden.*

Da nun auch andere Insektenmuskeln beim Auskochen mit Alkohol sich ähnlich verhalten und es in der Tat kein besseres Mittel gibt, um die fibrilläre Struktur des Faserinhaltes und zugleich die auf die Fibrillengliederung zu beziehende Querstreifung scharf hervortreten zu lassen, so darf man daraus wohl auch auf eine ähnliche Lokalisation der Lipoide schließen. Behandelt man in dieser Weise etwa die Schenkelstrecker von *Dytiscus*, die, frisch untersucht, abgesehen von den sarcoplasmatischen Längszügen, keine Längsstreifung und nur sehr wenig ausgeprägte Querstreifung erkennen lassen, so tritt beides, sowohl Fibrillierung wie Querstreifung, auf das schärfste hervor. Die Fasern erscheinen nach dem Auskochen sozusagen blank geputzt und zeigen alle Einzelheiten der Struktur in größter Deutlichkeit.

Um sich von dem erstaunlichen Lipoidreichtum gerade auch der Insektenmuskeln zu überzeugen gibt es kein besseres Mittel als die Pepsinverdauung, die zuerst von A. NOLL (1913) angewendet wurde. Da der Entmischungsvorgang aber an gewisse Vorbedingungen geknüpft ist und bei Nichtbeachtung dieses Umstandes, namentlich mit Muskeln von wirbellosen Tieren, die Untersuchungsergebnisse sich oft recht unsicher gestalten, so müssen hier zunächst einige methodische Bemerkungen vorausgeschickt werden. Es kommt sowohl der Säuregrad der Lösung, wie auch Menge und Art des verwendeten Pepsinpräparates in Betracht. Am besten geeignet erwies sich das „Pepsinum german. plane solubile (Pharm. Germ. III)“ von FR. WITTE, Rostock, bei einem Säuregrad von mindestens  $\frac{1}{10}$  n (etwa 0,35 vH). Bringt man einen frei präparierten, an beiden Enden mit einem Querschnitt versehenen Froschsartorius in ein Reagensglas mit  $8-10 \text{ ccm } \frac{n}{10} \text{ HCl}$  und etwa 0,1–0,2 g des Pepsinpulvers, so zerfällt nach 12 bis 20 stündiger Verdauung bei 30–35° C der Muskel schon bei

leichtem Schütteln in seine Fasern, die in der Mehrzahl ihrer ganzen Länge nach erhalten sind und anscheinend nur geringe Substanzverluste erlitten haben, obschon die Lösung sehr starke rote Biurettreaktion gibt. Während die schmalen (sarcoplasmareichen) Fasern, die schon frisch untersucht ziemlich viele stark lichtbrechende, fettähnliche Tröpfchen enthalten, in diesem Stadium der Verdauung durchweg schon mit Lipoidtropfen dicht erfüllt sind und daher im durchfallenden Licht ganz dunkel erscheinen, fehlen solche Ausscheidungen in den sarcoplasmärmeren, hellen, breiten Fasern entweder ganz oder sind doch noch wenig entwickelt. Erst wenn man nach Abgießen der alten Lösung

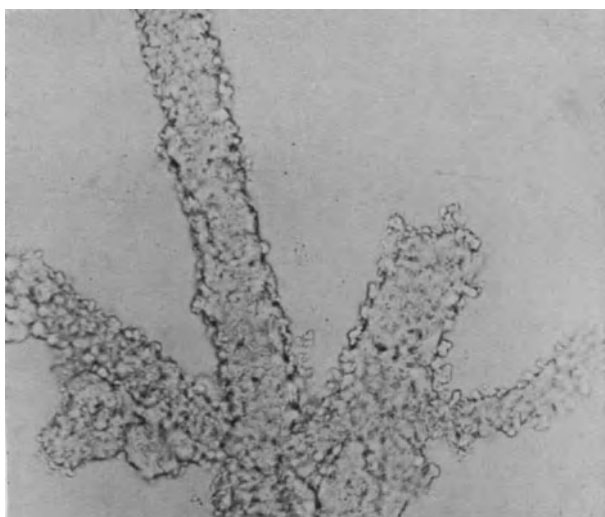


Abb. 21. Froschmuskelfasern  $2 \times 24$  Stunden mit WITTE-Pepsin verdaut; in der Verdauungsflüssigkeit unter Zusatz von Glycerin untersucht. Die Oberfläche erscheint dicht besetzt mit myelinartigen (anisotropen) Lipidausscheidungen.

eine gleiche Menge frisch bereiteter Verdauungsflüssigkeit gleichlang einwirken läßt (im ganzen etwa 48 Stunden), kann man auf maximale Lipidausscheidung rechnen. Man findet dann fast alle Fasern so dicht mit stark lichtbrechenden, tropfenähnlichen Gebilden erfüllt und besetzt, daß sie im durchfallenden Licht ganz dunkel erscheinen und die Einzelform der betreffenden Ein- und Auflagerungen kaum erkennbar ist. Es finden sich aber immer auch Fasern, an denen dies doch gelingt, und dann überzeugt man sich, daß es sich nicht um Tropfen, sondern um ganz *typische Myelinformen* handelt, die nur sehr viel kleiner sind, als die aus Nervenmark hervorgehenden. In dem Maße wie bei fortschreitender Verdauung die Fasern immer schmäler werden, treten die

Lipidausscheidungen mehr an die Oberfläche und verschmelzen zu größeren Massen, die dann ohne weiteres ihre Übereinstimmung mit echten Myelinfiguren erkennen lassen (Abb. 21). Man sieht nun die meist noch deutlich längsstreifigen Muskelfaserreste mit seltsamen, verhältnismäßig sehr großen, unregelmäßig gestalteten Buckeln und Auswüchsen besetzt, die mitunter hornartig gekrümmte Formen annehmen und oft eine eigentümlich blätterige Beschaffenheit zeigen. In vollkommenster Entwicklung stellen diese Lipidauswüchse Büschel von ziemlich dicken, zylindrischen Fäden und Schläuchen dar, die parallel zueinander angeordnet und entweder nur am freien Ende oder mehrfach gebogen, manchmal auch förmlich zusammengeknäuelte erscheinen. *Immer sind, in der Verdauungsflüssigkeit untersucht, diese Gebilde deutlich doppelt-*

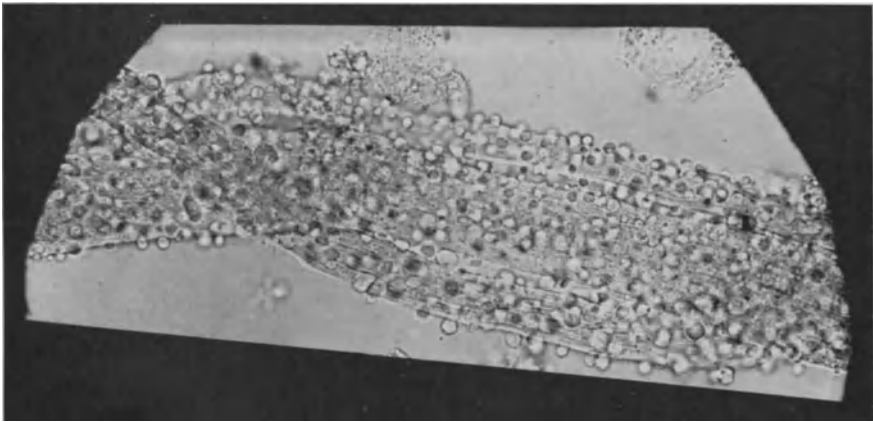


Abb. 22. Froschmuskelfasern verdaut (wie bei Abb. 23) nach mehrwöchigem Liegen in Glycerin. Die Lipidausscheidungen in (einfachbrechende) Tropfen umgewandelt. Deutlich streifige Beschaffenheit der Fasern.

*brechend, auch färben sie sich wie Nervenmark mit Osmium sehr rasch braun und bald tiefschwarz*, so daß die verdauten und mit Wasser gewaschenen Muskelfasern schon nach kurzer Zeit ganz undurchsichtig werden und keinerlei Detail mehr erkennen lassen (vgl. auch Abb. 27a). Sehr lehrreich sind auch Präparate pepsinverdauter Muskelfasern, die, ohne vorher ausgewaschen zu sein, also bei saurer Reaktion mehrere Wochen in Glycerin eingeschlossen aufbewahrt wurden, denn sie gestatten infolge der starken Aufhellung und der inzwischen eingetretenen Spaltung der Lipide, wobei sich fast regelmäßig Büschel von Fettsäurekristallen bilden und jene vielgestaltigen Myelinformen sich in durchsichtige, noch ziemlich stark lichtbrechende, aber nicht mehr anisotrope Tropfen umwandeln (Abb. 22), die Struktur der noch erhaltenen, streifigen Faserreste zu erkennen.

Ein noch viel günstigeres Material für das mikroskopische Studium der Muskellipide liefern *Fischmuskeln*. Behandelt man zentimeterlange Stückchen der Rumpfmuskeln einer *Schleie* in einem Reagensglas in gleicher Weise, wie es für Froschmuskeln schon angegeben wurde, so findet man die Fasern schon nach 12stündiger Verdauung so gelockert, daß sie beim Schütteln auseinanderfallen, dabei aber leider viel leichter als Froschmuskeln auch der Quere nach in Stücke zerbrechen. Von Lipoidausscheidungen ist zu dieser Zeit noch kaum etwas zu sehen. Der

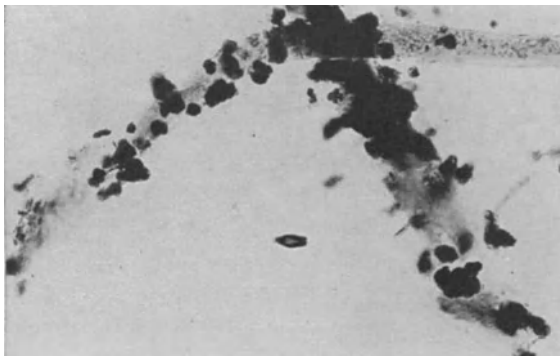
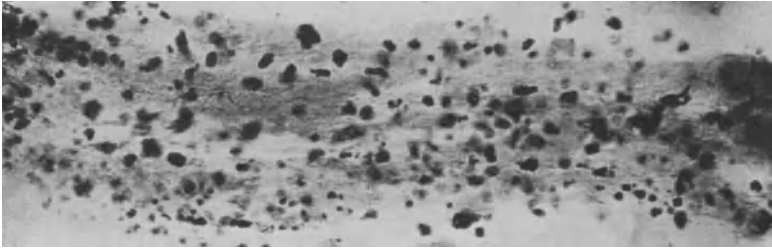


Abb. 23. Muskelfasern der *Schleie* 24 Stunden verdaut und dann mit Osmium gefärbt. Große, knollenförmige Lipoidausscheidungen sitzen den Faserresten an.

Faserinhalt ist durchsichtig, sehr deutlich längsstreifig, wie dies als Folge der Säurewirkung regelmäßig bei allen Muskeln der Fall ist, während Querstreifung kaum noch erkennbar erscheint. Die abgegossene Verdauungsflüssigkeit gibt starke (rote) Biuretreaktion. Nach Ersatz durch frische Lösung und gleichlanger Verdauung erscheinen dann die Fasern durch- und besetzt mit unregelmäßig gestalteten, stark lichtbrechenden anisotropen Gebilden, deren Größe sie als typische Myelinformen noch viel deutlicher erkennen läßt, als dies bei Froschmuskelfasern der Fall ist. Sehr häufig sieht man doppeltkonturierte Schläuche,

die mannigfach gebogen oder wohl auch spiralg aufgerollt erscheinen und dann oft beträchtliche Länge erreichen können, so daß sie weit über die Oberfläche der Faser hinausragen. Es kommt auch vor, daß zwei solche gleichdicke Schläuche oder Fäden in entgegengesetztem Sinne spiralg umeinander gewunden sind. Am häufigsten sind aber warzige oder knollenförmige, meist doppeltkonturierte Gebilde, die entweder im Inneren der Fasern liegen oder ihr wie dicke Knoten außen aufsitzen (Abb. 23). Die enorme Größe, zu der solche oft aus gekrümmteartig gewundenen Schläuchen aufgeknäuelten Bildungen heranwachsen können, zeigt sich aber erst nach 3—4tägiger Verdauung. Dann erst tritt der erstaunliche Reichtum an Lipoiden und die Vielgestaltigkeit der Formen der Ausscheidungen in voller Deutlichkeit, man darf wohl sagen, imponierend hervor. Selbstverständlich verlieren die Fasern, deren übriger Inhalt keineswegs restlos gelöst, sondern noch sehr deutlich längsstreifig erscheint, durch die zahlreichen stark lichtbrechenden Ein- und Auflagerungen sehr an Durchsichtigkeit. Mit Osmium färben sich die zwischen gekreuzten Nicols hell aufleuchtenden Ausscheidungen tief schwarz, wie die Mikrophotographien zeigen. Wenn man die verdauten Fasern gut auswäscht und dann mit 0,5 proz. Osmiumlösung übergießt, so bemerkt man schon nach wenigen Minuten Braunfärbung und nach längstens einer Stunde sind alle vorhandenen Lipoidausscheidungen tief schwarz gefärbt und damit zugleich fixiert, denn schließt man die Fasern einfach in Glycerin ein, so bleiben die Myelinformen zwar einige Tage unverändert, sind aber auf die Dauer nicht haltbar. Es bilden sich allmählich Vacuolen in denselben und schließlich entstehen an Stelle jener vielgestaltigen, unregelmäßigen Lipoidgebilde runde, fettähnliche Tropfen, in deren Umgebung sich dann meist einzelne oder büschelförmig gruppierte Fettsäurenadeln ausscheiden. Diese erscheinen zwischen gekreuzten Nicols natürlich hell, während die Substanz der Tropfen keine Spur von Doppelbrechung mehr erkennen läßt.

Es ist eine sehr bemerkenswerte Tatsache, daß es trotz der großen Menge von Phosphatiden, welche im Faserinhalt der Wirbeltiermuskeln enthalten sind, weder bei Einwirkung von Wasser, noch auch bei Behandlung mit Salmiaklösungen, also weder bei Lösung des Sarcoplasmas noch auch der Fibrillen zu einer Entmischung und sichtbaren Ausscheidung derselben kommt, was auf einen besonderen Zustand hinweist, in welchem jene Verbindungen im lebenden Muskel vorkommen. (NOLL berichtet allerdings positive Erfolge.) Mit den Muskeleiweißkörpern können die fraglichen Stoffe nicht wohl chemisch verbunden sein, da es möglich ist, sie ganz oder doch größtenteils durch kochen den Alkohol zu extrahieren. Es bleibt daher kaum etwas anderes übrig als sie sich im Faserinhalt, soweit nicht, wie wahrscheinlich in den Fibrillen, feste, kristallinische Teilchen in Betracht kommen, durch Adsorption gebunden und zum Teil wohl auch in wasser-

löslicher Form vorzustellen, wie dies ja von HANSTEEN-CRANNER (1922) für die Lipide des pflanzlichen Plasmas direkt nachgewiesen wurde. Doch bleibt dies für den Muskel noch näher zu untersuchen. Sicher ist, daß sie sich im Verlauf der Pepsinsalzsäureverdauung immer zuerst in Form kleinster, blasser Tröpfchen ausscheiden, die durch Zusammenfließen sich vergrößern und dann weiterhin alle jene schon beschriebenen merkwürdigen Umgestaltungen erfahren.

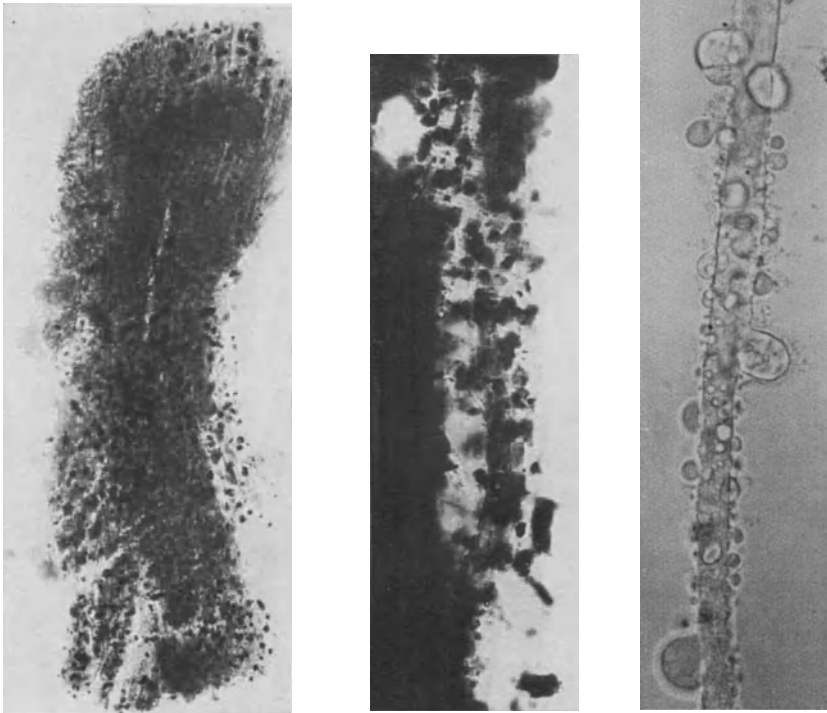
Von dem Reichtum mancher Muskelfasern an Phosphatiden und von den Dimensionen, welche die einzelnen Ausscheidungen unter Umständen erreichen können, erhält man erst dann eine richtige Vorstellung, wenn man in gleicher Weise *Krebs*-Muskeln untersucht. Auch in diesem Falle muß die Verdauung (mit Wittepepsin) mehrere Tage fortgesetzt werden, wenn man einen maximalen Erfolg erzielen will. Dann aber sind die Fasern so dicht erfüllt und besetzt mit Lipoidkörpern verschiedenster Größe und Gestalt, daß gar kein Zwischenraum mehr besteht. Die Mannigfaltigkeit der Formen ist hier außerordentlich groß, doch herrschen knollige, aus gekrümmter aufgewundenen doppelt-konturierten Schläuchen zusammengesetzte Gebilde vor.

Was nun die *Insektenmuskeln* betrifft, so zeigen sie im kleinen ein ganz ähnliches Verhalten, wie die der *Krebse*, nur liegen die Ausscheidungen niemals so dicht gedrängt, es bleiben immer freie Zwischenräume, in welchen selbst bei sehr anhaltender mehrtägiger Verdauung immer noch Reste der Fasersubstanz sichtbar sind, die in der Regel sehr deutlich längsstreifig erscheinen und manchmal auch in überraschend guter Erhaltung (sarcoplasmatische) Querstreifung erkennen lassen (Abb. 24 a—b). Überhaupt scheint es durchgreifende Regel zu sein, daß die Muskelfasern der Insekten sich peptischer Verdauung gegenüber noch viel widerstandsfähiger erweisen als Wirbeltiermuskeln. Es kommt daher auch in der Regel erst nach längerer Verdauungszeit (3—4 Tage) zu maximaler Lipidausscheidung. Dagegen zerfallen die Muskeln viel leichter in ihre einzelnen Fasern und diese selbst zeigen einen hohen Grad von Brüchigkeit, so daß es bei Schütteln des Reagensröhrchens leicht den Anschein gewinnt, als seien die Muskelfasern restlos gelöst. Durchweg zeigen die Lipoidkörper, frisch in der Verdauungsflüssigkeit untersucht, deutliche Doppelbrechung. Bei längerem Aufbewahren in Glycerin tritt Zersetzung der Substanz unter Freiwerden von Fettsäuren ein, die in Form gerader oder auch gekrümmter Nadeln auskrystallisieren. Die charakteristischen Myelinformen verwandeln sich schließlich in stark lichtbrechende Tropfen (Abb. 24 c), die dann keine Spur von Anisotropie mehr erkennen lassen. Es besteht also in jeder Hinsicht vollste Übereinstimmung mit den entsprechenden Lipoidgebilden der Wirbeltiermuskelfasern.

Während die schmalgestreiften, sarcoplasmareichen, wie auch die breitgestreiften, an Sarcoplasmen ärmeren, hochfächerigen Fasern des



Skelettes hinsichtlich ihres Verhaltens bei Verdauung sich nicht wesentlich von den quergestreiften Muskeln der Wirbeltiere unterscheiden, wovon die Mikrophotographien (Abb. 24 a—c) Zeugnis geben, machen sich auffallendere Differenzen bei den *Flugmuskeln* bemerkbar, was ja von vornherein zu erwarten war, da der außerordentliche Reichtum an Sarcoplasma und die enorme Größe und Zahl der Sarcosomen ihre Sonder-



a

b

c

Abb. 24a—c. a Schmalgestreifte Muskelfasern von *Dytiscus*. 3 Tage verdaut, dann Osmiumfärbung. In der deutlich längsstreifigen Grundsubstanz liegen zahlreiche kleine Lipidausscheidungen. b Ebensolche Muskelfasern von *Eristalis* mit sehr deutlicher Querstreifung. c Eine breitgestreifte Muskelfaser von *Dytiscus*. Durch längeres Liegen in Glycerin sind die großen, ursprünglich typische Myelinfiguren darstellenden Lipidausscheidungen in Tropfen umgewandelt.

stellung sofort erkennen lassen. Es erscheint daher von vornherein auch fraglich, ob es sich diesfalls nur allein um quantitative Unterschiede oder zugleich um qualitative handelt, indem vielleicht die Zusammensetzung der Lipide eine andere ist. Daß diese nun,

wenn nicht ausschließlich, so doch ganz vorwiegend einen Bestandteil der Sarcosomen bilden, was übrigens höchst wahrscheinlich auch für alle anderen Muskeln der Wirbellosen und Wirbeltiere gilt, geht nicht nur daraus hervor, daß sie sich, wie schon erwähnt, beim Auskochen mit Alkohol auflösen, sondern auch aus ihrem Verhalten bei Verdauung mit Pepsinsalzsäure. Es ist unbedingt notwendig, sich bei solchen Versuchen *frischen* Materials zu bedienen, da Muskeln, die längere Zeit in Alkohol aufbewahrt wurden, fast restlos gelöst werden. Die Bilder, welche man erhält, wenn etwa die Flugmuskeln eines *Dytiscus* 1—2 Tage verdaut werden, sind außerordentlich charakteristisch. Die einzelnen Fibrillenbündel sind dann in ihrer Form noch vollkommen erhalten, bieten aber das Aussehen von Schläuchen, die mit

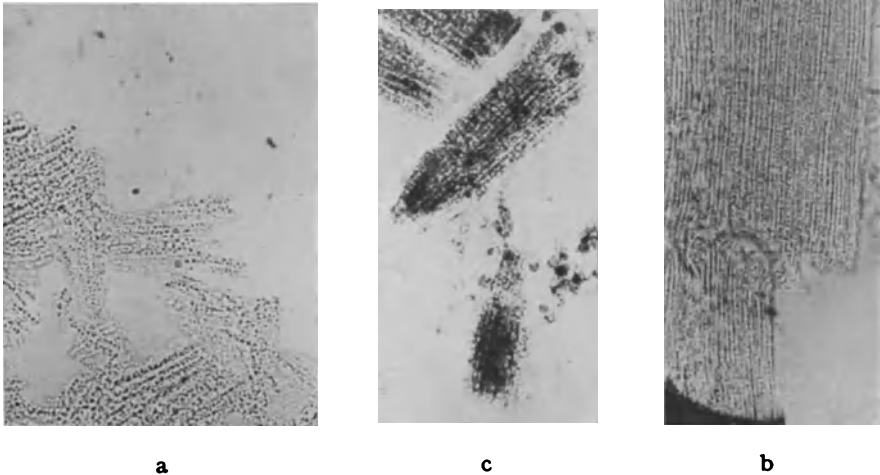


Abb. 25 a—c. a Flugmuskelfasern von *Dytiscus* 2 Tage verdaut. Die „Körner“ (Sarcosomen) in reihenweise geordnete fettähnliche Tröpfchen umgewandelt, aber noch zusammenhängend. b Ebensolche mit Alkohol ausgekocht; die Tropfen gelöst. Man erkennt die Lücken, ausgespart in dem sehr feinen Sarcoplasmagitter. c Ebensolche mit Osmium gefärbt; die Tropfen erscheinen geschwärzt, wie auch das umschließende Gitterwerk.

dicht aneinander gedrängten, stark lichtbrechenden Fetttropfen verschiedener, zum Teil sehr beträchtlicher Größe erfüllt sind, so daß sie im durchfallenden Licht fast undurchsichtig schwarz erscheinen. Beim Zerzupfen mit Nadeln oder unter dem Druck des aufgelegten Deckglases entstehen aber massenhaft größere und kleinere dünne Bruchstücke der Fibrillenbündel, die ohne weiteres erkennen lassen, daß die Tropfen und Tröpfchen ganz entsprechend der ursprünglichen

Lage der Sarcosomen zwischen den Fibrillen in regelmäßigen, parallelen Reihen angeordnet sind und man kann hier und da auch noch ganz blasse Reste einer verbindenden Substanz erkennen (Abb. 25 a). *Niemals beobachtet man bei Verdauung der Flugmuskeln jene typischen Myelinformen, wie sie für die anderen Muskelfasern der Insekten, sowie für die sämtlicher Wirbeltiere so charakteristisch sind. Es fehlt dementsprechend jenen Tropfen auch die Eigenschaft der Anisotropie und sie verhalten sich in jeder Hinsicht ähnlich wie Fett*, doch färben sie sich mit Osmium nicht so rasch schwarz, was die „Körner“, aus denen sie zweifellos hervorgegangen sind, gar nicht tun, und speichern andererseits Methylviolett mit großer Begierde. Daß die Tropfen nicht ganz frei liegen, ergibt sich nicht nur aus ihrer regelmäßigen Anordnung und dem noch verhältnismäßig festen Zusammenhang einer solchen verdauten „Muskelfaser“, sondern vor allem aus dem Umstand, daß beim Auskochen mit Alkohol nach Lösung der Tropfen ein aus parallelen, stark lichtbrechenden Fasern oder Fäden bestehendes „Skelet“ übrig bleibt, in welchem nun runde Lücken sichtbar werden, die vorher die Tropfen umschlossen (Abb. 25 b). Da die Fäden auch der Quere nach durch zarte Brücken verbunden sind, so kommt eine Gitterzeichnung und eine Art Querstreifung zustande, ähnlich wie auch bei anderen Muskelfasern nach Verquellung der Fibrillen. Werden gut mit Wasser ausgewaschene, verdaute Flugmuskeln mit Osmium behandelt, so färben sich nicht nur die Tropfen schwarz, sondern auch jene verbindende Stromasubstanz, die offenbar nichts anderes darstellt, als das nach Verquellung bzw. Lösung der Fibrillen übrig bleibende, durch Säurewirkung geronnene Sarcoplasma. Es erscheint dann mehr oder weniger dunkel gefärbt und man erkennt an Stellen, wo die Tropfen nicht zu dicht liegen, oft sehr deutlich Andeutungen einer gitterförmigen Struktur ähnlicher Art, wie sie, freilich sehr viel regelmäßiger, auch an vergoldeten Skelettmuskelfasern bekannt ist (Abb. 25 c). Man darf also wohl sagen, daß das, was von Insektenflugmuskeln nach anhaltender Verdauung übrig bleibt, im wesentlichen aus Sarcoplasma besteht, welches in seiner ganzen Masse von fettähnlichen Substanzen durchsetzt wird, wengleich die Sarcosomen als die wichtigsten Ablagerungsstätten derselben gelten müssen.

An die Tatsache, daß quergestreifte Muskeln sich in allen Fällen durch einen außerordentlichen Reichtum an Lipoiden auszeichnen, knüpft sich unmittelbar die Frage nach der physiologischen Bedeutung dieser Substanzen. Es kann sich offenbar nur um zweierlei handeln: Entweder sie gehören zur Konstitution der lebenden Substanz der Fasern, insbesondere des Sarcoplasmas, und spielen eine vorwiegend physikalische Rolle, indem sie vielleicht die Oberflächenspannung an den Grenzflächen beeinflussen und außerdem die Permeabilität dieser letzteren regulieren helfen, oder aber sie stellen ähnlich wie das Glykogen eine chemische Kraftquelle der Muskelfasern dar und werden dementsprechend

sprechend bei der Tätigkeit verbraucht. Zugunsten der ersterwähnten Annahme wäre anzuführen, daß, wie insbesondere wieder Verdauungsversuche lehren, Lipide in weitester Verbreitung auch als Bestandteile anderer, nicht contractiler pflanzlicher und tierischer Zellen oft in großer Menge vorkommen (BIEDERMANN [1]). Es muß hier ausdrücklich betont werden, daß von einem Beschränktbleiben jener Stoffe auf die äußerste Grenzschicht eines Plasmakörpers in keinem Falle die Rede sein kann, wenn sie sich auch oft in der Oberflächenzone als „Lipoidhaut“ reichlicher ansammeln. So hat neuerdings auch J. RUNNSTRÖM (1923) gezeigt, daß sich bei Dunkelfeldbeleuchtung an dem als ausgezeichnetes Objekt für zellphysiologische Studien bekannten Seeigeelei eine oberflächliche lipide Schicht direkt als eine orangegelb leuchtende Grenzzone erkennen läßt. Für die Muskelfasern ist aber unter allen Umständen daran festzuhalten, daß die Gesamtmasse des Sarcoplasmas gleichmäßig von Lipiden durchsetzt erscheint, die allerdings vorzugsweise in den geformten Elementen, den Sarcosomen enthalten sind. Gerade dieser letztere Umstand scheint mir aber auch darauf hinzudeuten, daß die funktionelle Bedeutung jener Stoffe wohl in erster Linie darin zu suchen sein dürfte, daß sie mit und neben den Kohlehydraten eine wichtige Rolle im Kraftwechsel der Muskeln spielen. Nur dann wird die abnorme Massenentwicklung des Sarcoplasmas und namentlich der Sarcosomen gerade bei den leistungsfähigsten Muskeln, die wir kennen, den Flugmuskeln der Insekten, verständlich, zumal wenn man sich der merkwürdigen Beobachtungen von HOLMGREN und v. EBNER erinnert. Aber es lassen sich zugunsten einer solchen Auffassung noch eine ganze Reihe anderer Tatsachen anführen, die darauf hinzuweisen scheinen, daß in manchen Fällen Fette oder fettähnliche Stoffe im Muskelstoffwechsel eine Rolle spielen.

Schon v. EBNER hat (2) darauf aufmerksam gemacht, daß bei einem großen Bockkäfer (*Prionus coriarius*) „die großen Tracheen an den Stellen, wo sie in die Muskelbündel und Fasern eintreten, von reichlich fettführenden Zellen begleitet sind. Man erhält deshalb beim Zerzupfen der frischen Flugmuskelbündel zahllose Fetttropfen. Die Eintrittsstellen der Tracheen machen sich unter der Lupe auffällig als wulstförmige Verdickungen und zwischen diesen befindliche Einziehungen der Muskelbündel, die als eine grobe Querstreifung erscheinen, bemerkbar.“ Ein ganz analoges Verhalten beobachtete ich auch bei *Hydrophilus*. Hier erscheinen die Fibrillenbündel der Flugmuskeln, besetzt mit kleinen rundlichen oder ovalen Fettläppchen, welche an den Tracheeneintrittsstellen der Oberfläche wie eine Art von Endplatten dicht aufliegen und aus Zellen bestehen, die große Fetttropfen einschließen. Ganz besonders auffallend treten diese zu den Muskelbündeln offenbar in nächster Beziehung stehenden kleinen Fettorgane nach vorhergehender Färbung mit Osmium schon makroskopisch als tief-

schwarze Flecken hervor. Schon innerhalb der Lämpchen beginnen die Tracheen sich sehr reich zu verästeln und bilden schließlich im Innern jedes Fibrillenbündels feinste Capillaren, die, wenn sie mit Luft gefüllt sind, ohne weiteres als schwarze Linien erkennbar sind und die Fibrillen reichlich begrenzen, zum Teil aber auch senkrecht zu denselben verlaufen. Die hier reproduzierte Mikrophotographie der muskulären Fettläppchen entspricht insofern nicht ganz dem normalen Verhalten,



Abb. 26. Flugmuskelfasern von *Hydrophilus*. Osmiumfärbung. Fettläppchen an den Eintrittsstellen der Tracheen.

als die Zahl und Größe der Fetttröpfchen viel geringer ist als sie vor dem Einschluß des Präparates in Glycerin war. Ich habe aber absichtlich ein solches gewählt, um die Verzweigung der eintretenden Tracheen deutlich sichtbar zu machen (Abb. 26). Ursprünglich bilden wegen der dichten Lagerung großer schwarzer Fetttropfen die einzelnen Lämpchen fast undurchsichtige Flecken; bei längerem Liegen in Glycerin tritt aber eine allmähliche Lösung ein und schließlich verschwinden

die Tropfen fast ganz. Da osmiertes Fett sonst sehr beständig ist und auch die gleicherweise vorbehandelten myelinartigen Lipide selbst nach sehr langer Zeit in Glycerin keinerlei Lösungserscheinungen zeigen, so scheint es sich hier um eine besondere fettähnliche Substanz zu handeln, über deren Natur ich vorläufig wegen Mangel an Material keine näheren Angaben zu machen in der Lage bin. Doch erscheint es mir bemerkenswert, daß die ganz ähnlich aussehenden Tropfen, welche bei der Verdauung der Flugmuskeln von *Dytiscus* aus den Sarcosomen hervorgehen, nach Behandlung mit Osmium das gleiche Verhalten zeigen und sich nach längerer Zeit in Glycerin entfärben und auflösen. Ob daraufhin der Schluß gestattet ist, daß das bei *Hydrophilus* äußerlich angelagerte „Fett“ mit der Lipoidsubstanz, welche den Sarcosomen entstammt, identisch ist, muß dahingestellt bleiben. Auf alle Fälle aber wird man jenem „Außenfett“ wohl kaum eine andere Bedeutung zuschreiben können, als die, daß es sich um einen Reservestoff handelt, der bei der Muskeltätigkeit eine bedeutsame Rolle spielt. Wenn nun auch bei den Insektenflugmuskeln nicht in allen Fällen solche spezifische Fettorgane entwickelt sind, so ist doch das Vorhandensein von Fettgewebe in der nächsten Umgebung jener Muskeln ein ganz allgemein verbreitetes und man wird die Vermutung hegen dürfen, daß ihm auch in allen Fällen die gleiche Bedeutung zukommt.

Es ist zur Zeit noch eine offene Frage, welche Rolle im Muskelstoffwechsel die Fette und insbesondere auch die Phosphatide (Lipide) spielen. Bisher wurde das Problem des Fettumsatzes meist nur vom Standpunkt der allgemeinen Stoffwechsellehre, des Gesamtstoffwechsels, erörtert, und es wurde sowohl die Ansicht vertreten, daß Fett im Organismus ebenso wie Eiweißkörper und Kohlehydrate mit seinem ganzen Kaloriengehalt zur Energiebestreitung bei der Muskelarbeit verwendet werden kann (ZUNTZ), wie andererseits, daß es als Energiestoff nur insoweit in Frage kommt, als daraus Zucker gebildet werden kann (SEESEN, CHAUVEAU, BENEDICT und CATHCART) oder auch, daß der Energieinhalt des Fettes bei der Muskelarbeit nur zum Wiederaufbau von Kohlehydrat aus Milchsäure (in der Leber oder im Muskel selbst) verwendet wird (EMBDEN). Nach den mitgeteilten Erfahrungen kommt aber wirkliches Fett in normalen quergestreiften Muskeln sowohl bei Wirbeltieren wie bei Wirbellosen nur in so kleinen Mengen vor, daß seine physiologische Bedeutung kaum von Belang sein kann. Um so mehr wird man eine solche aber bezüglich der Lipide (Phosphatide, Cholesterin) voraussetzen müssen, zumal auch auf rein chemischem Wege in Muskeln von besonderer Leistungsfähigkeit immer ein auffallender Reichtum an Phosphatiden (Lecithin, Cephalin) festgestellt werden konnte. So bilden dieselben nach RUBOW (1905) im Herzmuskel des Hundes 60—70 vH des Ätherextraktes (beim Skelettmuskel nur 30—40 vH). Nach LEVENE handelt es sich bei den Phospha-

tiden des Herzens um ein Gemisch von Lecithin und Cephalin, dem sich noch Spaltprodukte dieser Stoffe beigesellen. Ihm zufolge wäre das seiner Zeit von ERLANDSEN (1907) aus dem Herzmuskel dargestellte und als „Cuorin“ bezeichnete Phosphatid keine einheitliche Substanz. Auf die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen der sogenannten Restphosphorsäure, in deren unlöslichem Anteil die Phosphatide enthalten sind und Cholesterin einerseits, Sarcoplasmareichtum und Dauerleistungsfähigkeit andererseits wurde schon früher hingewiesen. Gerade diese aber sind es, welche offensichtlich zeigen, daß die Phosphatide und das Cholesterin für die Muskelfunktion von größter Bedeutung sein müssen. Es ist dies eine Frage, für deren Beantwortung die Verhältnisse jetzt, wo die Möglichkeit gegeben ist, den Lipoidgehalt der Muskelfasern auch mikroskopisch zu kontrollieren, wesentlich günstiger liegen. Denn es erscheint nicht unmöglich, eine im Gefolge anhaltender künstlicher Reizung eintretende Verminderung des Lipoidbestandes quergestreifter Muskelfasern direkt durch entsprechende Veränderungen des mikroskopischen Bildes verdauter Fasern zu erkennen. Einige in dieser Absicht angestellte Versuche an Froschmuskeln, die allerdings noch weitergeführt werden müssen, lieferten in der Tat einen ganz unzweideutigen Erfolg und berechtigen zu der Hoffnung, daß es an geeigneterem Material (Warmblüter und Insekten) mit lebhafterem Stoffwechsel gelingen wird, noch überzeugendere Bilder zu erzielen. Von besonderem Interesse scheint mir auch die schon früher erwähnte Tatsache zu sein, daß die ebenfalls fibrillären Wimperplättchen der *Ctenophoren* sich durch einen so auffallenden Reichtum an Lipoiden auszeichnen, daß der Gedanke, es handle sich hier um Betriebsmaterial für die Wimperbewegung, sich unmittelbar aufdrängt.

Untersucht man den Lipoidgehalt von Froschmuskeln mittels der Verdauungsmethode, so fällt sofort auf, daß in dieser Beziehung nicht nur verschiedene Muskeln sich sehr verschieden verhalten, sondern daß, wie es ja auch für den Sarcoplasmagehalt längst bekannt ist, auch die Fasern eines und desselben Muskelindividuums auffallende Differenzen zeigen. Verdaut man einen Froschsartorius mit Pepsinsalzsäure in der angegebenen Weise, so findet man immer die schmalen sarkoplasmareichen, trüben Fasern schon zu einer Zeit mit Lipoidausscheidungen dicht erfüllt und daher im durchfallenden Licht ganz dunkel, wo die hellen, breiten Elemente noch keine Spur davon erkennen lassen, was schon NOLL seiner Zeit hervorgehoben hat. Ähnlich different verhalten sich aber, wie ich gefunden habe, auch die sonst ganz gleich aussehenden breiten Fasern der Muskeln der Vorder- und Hinterextremitäten, und zwar sowohl der Beuger wie der Strecker. Nach etwa 24stündiger Verdauung erscheinen, wenn auch nicht alle, so doch viele der breiten Fasern aus den Muskeln der Hinterbeine von Lipoidtröpfchen durchsetzt oder zeigen wenigstens eine, durch

äußerst fein verteilte Lipotide verursachte bräunliche Färbung. Zur selben Zeit und unter ganz gleichen Versuchsbedingungen bieten die breiten Fasern der Vorderbeinmuskeln noch völlig das Bild einfach in Säure gequollener Elemente: Sie sind ganz hell und durchsichtig mit scharf hervortretenden Kernen ohne jede Andeutung einer Lipoidausscheidung. Wenn man dann aber die Verdauungsflüssigkeit wechselt und nochmals 12—24 Stunden verdaut, findet man auch in diesen Fasern freie Lipotide, aber immer, im Vergleich zu den gleichartigen Elementen der Hinterbeinmuskeln, in viel geringerer Menge, so daß sich ein ganz auffallender Unterschied des mikroskopischen Bildes ergibt. Während die Mehrzahl der letzteren von Lipoidausscheidungen so dicht durchsetzt erscheint, daß man von der längsstreifigen Grundsubstanz (Sarcoplasma) kaum etwas zu erkennen vermag, sind die einzelnen, stark lichtbrechenden (und anisotropen) Klümpchen in den Fasern der Vorderbeine so spärlich, daß weite Zwischenräume bleiben. Man wird also wohl schließen dürfen, daß beim Frosch quantitative Unterschiede im Lipoidgehalt zwischen den Muskelementen der Vorder- und Hinterextremitäten dauernd bestehen und ich glaube, daß man dieselben kaum anders wird deuten können, als durch die Annahme, daß sie der Ausdruck der sehr verschieden starken Beanspruchung der beiden Beinpaare sind. Unterstützt wird diese Auffassung durch einen Befund, den ich während der Paarungszeit an *Temporarien* machte. Bekanntlich umklammert das Froschmännchen den weiblichen Rumpf unterhalb der Vorderextremitäten mit großer Kraft tage- ja wochenlang, um die Entleerung des Laiches zu erwarten. Es handelt sich hier um einen nur zur Brunstzeit sich entwickelnden „tonischen“ Reflex, über dessen eigentliches Wesen die Ansichten auseinandergehen. Während die einen behaupten (KAHN, FRÖHLICH und MEYER), daß es sich um eine Dauerverkürzung der Muskulatur der Vorderbeine handelt, in der sie befähigt ist, ohne Energieverbrauch das umfaßte Weibchen festzuhalten, liegt nach anderen (LULLIES [1923]) das Wesen der Umklammerung in erster Linie „in dem stets wachsamen Reflex“, der den geringsten Reiz, der das Festhalten gefährden könnte — wozu auch Bewegungen des Männchens gehören — mit einer aktiven Contraction der geeigneten Muskeln der Vorderextremitäten beantwortet. Mittels eines von HÖBER (PFLÜGERS Arch. 177, 1919) zuerst zur Untersuchung von schwachen Aktionsströmen verwendeten Verstärkungsverfahrens fand zwar auch LULLIES, in Übereinstimmung mit allen früheren Beobachtern, während der ruhigen Umklammerung des Froschmännchens keine Aktionsströme, auch nicht bei genauester Prüfung der einzelnen, anscheinend in erster Linie beteiligten Muskeln, wohl aber traten solche schon auf allergeringste Reize hin auf. Am empfindlichsten erwies sich die Haut der Brust und der Innenseite der Arme. Hier genügt die leiseste Berührung oder Verschiebung, um sofort deutlich nachweisbare Aktionsströme hervorzurufen.



Es läßt sich nun zeigen, daß die Verkürzung der Muskeln bei der Umklammerung zum Teil tatsächlich als *echter* Tonus (aktionsstrom-

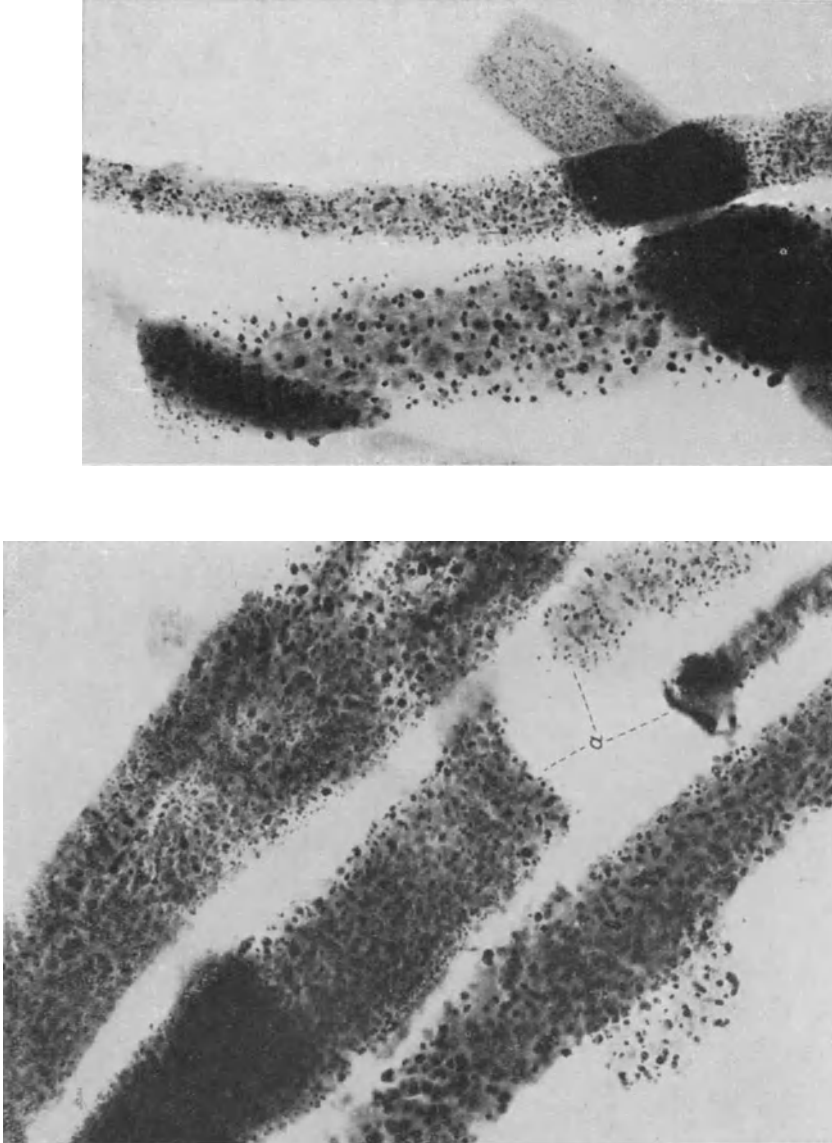


Abb. 27. Muskelfasern (M. flexor carpi radialis) von Froschmännchen nach 48 stündlicher Verdauung mit Pepsin-HCl, mit Osmium gefärbt. Links von einem nicht gepaarten, rechts von einem gepaarten.

los) aufzufassen ist, aber diese tonische Komponente ist viel kleiner als der auf *aktiver* Contraction beruhende Anteil, so daß also ein sehr beträchtlicher Stoffverbrauch (Energieentwicklung) unter allen Um-

ständen vorausgesetzt werden muß. Vergleicht man nun die Lipoidausscheidung bei Verdauung mit Pepsinsalzsäure in den Armmuskeln eines Froschmännchens, welches mit dem Weibchen schon längere Zeit gepaart war — (ich benützte hauptsächlich den *M. flexor carpi radialis*, der durch sein besonders starkes Anschwellen in der Brunstzeit seine besondere Bedeutung für die Umklammerung zu erkennen gibt) — mit den gleichen Muskeln des Weibchens oder eines anderen nicht gepaarten Männchens, so ist der Unterschied immer sehr auffallend und *es erweisen sich die Fasern der tonisch kontrahierten Muskeln zur selben Zeit und unter möglichst gleichartigen Bedingungen stets ärmer an Lipoiden. Man erhält dann ähnlich verschiedene Bilder, wie sonst bei den Muskeln der Vorder- und Hinterextremitäten* (Abb. 27 a, b).

Zu den gleichen Resultaten führten schließlich auch Versuche mit *künstlicher Reizung* des Sartorius. Man verfährt dabei am besten so, daß man zunächst vom *N. ischiadicus* der einen Seite aus mit Einschaltung kurzer Pausen und wachsender Stromstärke so lange tetanisiert bis keine Reaktion mehr erfolgt, worauf dann die Muskeln des Oberschenkels noch bis zur Erschöpfung direkt gereizt werden. *Die breiten Fasern der beiden Sartorien zeigen dann bei Verdauung regelmäßig Differenzen des Lipoidgehaltes zugunsten des nicht gereizten Muskels.* Bei den sarcoplasmareichen schmalen Elementen macht sich allerdings ein Unterschied kaum bemerkbar, was sich aber leicht erklärt, wenn man berücksichtigt, daß es sich auch bei stärkster Dauererregung eines Muskels niemals um ein völliges Verschwinden der Lipoide handelt, sondern immer nur um eine mehr oder weniger ausgeprägte Verminderung des Bestandes. Eine solche wird sich aber natürlich am Präparate um so deutlicher verraten, je geringer der Lipoidgehalt von vornherein war. Aus diesem Grunde liefern auch verdaute Muskeln die überzeugendsten Bilder in dem Stadium, wo die Lipoidausscheidung eben beginnt oder wenigstens noch nicht das Maximum erreicht hat.

Wenn man aus den geschilderten Befunden folgern darf, daß der Lipoidgehalt eines Muskels bei der Tätigkeit abnimmt, so ist damit allerdings noch nicht bewiesen, daß diese Stoffe auch als Kraftquellen in Betracht kommen, denn es könnte ihre Bedeutung in ganz anderer Richtung liegen. Es muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, die sich hier aufdrängenden Fragen zu entscheiden.

#### Literatur.

- ARNOLD, J. (1): Zur Morphologie des Muskelglykogens und zur Struktur der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. 73. 1909.  
 — (2): Über das Verhalten des Indigocarmins in lebenden Geweben. Zentralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 51. 1875.  
 — (3): Über die Abscheidung des Indigocarmins im Muskelgewebe. Virchows Arch. 71. 1878.

- ARNOLD, J. (4): Über vitale Granulafärbung. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. 55. 1901.
- (5): Über feinere Struktur und Architektur der Zellen III. Ebenda 52. 1898.
- (6): Zur Morphologie des Glykogens des Herzmuskels nebst Bemerkungen zu dessen Struktur. Ebenda 73. 1909.
- BERNSTEIN, A. (1): Über die Beziehungen zwischen Contraction und Starre der Muskeln. Untersuch. a. d. physiol. Inst. Halle, 2. Heft. 1890.
- (2): Die Energie der Muskeln als Oberflächenenergie. PFLÜGERS Arch. 85. 1901.
- (3): Zur Theorie der Muskelcontraction. Ebenda 109. 1905.
- (4): Contractionstheorien. Ebenda 128. 1909.
- (5): Kritisches und Experimentelles zur Theorie der Muskelcontraction. Ebenda 162. 1916.
- BIEDERMANN, W.: (1) Über Wesen und Bedeutung der Protoplasmalipide. PFLÜGERS Arch. 202. 1924.
- (2) Zur Lehre vom Bau der quergestr. Muskelfaser. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. 74, III. Abt. 1876.
- BOTTAZZI, F. (1): Über die Wirkung des Veratrins und anderer Stoffe auf die quergestreifte, atriale und glatte Muskulatur. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1901.
- (2): Recherches sur la constitution physique et les propriétés chimico-physiques de suc des muscles lisses et striés. Arch. internat. de Physiol. XII 1912.
- und QUAGLIARIELLO: Proprieta chimiche e chimichofisiche del succo di muscoli striati e lisci I—III. Atti d. Reale Accad. dei Lincei 21 u. 22, 2 Sem. 1912.
- CAJAL, RAMON Y (1): Observations sur le texture des fibres musculaires des pattes etc. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. V. 1888.
- (2): Coloration par la methode de Golgi etc. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie VII. 1890.
- (3): Colorazion de la fibre muscul. etc. Trav. Labor. Invest. Biol. Univ. Madrid. 1905.
- DANILEWSKY, A. Z. (1): Myosin und seine Darstellung, Eigenschaften usw. Zeitschr. f. physiol. Chem. V, 1881 und VII, 1882.
- (2): Physiologische Schriften I. 1888. Charkow.
- V. EBNER, V. (1): Über den feineren Bau der Herzmuskelfasern I, II. Sitzber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. III. Abt. 129. 1920.
- (2): Über den feineren Bau der Flügelmuskelfasern der Insekten. Ebenda 127. 1918.
- EMBDEN, G.: Chemismus der Muskelcontraction und Chemie der Muskulatur. Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. VIII, 1. 1925.
- ENGELMANN, TH. W.: Beobachtungen und Versuche am suspendierten Herzen. PFLÜGERS Arch. 56. 1894.
- ERLANDSEN, A.: Unters. über d. lecithinartigen Substanzen des Myocardiums u. d. quergestr. Muskeln. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 51, 1907).
- FRÖHLICH, A. und MEYER, H. H.: Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 87. 1920.
- FÜRTH, O.: Die Kolloidchemie der Muskeln und ihre Beziehungen zu den Problemen der Contraction und Starre. Ergebn. d. Physiol. ASHER-SPIRO XVII. Jahrg.

- VAN GEHUCHTEN, A.: Etude sur la structure intime de la cellule musculaire striée. La Cellule II. 1886.
- GELLHORN, E. und ABDERHALDEN (1): Beiträge zur allgemeinen Zellphysiologie I. Studien über die Quellbarkeit von Muskeln und ihre Permeabilität. PFLÜGERS Arch. 196. 1922.
- — (2): II. Weitere Studien über die Quellbarkeit usw. Ebenda 200. 1923.
- — (3): III. Zur Kenntnis der osmotischen und kolloiden Eigenschaften der quergestreiften und glatten Muskeln. Ebenda 208. 1925.
- GÖTHLIN, G. F.: Die doppelbrechenden Eigenschaften des Nervengewebes usw. K. Svenska Vetenskapsakademiens Handling. 51. 1913.
- GUTHERZ, S.: Zur Histologie der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikroskop. Anat. 75. 1916.
- HANSTEEN-CRANNER, B.: Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. Meldinger fra Norges Landbrukshoiskole 1922.
- HÄRTL, D.: Über den Einfluß von Wasser und anisotropen NaCl-Lösungen auf die Grundfunktionen der quergestreiften Muskeln. Arch. f. (Anat.) u. Physiol. 1904.
- HEIDENHAIN, M.: Plasma und Zelle II. Handb. d. Anat. von BARDELEBEN. Jena, G. Fischer 1911.
- HERMANN, L.: Handb. d. Physiol. I. 1879.
- HILL u. GASSER: Proc. of the Roy. Soc. of London B. 96. 1924.
- HOFMEISTER, F.: Zur Lehre von der Wirkung der Salze VI. Die Beteiligung gelöster Stoffe an Quellvorgängen. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 28. 1891.
- HOLMGREN, E. (1): Über die Sarcoplasmakörner quergestreifter Muskelfasern. Anat. Anz. 31. 1907.
- (2): Studien über die stofflichen Veränderungen quergestreifter Muskelfasern. Skandinav. Arch. f. Physiol. 21.
- (3): Untersuchungen über die morphologisch nachweisbaren stofflichen Umsetzungen quergestreifter Muskelfasern. Arch. f. mikroskop. Anat. 75. 1910.
- (4): Die Trophospongien der quergestreiften Muskeln. Ebenda 71. 1908.
- (5): Weitere Untersuchungen über die morphologisch nachweisbaren Veränderungen der Muskelfasern. K. Svenska vetenskaps. akad. handl. 49, Nr. 2. 1912.
- HÜRTHLE, K. (1): Über die Struktur des quergestreiften Muskels im ruhenden und tätigen Zustand und über seinen Aggregatzustand. Biol. Zentralbl. 27. 1907.
- (2): Dasselbe ausführlich. PFLÜGERS Arch. 126. 1909.
- (3): Über d. Struktur der Herzmuskelfasern. PFLÜGERS Arch. 194. 1922.
- JANISCH, E. (1): Zum Bau der quergestreiften und glatten Muskelsäulchen nach Untersuchungen an *Bombus terrestris* und *Helix pomatia*. Anat. Anz. 57. 1924.
- (2): Die quergestreifte Muskelzelle der Flügelmuskeln von *Bombus terrestris*. ARTHUR MEYER, Analyse der Zelle II. Jena: G. Fischer 1921.
- JENSEN, P. (1): Über den Aggregatzustand des Muskels und der lebenden Substanz überhaupt. PFLÜGERS Arch. 80. 1900.
- (2): In Sachen des Aggregatzustandes der lebenden Substanzen. Ebenda 83. 1901.
- (3): Allgemeine Physiologie der Bewegung. Handwörterb. d. Naturwiss. I. 1912.

- JENSEN, P. und FISCHER, H. W. (4): Der Zustand des Wassers in der überlebenden und abgetöteten Muskelsubstanz. *Zeitschr. f. allg. Physiol.* XI. 1910.
- ILJIN, M. D.: Organisierte Eiweißstoffe der Muskelfasern. Diss. Petersburg 1900.
- KAHN, R. H. (1): Beiträge zur Lehre vom Muskeltonus I. Über den Zustand der Muskeln der Vorderbeine des Frosches während der Umklammerung. *PFLÜGERS Arch.* 177. 1919.
- (2): II. Ebenda 192. 1921.
- KNOCHE, V.: Über die Struktur der sogenannten interstitiellen Körner der Flügelmuskeln der Insekten. *Anat. Anz.* 34. 1909.
- v. KÖLLIKER, A. (1): Über die quergestreiften Muskelfasern. *Sitzber. d. Würzburger Physik. Med. Ges.* 1888.
- (2): Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* XVII. 1888.
- KOLTZOFF, N. K.: *Arch. f. Protistenkunde* VII. 1911.
- LULLIES, H.: Über den Umklammerungsreflex des brünstigen Froschmännchens und seine Bedeutung für die Tonusfrage. *PFLÜGERS Arch.* 201. 1923.
- MARCUS, H. (1): Über die Struktur und Entwicklung quergestreifter Muskelfasern, besonders der Flügelmuskeln der Libellen. *Anat. Anz.* 52. 1920.
- (2): Über den feineren Bau quergestreifter Muskeln. *Arch. f. Zellforschung* XV. 1921.
- (3): Weitere Untersuchungen über den Bau quergestreifter Muskeln. *Anat. Anz.* 55. 1922.
- (4): Über die Struktur der Muskelsälchen. Ebenda 45. 1914.
- (5): Neue Beobachtungen an Insektenmuskeln. *Zeitschr. f. Zellen- u. Gewebelehre* I. 1924; Abt. B der *Zeitschr. f. wiss. Biol.*
- (6): Über den feineren Bau des menschlichen Herzmuskels I. Ebenda II. 1925.
- MÆIGS, EDW. B. (1): Water rigor in frogs muscle. *Journ. of Physiol.* 39. 1909.
- (2): The effects of distilled water and various solutions on the weight and length of striated muscle. *Americ. Journ. of Physiol.* 26. 1910.
- (3): Contributions to the general Physiol. of smooth and striated muscle. *Journ. of exp. Zoology* XIII. 1912.
- (4): The structure of smooth muscle and its response to distilled water and hypotonic salt solutions. *Quarterly Journ. of exp. Physiol.* V. 1912.
- (5): Ob die Fibrillen der quergestreiften Muskeln ihr Volum während der Contraction ändern. *HÜRTHLES Ergebnisse und ihre Auslegung.* *PFLÜGERS Arch.* 158. 1914.
- und ARWOOD, W. G. (6): Die Reaktion des quergestreiften Muskels gegen KCl-Lösungen. *Americ. Journ. of Physiol.* 40. 1916.
- (7): The structure of the element of crossstriated muscle and the changes of form, which is undergoes during contraction. *Zeitschr. f. allg. Physiol.* VIII. 1908.
- MEYERHOF, O. (1): Über einige Probleme der Muskelphysiologie. *Naturwiss.* XII. 1924.
- (2): Atmung und Anaerobiose des Muskels; Theorie der Muskelarbeit. *Handb. d. norm. u. pathol. Physiol.* VIII, 1. 1925.
- NEUSCHLOSZ, S. M.: Untersuchungen über die Wirkung von Neutralsalzen auf den tonischen Anteil der Muskelzuckung. *PFLÜGERS Arch.* 196. 1922.

- NOEL, R.: A propos des cellules dites „interstitielles“ decrites par *Thulin* dans certains muscles. Bull. d'Histol. appliquée à la Physiol. et Pathol. III. 1926.
- NOLL, A.: Mikroskop. Nachweis der Protoplasmalipide insbesondere des Muskelgewebes. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1913.
- OVERTON, E.: Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie III. Studien über die Wirkung der Alkali- und Erdalkalisalze auf Muskeln und Nerven. PFLÜGERS Arch. 105, 1904 und 102. 1902.
- PRENANT, E.: A propos des disques N de la substance musculaire striée. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 58 u. 59. 1904—05.
- PRZIBRAM, H.: Versuche zur chemischen Charakterisierung einiger Tierklassen auf Grund ihres Muskelplasmas. HOFMEISTERS Beitr. II. 1902.
- QUAGLIARIELLO, G. (1): Recherches chimiques et physico-chimiques sur les muscles et sur le suc musculaire, Note IV. Le suc des muscles d'*Octopus*. Arch. Internat. de Physiol. XVI. 1921.
- (2): Note VII. Les graisses, la cholesterine et les lipoides du suc des muscles de chien. Ebenda.
- RENANT, J.: Sur les disques accessoires de la zone des disques minces. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 58 u. 59. 1904—05.
- RETZIUS, G. (1): Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfaser. Biol. Untersuch. 1881.
- (2): Muskelfibrille und Sarcoplasma. Ebenda N. F. I. 1888.
- ROLLETT, A. (1): Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskeln I und II. Denkschr. d. Mathem.-naturw. Kl. d. Akad. d. Wiss. in Wien, XLIX u. LI. 1885.
- (2): Beiträge zur Physiologie der Muskeln. Ebenda LIII. 1887.
- (3): Über den Streifen N, das Sarcoplasma usw. Arch. f. mikroskop. Anat. 37. 1891.
- ROSKIN, G. (1): Sur la structure de certains éléments contractiles de la cellule. Arch. russes d'anat., d'histol. et d'embryol. II. 1918.
- (2): Die Cytologie der Contraction der glatten Muskelzellen. Arch. f. Zellforschung 17. 1923.
- RUBNER, M.: Über die Wasserbindung in Kolloiden mit besonderer Berücksichtigung des quergestreiften Muskels. Abh. d. preuß. Akad. d. Wiss., Physikal.-Mathem. Kl. 1922.
- RUBOW, V.: Über d. Lecithingehalt des Herzens und der Nieren. Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. 52. 1905.
- RUNNSTRÖM, J.: Eine lipoider Oberflächenschicht bei dem Seeigeli. Acta zool. IV. 1923.
- SCHAFFER, J.: Lehrb. d. Histol. 1922.
- SCHMIDT, J. W.: Über den optischen Nachweis von Lipoiden in den Wimperplättchen der *Ctenophoren*. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere; Abt. A der Zeitschr. f. wiss. Biol. IV. 1925.
- STRÜBEL, H. (1): Mikroskopisch wahrnehmbare Veränderungen der Querstreifung des Muskels nach Versuchen an Frosch- und Insektenmuskeln. PFLÜGERS Arch. 180. 1920.
- (2): Die Ursache der Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfaser. Ebenda 201. 1923.
- (3): Ultramikroskopische Beobachtungen an Muskel- und Geißelzellen. Ebenda 151. 1913.
- THULIN, IVAR (1): Morphologische Studien über die Frage nach der Ernährung der Muskelfasern. Skandinav. Arch. f. Physiol. 22. 1909.
- (2): Studien über den Zusammenhang granulärer interstitieller Zellen mit den Muskelfasern. Anat. Anz. 33.

- WAGENER, G. R.: Über die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln. Arch. f. Anat. (u. Physiol.). 1880.
- WEBER, H. H. (1): Das kolloidale Verhalten der Muskeleiweißkörper I und II. Biochem. Zeitschr. 158. 1925.
- (2): Die Lösung der Muskelstarre und die Beziehungen zwischen Quellung und Gerinnung des Muskeleiweißes. PFLÜGERS Arch. 191. 1921.
- (3): Über die Rolle der Milchsäure bei der Bildung und Lösung der Muskelstarre. Ebenda 187. 1921.
- WINTERSTEIN, H.: Über osmotische und kolloidale Eigenschaften des Muskels. Biochem. Zeitschr. 75. 1916.
- WÖHLISCH-EDGAR und SCHRIEVER, H. (1): Die isoelektrischen Punkte der Muskeleiweißkörper. Zeitschr. f. Biol. 83. 1925.
- (2): Zur physikalischen Chemie der Muskeleiweißkörper. Verhandl. d. physikal.-med. Ges. Würzburg 50. 1925.
- (3): Eine kolloidosmotische Hypothese der Muskelkontraktion. (Ebenda.)

# Die Milz.

## Mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes.

Von EMIL V. SKRAMLIK, Freiburg i. B.

Mit 9 Abbildungen.

Bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse ist es schon nicht ganz einfach, in einigermaßen befriedigender Weise über die Tätigkeit der Milz im menschlichen Organismus zu berichten. Noch viel schwieriger ist es, unter den gegebenen Bedingungen eine *vergleichende Physiologie* der Milz zu schreiben, in der auseinandergesetzt werden soll, wie dieses Organ bei den *verschiedenen Arten* arbeitet. Wissen wir nämlich schon von der Funktion der Milz im besonderen nicht sehr viel, so ist uns noch viel weniger von dem bekannt, was für die vergleichende Forschung von Bedeutung ist. Der vorliegende Aufsatz ist daher notgedrungen in dem von dem Untertitel der Überschrift verlangten Sinne ein *Stückwerk*. Er ist keine zusammenfassende Darstellung, vielmehr nur eine Sichtung des bisher vorliegenden Materials, die hauptsächlich auf die vielen vorhandenen Mängel hinweist und so eine Art Arbeitsprogramm darstellt.

### I. Anatomie der Milz.

Die Milz kommt nur beim *Menschen* und bei den *Wirbeltieren* vor und auch bei diesen nicht ausnahmslos. Man trifft sie zuerst bei den *Plagiostomen* (GEGENBAUR). Die Cyclostomen besitzen sie noch nicht, ebensowenig *Amphioxus lanceolatus* L.

*Größe* und *Form* der Milz sind nicht nur bei den *verschiedenen Arten*, sondern, wie noch ausführlich besprochen werden muß, auch bei dem *gleichen Individuum* außerordentlich wechselnd. Das *Gewicht* des Organs hängt in erster Linie von seinem *Blutgehalt* ab. Deswegen ist es mißlich, Angaben über diese Größe bei verschiedenen Tierarten zu machen; die gefundenen Werte können ja nur dann zum Vergleich herangezogen werden, wenn das Organ stets in gleicher Weise vorbehandelt wurde. Meines Wissens fehlen außer einigen mehr zufällig gewonnenen Zahlen vergleichende Gewichtsbestimmungen der Milz, die unter strengen Versuchsbedingungen angestellt wurden, bei den verschiedenen Tierarten völlig. Bei gesunden erwachsenen Menschen wird von NEUGARTEN das Gewicht der Milz im Mittel zu 113 g angegeben. Beim



Menschen soll es bis zum 35. Lebensjahr ständig zu-, dann allmählich abnehmen (PEARL und LATIMER BOCON).

Von den Säugetieren besitzen die Fleischfresser im allgemeinen eine *größere* Milz als die Pflanzenfresser (MAGNAN). Interessant sind die Angaben von GUEYLARD (1, 2) über den Wechsel in der Größe der Milz beim Stichling (*Gasterosteus leirurus*) und Aal beim Übergang von Süß- in Salzwasser. Unter diesen Bedingungen soll das Milzgewicht innerhalb 24 Stunden auf etwa die Hälfte abnehmen. GUEYLARD bemerkt auch, daß in völliger Übereinstimmung mit diesem Befunde das Milzgewicht bei den in Salzwasser lebenden Fischen erheblich geringer ist, als bei den Süßwasserbewohnern<sup>1)</sup>.

Die *Form* der Milz ist natürlich stark wechselnd. Man kann aber trotzdem im wesentlichen *zwei Haupttypen* aufstellen: den eines mehr *bohnenförmigen* und den eines *langgestreckten* Gebildes. Die erste Form findet sich beim *Menschen*, unter den Säugetieren beim Hammel und Schaf, ferner bei manchen Vögeln, vielen Reptilien und Amphibien. Die zweite ist bei den meisten Säugetieren (Hund, Katze, Kaninchen, Meerschweinchen), sowie den Teleostiern und Plagiostomen anzutreffen. Bei manchen Vögeln, hauptsächlich der Taube, ändert sich die Form der Milz mit der *Jahreszeit*. Im Herbst und Winter ist das Organ klein und bohnenförmig, im Frühjahr wird es länglich, wurstartig, und behält diese Form den ganzen Sommer hindurch bei<sup>2)</sup>.

Der Form des Organs entspricht im allgemeinen auch die *Anordnung der Gefäße* im Hilus. Bei den bohnenförmigen Milzen ist die Arteria lienalis vor ihrem Eintritt in das Organ nur wenig verzweigt, während sie sich ganz erheblich aufspaltet, wenn der Hilus *langgestreckt* ist, wie dies bei den länglichen Formen der Fall ist. Meist ist dann das Organ nicht durch *eine* Arterie, die Arteria lienalis propria, allein versorgt, sondern es kommen auch noch Gefäßzweige vom Magen her, mit dem die Milz durch Ligamente in Verbindung steht.

Als Repräsentanten für die beiden Typen von Gefäßversorgung sind bei Säugetieren die *Hammel- und Hundemilz*<sup>3)</sup> anzusehen. Bei der ersteren tritt nur *eine* Arterie an dem einen Pol in das Organ ein, bei dem letzteren splittern sich die beiden Arterien, die Arteria lienalis propria und gastrolienalis, in zahlreiche Zweige — etwa 20—30 an Zahl — auf, die nebeneinander in dem langgestreckten Hilus in die Milz eindringen (siehe Abb. 1).

Nach den geltenden anatomischen Vorstellungen ist die Milz ihrem Baue nach den *Lymphknoten* verwandt. Doch spielt in ihr das *Blut-*

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu auch die Angaben von MIESCHER, S. 525 dieses Aufsatzes.

<sup>2)</sup> Siehe KRAUSE, R.: Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere 2. 313. 1922.

<sup>3)</sup> Vergleiche v. SKRAMLIK, E.: Die künstliche Durchströmung der Milz. Aus ABDERHALDENS Handb. d. biol. Arbeitsmethoden. 1926.

*gefäßsystem* die Hauptrolle, während die lymphoiden Anteile stark zurücktreten. Die Milz ist von einer derben fibrösen Kapsel überzogen, die vorwiegend aus elastischen Elementen besteht. Von dieser Kapsel gehen Balken von weißlicher Färbung ab, die Trabekel, welche unter mannigfacher Verästelung das ganze Organ durchsetzen. Mittels dieser Balken stehen die beiden Begrenzungsflächen der Milz miteinander in Verbindung. Es war eine langumstrittene Frage, ob sich in der Kapsel und dem faserig-trabekulären Gerüst der Milz *Muskelfasern* finden. Wir wissen heute mit Sicherheit, daß sie beim *Menschen* nur in geringer

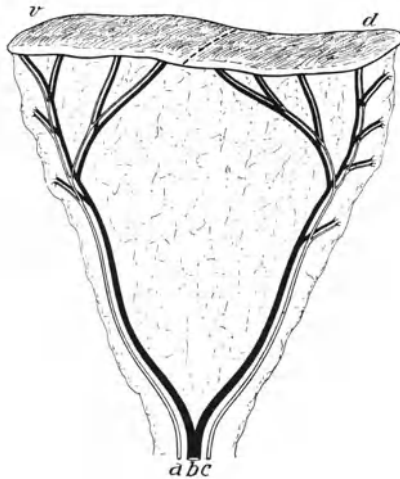


Abb. 1. Hundemilz mit dem am Hilus angehefteten Netz in etwa  $\frac{1}{4}$  der natürlichen Größe. *V, d* bedeuten ventralen und dorsalen Milzanteil. *a* ist die Arteria lienalis, *b* die Vena lienalis, *c* die Arteria gastrolienalis, *d* die Vena lienalis kurz vor ihrer Einmündung in die Vena portae. Man beachte die Abgabe von Gefäßen sowie die Aufspaltung im Hilus. Die Gefäßgebiete der Arteria lienalis und gastrolienalis sind entsprechend der gestrichelten Linie völlig voneinander getrennt. (Aus Pflügers Archiv, 194.)

Menge anzutreffen sind. Bei allen *Säugetieren*, *Vögeln* und *Reptilien* kommen sie *reichlich* vor, bei *Amphibien*, *Teleostiern* und *Plagiostomen* *fehlen* sie völlig.

Von besonderer Bedeutung für das Verständnis der Funktion der Milz ist das Verhalten des Blutgefäßsystems (siehe Abb. 2). Die Arterien treten gemeinsam mit den Lymphgefäßen und zahlreichen Nerven im Hilus ein und verästeln sich baumartig in den Trabekeln. Bei den meisten Tieren, vor allem bei den *Teleostiern* weisen sie hier eine *eigene muskulöse Wandung* auf. Bei ihrer weiteren Aufteilung wird die Wand immer dünner und lockert sich zu einem Reticulum auf, dessen Maschen reichlich von Lymphocyten durchsetzt sind. So entstehen

die *Malpighischen Körperchen*, umschriebene, wie Kugeln oder Spindeln geformte Ansammlungen adenoiden Gewebes an den Gefäßen, das auch als weiße Pulpa angesprochen wird.

Die Arterien zersplittern sich und zerfallen pinselartig. Jede *Pin-selarterie* ist von einer Hülle aus längsverlaufenden Fasern umgeben. Diese Hülsenarterien sind ganz kurz und gehen bald in die arteriellen Kapillaren über.

Über das weitere Verhalten der Blutgefäße sind die Ansichten noch immer sehr geteilt. Nach der von BILLROTH begründeten Anschauung

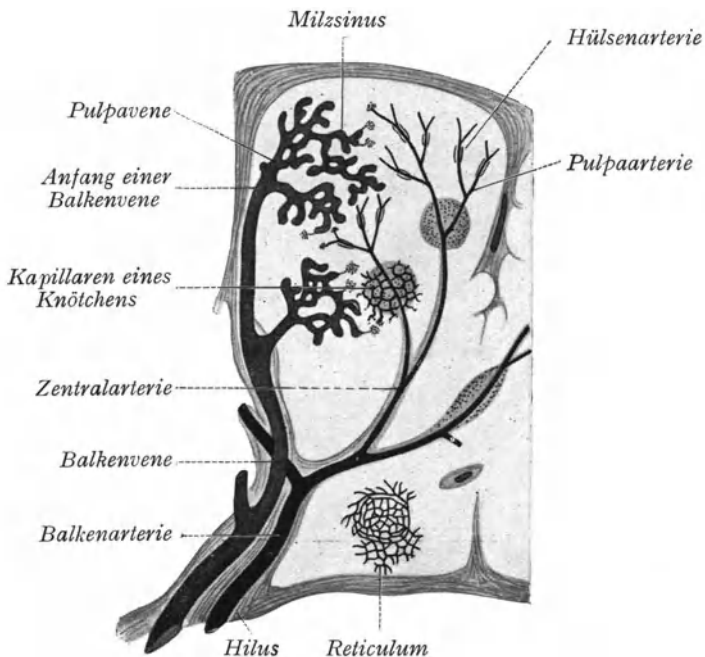


Abb. 2. Schema des Kreislaufes in der menschlichen Milz.

soll die *Blutbahn geschlossen* sein<sup>1)</sup>. Die arteriellen Capillaren münden direkt in das Netz der *capillaren Milzvenen* ein, jenes dichtmaschige Netzwerk, für das auch die Ausdrücke Ampullen und Milzsinus benützt werden. Aus den *capillaren Milzvenen* gehen allmählich die *Trabekelvenen* hervor, die sich zuletzt in dem großen Gefäße sammeln, das die Milz am Hilus verläßt.

<sup>1)</sup> Vergleiche besonders HELLY, K.: Die Blutbahnen der Milz und deren funktionelle Bedeutungen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsmech. 61, 245. 1903.

Von anderen Autoren (STIEDA und W. MÜLLER) wurde das Vorhandensein eines *intermediären Kreislaufes* in der Milz behauptet, der dadurch zustande kommt, daß sich die arterielle Bahn in die rote Pulpa öffnet, jene rotbraun gefärbte, zerfließliche Masse, welche die Räume zwischen dem Trabekularsystem und den Milzknötchen ausfüllt. Nach MOLLIER besitzen die kapillaren Milzvenen nur eine reticulär gebaute Wand ohne Grundhäutchen, so daß das Blut aus den arteriellen Kapillaren durch die Lücken dieses Reticulums in die Pulpa gelangen kann.

Die Annahme eines gegen die *Pulpa offenen Kreislaufs* stützt sich hauptsächlich auf die Erfahrungen bei Injektion der Milz mit Farbstofflösungen oder Aufschwemmungen. Bei Einführung des Injektionsmaterials von der Arterie aus erzielt man nämlich meistens einen Übertritt des Farbstoffes in die Pulpa und danach erst eine Füllung der Venen. Auch ist es bisher nicht recht gelungen, die Arterien direkt von der Vene her zu injizieren.

Es ist fraglich, ob man diesen Injektionsversuchen überhaupt eine große Beweiskraft zusprechen kann. Die Zusammenziehung der kleinen Arterien, die mit dem Tode eintritt, bietet nämlich dem Durchgang der Flüssigkeit einen großen Widerstand dar. Man ist genötigt, den Injektionsdruck erheblich zu steigern, ein Verfahren, das leicht zu einer Extravasatbildung führen kann, wodurch eine Füllung der Pulpa mit Blut unter normalen Verhältnissen auch vorgetäuscht werden mag.

Gegen eine *direkte Verbindung* von Arterien- und Venencapillaren sprechen aber alle Erfahrungen beim Befreien des Organs von dem in ihm enthaltenen Blut mittels einer nicht gerinnenden Durchströmungsflüssigkeit. Während man z. B. die *Leber* (v. SKRAMLIK [1]) mit Leichtigkeit und vollkommen von ihrem Blutgehalt durch Einbringen von Ringelösung in die Arterie befreien kann, ist dies bei der *Milz* (v. SKRAMLIK [2]) nahezu unmöglich. Es schnüren sich offenbar gewisse Gefäßgebiete ab, so daß die Durchströmungsflüssigkeit nicht in sie hineingelangen kann. An diesen Stellen verbleibt dann Blut, das nur ganz allmählich, aber durchaus nicht völlig an die betreffende Flüssigkeit abgegeben wird. Auch gelangt man nur ganz unvollkommen an sein Ziel, wenn man durch Kompression der Milzvene eine Stauung im Organ hervorruft.

Es ist nicht beabsichtigt, im Rahmen dieser Besprechung auf die zahlreichen anderen Einwände gegen den intermediären Kreislauf in der Milz einzugehen, die in dem Aufsatz von SEEMANN ausführlich gewürdigt sind. Hier soll nur noch darauf hingewiesen sein, daß es nicht angeht, aus dem Auffinden von roten Blutkörperchen in den Pulpamaschen auf eine *offene* Blutbahn zu schließen. Seit wir nämlich die Möglichkeit der *Diapedese* an den roten Blutkörperchen

kennen, ist die Annahme wandungsloser Blutbahnen nicht mehr notwendig<sup>1)</sup>.

Verschiedene Beobachter (KULTSCHITZKY, MALL, WEIDENREICH u. a.) haben einen vermittelnden Standpunkt zwischen diesen beiden Ansichten eingenommen. Neben dem direkten Übergang der Arterienenden in die Milzsinus wird noch ein intermediärer Kreislauf angenommen. Sowohl die Arterienenden als auch die Milzsinus sollen sich zum Teil gegen die Pulpa zu öffnen.

In neuester Zeit hat NEUBERT auf Grund von Milzdurchspülungen und mit Hilfe von elektiven Färbungen in der Milzpulpa sogenannte



Abb. 3. Katzenmilz. Vergrößerung 450fach. Ende der arteriellen Bahn. (Nach NEUBERT.)  
1. Capillarröhre, 2. trichterförmige Arterien-capillare, 3. deren Mündung.

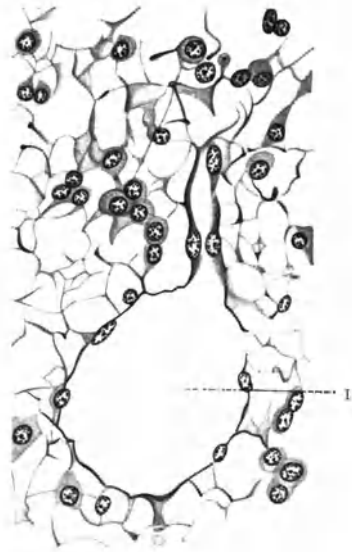


Abb. 4. Katzenmilz. Vergrößerung 450fach. Anfang der venösen Bahn. (Nach NEUBERT.) Man beachte den Venensinus (1) mit seinem Übergang in die Pulpa (in der Zeichnung nach oben abgehend).

*capillare Endpinselchen*, d. h. aus Endarterien herstammende Capillaren nachgewiesen, die trichterförmig in das reticuläre Gewebe münden (siehe Abb. 3). Auch gelang es ihm, die *capillaren Wurzeln* der venösen Sinus aufzudecken (siehe Abb. 4), welche gewissermaßen Ausbuchtungen

<sup>1)</sup> Vergleiche hier auch THOMA, R.: Der normale Blutstrom und die venöse Stauung der Milz. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. 249, 100, 1924, der neuerdings den Standpunkt vertritt, daß die roten Blutzellen durch zahlreiche Lücken, welche die kleinen Milzvenen haben, in die Pulpa hineingelangen und von dort in die Venen wieder zurückkehren.

der Sinuswandungen sind. Durch diese Untersuchungen ist wohl die Zwischenschaltung reticulären Parenchyms in das capillare Röhrensystem der Milz als nachgewiesen zu betrachten. Von einem direkten Übergang der Arterien-capillaren in die Venensinus kann also offenbar keine Rede sein.

Beim Vergleich des großen Untersuchungsmaterials (Milzen von Menschen, Hund, Katze, Pferd, Rind, Schaf und Schwein) konnten *zwei Typen* in der Milzgefäßanordnung vorgefunden werden.

Der *eine* findet sich beim Pferd, Rind, Schaf und Schwein, bei denen das Milzreticulum stark ausgedehnt ist und sich die Endcapillaren frei in die Maschenräume der Pulpa öffnen. Die Venencapillaren sind in geringer Zahl vorhanden und gehen niemals Anastomosen miteinander ein.

Den *zweiten* Typus stellt am besten die Milz des Hundes dar; hierher gehört aber auch die des Menschen, des Affen und der Nagetiere. Bei diesen Arten ist das *Pulpareticulum stark reduziert*, die *capillaren Venennetze* sind dagegen *mächtig entwickelt*. Der wichtigste Unterschied ist aber darin gegeben, daß sich die Endcapillaren nicht in die Pulpa *öffnen*, sondern keulenförmig, mit einer vom Endothelnetz gebildeten und daher durchbrochenen Wand endigen. Beim Kreislauf des Blutes in der Milz scheinen auch die SCHWEIGGER-SEIDEL'Schen Hülsen eine Rolle zu spielen, die im Falle einer venösen Stauung ein Zurückströmen des Blutes aus dem arteriellen Endkolben verhindern.

Auf Grund der sorgfältigen Untersuchungen von NEUBERT kann man nunmehr daran festhalten, daß der Kreislauf der Milz ein *offener* ist. Ob er wirklich gänzlich offen ist, d. h. ob nicht auch eine direkte Verbindung zwischen Arterien- und Venencapillaren besteht, bleibt vorerst dahingestellt. Jedenfalls erscheint die Vorstellung als eine viel zu rohe, die die Milz mit einem *Schwamme* vergleicht, der nur durch die Milzkapsel abgedichtet ist.

Die *Pulpastränge* sind ein Reticulum aus Fasern mit eingelagerten Zellen. Unter diesen finden sich Leucocyten verschiedenster Form, ferner Erythrocyten und deren Untergangsformen. Häufig trifft man auch freie Pigmentschollen an. Die zahlreichen *Nerven* der Milz treten im Hilus vorwiegend als marklose Stränge ein. Sie dienen hauptsächlich zur Versorgung der Muskelfasern in den Trabekeln und Gefäßen und bilden hier Endflechte. Feinste Nervenfäserchen treten aber auch in die Pulpa selbst ein; sie formen dort Plexus, die wahrscheinlich für die Wandungen der Capillaren bestimmt sind. Die Milz enthält keine Ganglienzellen (VAN RIJNBEEK).

## II. Die chemische Zusammensetzung der Milz.

Die Untersuchung der chemischen Zusammensetzung der Milz stößt auf gewisse Schwierigkeiten, da man die Milzpulpa niemals gänzlich

von Blut befreien kann. So wird stets ein Gemenge von Blut- und Milzbestandteilen der chemischen Analyse unterworfen.

In den Analysen von MAGNUS-LEVY enthielt die *Menschenmilz* 78,5 vH Wasser und 21,5 vH Trockensubstanz. In hundert Teilen des frischen Organs fanden sich 2,77 Teile Fett und 2,79 Teile Stickstoff<sup>1)</sup>.

Systematische Untersuchungen über die Zusammensetzung der *Hundemilz* stellte CORPER an. Der Wassergehalt des Organs betrug durchschnittlich 75—77 vH; im trockenen Rückstand waren 12—15 vH ätherlösliche Substanzen enthalten. 1,5 vH des Gesamttrockengewichtes bestand aus Cholesterin, 6—7 vH aus Lecithin. An wasserlöslichem Phosphor fand sich 0,3—0,5 vH, Purine waren im Organ keine enthalten. Der wasserlösliche Teil des Milzgewebes enthielt 0,3—1,0 vH Eisen, 0,5—0,6 vH Schwefel, 0,2—0,4 vH Purinstickstoff, wobei die angegebenen Zahlen auf Trockensubstanz berechnet sind. Der Gehalt an Gesamtstickstoff betrug 11,13 vH.

Die Eiweißkörper der Milz sind vorerst nicht näher bekannt. Als ein wahrer Milzbestandteil ist ein von LEVENE und MANDEL isoliertes *Nucleoprotein* anzusehen, das bei seiner Hydrolyse reichlich Glutaminsäure liefert. Als spezifisch für das Gewebe der Milz werden ferner schon seit langem gewisse *eisenhaltige Albuminate* betrachtet und eine Proteinsubstanz, die in der Hitze nicht gerinnt und beim Veraschen viel Phosphorsäure und Eisenoxyd gibt. Diese Substanz dürfte mit den Nucleoproteiden identisch sein, welche SATO und CAPEZZUOLI aus Milzgewebe isoliert haben. Ferner wurden in der Milz u. a. Phosphatide, Cholesterin, Glykogen, Harnsäure und Purinbasen gefunden. Aus der Milz von Mensch und Rind hat BUROW drei Phosphatide isoliert, die Eisen in organischer Bindung enthalten sollen.

In der Milz finden sich auch mehrere *Enzyme*. Besonders interessant ist, daß dieses Organ nicht bei allen Tierarten die gleichen Fermente beherbergt. Eigenartig ist die *Xanthin-Oxydase*<sup>2)</sup>, die bei mehreren Tieren, nicht aber beim Menschen gefunden wurde und imstande ist, Hypoxanthin und Xanthin in Harnsäure überzuführen. Ferner sind hier die *Guanase* und *Adenase* anzuführen; das erste wandelt das Guanin in Xanthin, das letzte das Adenin in Hypoxanthin um. Die Guanase

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu: DEMIANOWSKY, S.: Über die stickstoffhaltigen Extraktivstoffe der Milz. HOPPE-SEYLER'S Zeitschr. f. physiol. Chem. 132, 109, 1924; HAGIHARA, I.: Über die Extraktivstoffe der Rindermilz. Ebenda 136, 232. 1924.

<sup>2)</sup> Vergleiche hauptsächlich JONES, W. und PRIDGEMAN, C. L.: Über die Guanase. HOPPE-SEYLER'S Zeitschr. f. physiol. Chem. 42, 343. 1904. BURIAN, R.: Über die oxydative und die vermeintliche synthetische Bildung von Harnsäure im Rinderleberauszug. Ebenda 43, 497. 1905. — SCHITTENHELM, A.: Über die Fermente des Nucleinstoffwechsels. Ebenda 43, 228. 1904. — JONES, W.: Über das Vorkommen der Guanase in der Rindermilz und ihr Fehlen in der Milz des Schweines. Ebenda 45, 84. 1905.

kommt in der Milz von Rind und Pferd vor. HEDIN und ROWLAND wiesen zwei proteolytische Fermente (*Lienasen*) nach, von denen das eine, die  $\alpha$ -Lienase, vorwiegend in alkalischer Lösung, die  $\beta$ -Lienase nur in saurer Lösung wirksam ist. Die Schweinemilz enthält nach TANAKA noch folgende Fermente: Diastase<sup>1)</sup>, Invertin, Lipase, Urease, Trypsin und ein erepsinverwandtes Enzym. Auf Grund dieser Befunde kann man sagen, daß in der Milz alle Fermente enthalten sind, die unsere Hauptnahrungsstoffe, Eiweiß<sup>2)</sup>, Fette und Kohlehydrate aufzuspalten vermögen.

Als ein sehr merkwürdiger Bestandteil der Milz sind die eisenreichen Ablagerungen anzusehen, welche zuerst von NASSE studiert wurden und aus einer Umwandlung der roten Blutkörperchen hervorgehen sollen. Diese Ablagerungen finden sich nicht in gleicher Menge in der Milz aller Tiere: sie sind vorwiegend in der Milz von Pferden vertreten. Die organische Substanz dieser Körner bestand hauptsächlich aus Eiweiß (66—80 vH), Nuklein (5 vH), Fett, Cholesterin sowie Lecithin und enthielt je nach dem Gehalt an organischen Substanzen zwischen 16 und 37 vH anorganische Bestandteile. Diese waren vorwiegend  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  und  $\text{P}_2\text{O}_5$ .

Unter den mineralischen Stoffen in der Milz ist der hohe Gehalt an Eisen besonders auffallend. Die Milz gehört zu den eisenreichsten Organen<sup>3)</sup>. Bei *neugeborenen* und *jungen Tieren* ist nach LAPICQUE und v. KRÜGER der Gehalt an Eisen klein, bei *erwachsenen* erheblich größer und bei alten ganz bedeutend. Die Milzzellen von Föten aus der letzten Zeit der Schwangerschaft und von neugeborenen Kälbern sind nach KRÜGER also im Vergleich zu denen erwachsener Tiere sehr arm an Eisen. Nach der Geburt nimmt der Eisengehalt noch weiter ab, hält sich während zweier Monate auf gleicher Höhe und steigt dann wieder an, bei Ochsen allerdings weniger als bei Kühen (siehe Tabelle 1).

Tabelle 1. Milzgehalt an Eisen (Fe) nach v. KRÜGER bei

80—100 cm langen Föten	0,07 vH
1.—10. Lebenswoche . . . . .	0,05 „
Ochsen . . . . .	0,46 „
Kühen . . . . .	2,1—2,4 vH.

In der trockenen Milzpulpa alter Pferde fand NASSE bis an 5 vH Eisen. Beim Menschen ergab sich kein regelmäßiger Zuwachs des Eisengehaltes mit dem Alter (GUILLEMONAT und LAPICQUE). In der frisch entnommenen Menschenmilz fand MAGNUS-LEVY 0,072 vH Eisen.

<sup>1)</sup> Vergleiche auch RUSCA, CARLO: Contributo allo studio degli enzimi splenici. Gazz. med. ital. 63, Nr. 49. 1913.

<sup>2)</sup> Vergleiche CATHCART, E. P.: On the products of digestion of the proteolytic spleen enzyme acting in an alkaline medium. Journ. of physiol. 32, 299. 1905.

<sup>3)</sup> Siehe die Angaben von TOMINAGA (Literatur unter ASHER).



### III. Die Funktion der Milz.

Zur Untersuchung der Tätigkeitsweise der Milz stehen uns verschiedene Verfahren zu Gebote.

1. Die Beobachtung des Organs beim Tiere. Dies kann auf direktem Wege nach Eröffnen der Bauchhöhle erfolgen<sup>1)</sup>. Man kann aber auch so vorgehen, daß man in einer Voroperation an verschiedenen Stellen der Oberfläche des Organs Metallklammern befestigt und deren Verschiebungen später auf dem Röntgensschirm beobachtet. So werden hauptsächlich die Kontraktionen des Organs und damit seine Volumänderungen untersucht.

2. Man vergleicht die Zusammensetzung des Blutes in der *Milzvene* mit der in der *Milzarterie*. Ist auch die Blutströmung im Organ relativ langsam, so wird man greifbare Unterschiede, besonders in der chemischen Zusammensetzung der beiden Blutproben nur nach *tiefgehenderen Eingriffen* erwarten können.

3. Man schaltet das Organ aus. Dies kann durch die bloße *Unterbindung* der *Gefäße* geschehen, wobei das Organ noch an Ort und Stelle belassen wird, oder durch *völlige operative Entfernung*. Auf diese Weise läßt sich die Rolle der Milz für die Beschaffenheit des Blutes und den gesamten Stoffwechsel prüfen.

4. Man transplantiert das Organ bei einem entmilzten Tiere oder führt ihm Milzextrakte ein. Dies gestattet einen Einblick, ob Ausfallserscheinungen, die gegebenenfalls nach der Entmilzung auftreten, wirklich auf diesen Eingriff zurückzuführen sind.

Bevor wir uns den bisher bekannt gewordenen Leistungen der Milz einzeln zuwenden, sei hervorgehoben, daß sie *kein lebenswichtiges Organ* ist. Man kann sie also aus dem Körper entfernen, ohne daß sich irgendwelche auffälligen Folgeerscheinungen ergeben. Bei der genaueren Untersuchung entmilzter Tiere ergaben sich aber doch gewisse Abweichungen im Verhalten des Organismus gegenüber der Norm, aus denen sich wichtige Schlüsse auf die Tätigkeitsweise des Organs ziehen ließen. Nach einem Ausspruch RICHETS (1) kann man die Bedeutung der Milz für den menschlichen und tierischen Körper am besten charakterisieren, wenn man von ihr als von einem Organ spricht, das wohl *nicht notwendig*, zweifellos aber *nützlich* ist.

<sup>1)</sup> Die Volumschwankungen der Milz wurden vorwiegend mit Hilfe von Onkometern untersucht. Vgl. aber auch: BIANCHI, A. et LERI, A.: Contributions aux variations de la rate dans la grossesse étudiées par la phonendoscopie. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 54, 1095. 1902. — FRANCOIS-FRANCK, CH. A.: Études de variations actives du volume de la rate avec les procédés photographiques. Ebenda 55, 1701. 1902.

### 1. Die Volumschwankungen der Milz.

Die Milz vermag sehr rasch ihre Form zu verändern. Vorzugsweise ist dies bei allen denjenigen Arten der Fall, welche *Muskelfasern* in der Kapsel und dem Trabekelsystem des Organs beherbergen. Es ist dann zu verstehen, daß sich die Milz zusammenzieht und auch wieder ausdehnt und so einen Einfluß auf die Verteilung des Blutes ausübt, da sie in den Kreislauf eingeschaltet ist.

#### a) Die Zusammenziehung der Milz und deren Abhängigkeit vom nervösen Einfluß.

Kontraktionen des Organs beobachtete zuerst R. WAGNER bei Hunden; hernach sah sie HENLE an der Leiche eines Hingerichteten, dessen Sektion 35 Minuten nach eingetretenem Tode vorgenommen wurde. 1857 berichtete STINSTRA von den Kontraktionen der Hunde- und Katzenmilz, die er auch durch direkte Reizung der Oberfläche des Organs mittels Induktionsströmen erzielen konnte.

FICK sah bereits als Ursache für die Kontraktilität der Milz die *Muskelfasern* der Kapsel und des Balkengewebes an. Er beobachtete bei einem erwachsenen Widder, wie sich die Milz unter der Wirkung der atmosphärischen Luft langsam zu kontrahieren begann. Diese Feststellung wurde später wiederholt bestätigt. Es handelt sich um Zusammenziehungen, die durch Absterbeerscheinungen im Gesamtorganismus zu erklären sind (SABINSKY).

Die Tatsache, daß die Milz durch ihre Kontraktilität rasch die Form zu ändern vermag, hat besonders in neuerer Zeit die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt. So fanden z. B. BIELING und ISAAK bei Experimenten an Mäusen und Meerschweinchen, daß sich das Volumen der Milz in kürzester Zeit, oft in wenigen Minuten, um mehr als das Drei-, ja sogar das Vierfache verändern kann. Über gleichartige Beobachtungen berichtet auch BARCROFT (1). Plötzliche Volumschwankungen in der Milz sahen ferner HARGIS und MANN bei verschiedenartigen Erregungszuständen, vor allem bei Angst, ferner bei Hunger und nach Darreichung verschiedener Futterstoffe.

Die Volumschwankungen der Milz sind auf nervösen Einfluß zurückzuführen. Sie äußern sich in verschiedener Weise, und zwar als kleine Volumschwankungen, bedingt durch Erscheinungen des Kreislaufs in der Milz, ferner als *grobe Volumänderungen* durch Zusammenziehung des ganzen Organs. Bei genauerer Untersuchung der Milz nach Einschließen in ein *Onkometer* kommen Schwankungen des Organs zum Ausdruck, die mit der systolischen Blutfüllung und diastolischen Entleerung zusammenhängen (SCHÄFER und MOORE, STRASSER und WOLF).

Außer den Blutdruckschwankungen des Milzvolumens bei intakten Nerven sahen SCHÄFER und MOORE sowie STRASSER und WOLF noch

rein passive Schwankungen in Form von größeren Wellen auftreten, welche offenbar den TRAUBE-HERINGSchen Wellen des Blutdrucks entsprechen. Daneben bestanden auch noch nach Nervendurchschneidung und am isolierten, künstlich durchströmten Organ Volumänderungen, die SCHÄFER und MOORE auf Kontraktion bzw. Erschlaffung der kleinsten Arterien beziehen. Ferner hat ROY regelmäßige Volumschwankungen der Milz beobachtet, welche bei Hund und Katze ohne Pausen in regelmäßigen Perioden von etwa einer Minute aufeinander folgen. Er sprach sie als Systole und Diastole der Milz an und erblickte darin einen Hilfsmotor für das Pfortadersystem.

Das größte Interesse haben natürlich die Volumschwankungen des Organs, die durch Zusammenziehungen der Kapsel- und Trabekelmuskeln zustandekommen. Sie erfolgen unter nervösem Einfluß. Man kann sie am Organ im Körper, aber auch am künstlich durchbluteten beobachten (SCHKWARA). SCHIFF (1) machte als erster Versuche an den *Milznerven* und am Ganglion coeliacum bei Katzen und Kaninchen. Er nimmt an, daß die Verkleinerung der Milz in zweierlei Weise zustandekommt: durch Zusammenziehung des Gewebes und der Gefäße. Die Farbenänderung des Organs sei vor allem durch die Kontraktion der Gefäße zu erklären. Auffallend ist die Angabe OEHLS, daß durch Reizung der peripheren Stümpfe der N. vagi am Halse Zusammenziehung der Milz eintritt. Es ist heute nicht mehr zu entscheiden, wie weit bei diesem merkwürdigen Erfolg der Erstickungsgrad der Tiere eine Rolle gespielt hat. Wir wissen aber, daß ein hoher Gehalt des Blutes an CO<sub>2</sub>, auch ohne Nervenreizung Milzkontraktionen bewirkt. Zusammenziehung des Organs durch Reizung der peripheren und centralen Nervenstümpfe (also auf direktem und reflektorischem Wege) hat TARCHANOFF hervorgerufen. Einige dieser Beobachtungen hatte schon 2 Jahre früher MOSLER gemacht.

Systematische Untersuchungen über die Wirkungsweise der Milznerven hat erst BULGAK angestellt. Nach seinen Angaben verlaufen im Ligamentum gastrolinale der Hunde zwei Arten von Nervenfasern, motorische und sensible. Durch Reizung der peripheren motorischen Fasern des N. lienalis, des Splanchnicus major sin. und des Ganglion semilunare sin. kommt es zur Milzkontraktion, die in zwei Etappen vor sich geht. Anfangs erblaßt die ganze Milz oder Teile derselben, doch immer *gleichförmig*, nicht in einzelnen Inseln. Hierzu gesellt sich allmählich das Kleinkörnigwerden der Milzoberfläche. Die scharfen Kanten der Milz werden bleich und stumpf. Bei Reizung des peripheren Stumpfes des *Vagus zieht* sich die Milz niemals zusammen; bei Erregung des centralen kommt es dagegen nach BULGAK zur Kontraktion auf *reflektorischem Wege*. Vorzugsweise interessant ist BULGAKS Angabe, daß der *Vagus ohne jede Wirkung* auf die Milz ist. BULGAKS Befunde wurden durch spätere Untersucher ausnahmslos bestätigt: durch ROY,

hauptsächlich aber durch SCHÄFER und MOORE. Auch MAGNUS und SCHÄFER konnten bei Hund, Katze, Meerschweinchen und Affen, die in Äthernarkose gehalten wurden, *keinen Effekt des Vagus* auf die Milz feststellen. Sie kommen daher zu dem Schlusse, daß dieses Organ unter der *alleinigen* Herrschaft des Sympathicus steht. Von einer gewissen Bedeutung ist der Befund von STRASSER und WOLF, daß nach Durchschneidung der beiden Nn. splanchnici in der Regel eine *Vergrößerung* des Organs zu beobachten ist. Die beiden Autoren berichten auch über die bilaterale *symmetrische Innervation* des Organs, die also durch den linken und rechten Splanchnicus major vor sich geht. Dasselbe konnte auch BURTON-OPITZ bei seinen Untersuchungen über die Strömung des Blutes in dem Gebiete der Pfortader bestätigen.

Aus den gesamten bisherigen Befunden ließ sich entnehmen, daß durch Erregung der Splanchnici majores eine *Zusammenziehung der Milz* erzielt wird. Die Aufgabe, die dem *Vagus* bei der *Innervation der Milz* zufällt, läßt sich dagegen aus den vorliegenden Tatsachen noch nicht mit Sicherheit entnehmen. Daß dieser Nerv an der Versorgung des Organs gänzlich unbeteiligt sein sollte, dagegen spricht schon der Befund von STRASSER und WOLF, daß sich in der Milz auch die bekannten *Atemschwankungen des Kreislaufs* bemerkbar machen. Auf Grund dieser Tatsache muß daran gedacht werden, daß das parasympathische System hier doch wenigstens die Gefäßweite beeinflusst. In neuerer Zeit sind E. v. SKRAMLIK und M. DURÁN-CAO der Frage nach der Innervation der Milz in Experimenten an Hunden von neuem nachgegangen. Die Nervenversorgung des Organs ist bei diesen Tieren eine sehr reichliche und verwickelte. Die Nerven gehen untereinander ständig Verbindungen ein und bilden dichte Geflechte, welche die Gefäße umspannen.

Wie jeder Gefäßast, so versorgt auch jeder Nervenast einen *bestimmten Bezirk des Organs*.

Als präganglionäre Fasern sympathischer Art treten der *linke Nervus splanchnicus major* unmittelbar, der rechte durch Vermittlung des rechten Ganglion coeliacum in das linke Ganglion coeliacum ein. Als Brücken dienen Fasern, welche die beiden symmetrisch gelegenen Knoten untereinander verbinden. Im Ganglion coeliacum sin. münden ferner Äste des *ventralen* und *dorsalen Bauchvagus* und zwar *nach erfolgter Vereinigung des rechten und linken Bruststammes* etwas oberhalb der Durchtrittsstelle der Speiseröhre durch das Diaphragma. Ganglion coeliacum, Plexus, sowie dessen zu- und abführende Äste finden sich dicht zusammengedrängt auf einem Feld, das nach oben durch das Zwerchfell, nach rechts und links unten durch die beiden Nebennieren begrenzt wird.

Bei so operierten Tieren wurde nun systematisch der Erfolg studiert a) der Reizung der *Splanchnici majores* und des *Vagus* für sich *gesondert*,

vor ihrer Einmündung in das Ganglion coeliacum sin., b) der *gleichzeitigen Reizung* der beiden Nerven, was auch einfach so geschehen kann, daß man den *N. lienalis* reizt, also die postganglionären Fasern, die aus *sympathischen* und *parasymphischen Anteilen gemischt* sind, c) der Reizung der beiden Nerven Splanchnicus major und Vagus *hintereinander*.

a) Die Reizung der Splanchnici majores muß mit kräftigem *Wechselstrom* geschehen, wenn man eine Wirkung auf das Organ erzielen will. Bei Verwendung des üblichen großen DU BOIS-REYMONDSchen Schlittenapparates mit einem Akkumulator im primären Stromkreis tritt der erste merkliche Erfolg bei einem Rollenabstand von 5 cm auf. Dieser äußert sich 1. in einer *Zusammenziehung* der ganzen Milz, die mit einer Latenz von durchschnittlich 4 Sekunden und außerordentlich langsam vor sich geht, wie man das bei glattmuskeligen Organen zu sehen gewohnt ist, 2. in einer Farbenänderung, indem die für gewöhnlich blau-purpurne Farbe des Organs mit zunehmender Kontraktion abzubleichen beginnt.

Wenden wir uns nunmehr der ersten Wirkung zu, so ist zu vermerken, daß die Latenz der Milzkontraktion bis zu einem gewissen Grade von der *Reizstärke* abhängt. Je größer diese ist, desto kürzer ist unter sonst gleichen Bedingungen die Latenz. So beträgt sie bei einem Rollenabstand von 5,0 cm durchschnittlich 4 Sekunden, bei einem solchen von 1,0 cm im Durchschnitt 3 Sekunden.

Die Latenz ist auch von der Häufigkeit der Reizungen abhängig. Je öfter eine Reizung der Nerven stattgefunden hat, um so mehr wächst die Latenz an.

Die Zusammenziehung des Organs geht hauptsächlich in *zwei Richtungen* vor sich: in der Längs- und Querrichtung, während es gleichmäßig dick bleibt oder sogar etwas dicker wird. Das *Maximum der Kontraktion* wird erst bei einer Reizdauer von etwa 30 Sekunden erreicht. Dies besagt, daß bei kürzer dauerndem Reiz die Zusammenziehung wohl eintritt, daß diese aber nicht weiter zunimmt, wenn der Reiz unterbrochen wird. Dagegen bewirkt eine Reizdauer von über 30 Sekunden *keine merkliche Verstärkung* der Kontraktion mehr. Das Maximum der Kontraktion wird um so rascher erreicht, je *stärker* der Reiz ist.

Nach Beendigung des Reizes nimmt das Organ nicht sofort seine ursprüngliche Form an. Es dauert, wie von der Sympathicuswirkung her wohlbekannt ist, längere Zeit, bis der Ausgangszustand erreicht ist. Die *Dauer der sympathischen Nachwirkung* ist ebenfalls von der Reizdauer abhängig. Je länger diese ist, um so länger ist auch die Nachwirkung, ohne daß man dabei von einer strikten Proportionalität reden könnte. Die Verhältnisse liegen hier ähnlich wie dies v. SKRAMLIK (3) beim Kaltblüterherzen beschrieben hat.

Es bedarf keiner besonderen Hervorhebung, daß das Organ mit zunehmender Kontraktion auch *härter* wird. Im normalen Zustand ist

es als *weich* zu bezeichnen, es läßt sich nach den verschiedensten Seiten umlegen und nimmt meist mit seiner Basis die Form seiner Unterlage an, wenn diese nicht gar zu verwickelt ist. Sowie es sich aber kontrahiert, wird es ständig härter und setzt nun jeglicher Deformation einen gewissen Widerstand entgegen.

Sehr viel interessanter als die Zusammenziehung bzw. die damit verbundenen Härteänderungen ist der *Farbwechsel*, der sich gleichzeitig



Abb. 5. Oberer Teil: Normale gut durchblutete Milz; unterer Teil: erster Erfolg der sympathischen Wirkung: Inselbildung (Reizung des N. lienalis).



Abb. 6. Oberer Teil: normale gut durchblutete Milz; unterer Teil: totale Bleichung durch fortgesetzte Sympathicusreizung (Reizung des N. lienalis).

mit der Kontraktion an der *Oberfläche des Organs* abspielt (siehe Abb. 5 und 6). Die Milz, deren Farbe als eine *blaupurpurne* bezeichnet werden kann, beginnt mit dem Eintritt der Zusammenziehung in einer eigenartigen Weise abzublassen. Der Farbwechsel der Oberfläche vollzieht sich nämlich durchaus *nicht gleichförmig*, sondern einzelne Stellen blassen *rascher* ab als ihre Umgebung, so daß sich gewissermaßen auf dem blassen Grunde Inseln abgrenzen, deren Färbung sich gegenüber der ur-

sprünglichen nur wenig verändert hat. Die Abgrenzung ist eine sehr scharfe, d. h. die blaupurpurne Färbung geht an den betreffenden Stellen ganz unvermittelt in die blasse über. Während sich die einzelnen Inseln in ihrer Farbe nur wenig voneinander unterscheiden, wechseln ihre Größe und Form ganz außerordentlich. Im allgemeinen übersteigt ihr Durchmesser 1 cm nicht. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß sie kreisrund sind. Sie weisen vielmehr die mannigfaltigste Gestalt auf. In der Mitte sind sie erhaben, so daß man den Eindruck bekommt, als ob der Milzoberfläche Bläschen aufgesetzt wären. Dieser Zustand, der als *Inselbildung* bezeichnet werden soll, ist mit großer Regelmäßigkeit in 10 Sekunden, spätestens in 20 Sekunden nach Beginn der Reizung zu erzielen. Der Zeitpunkt seines Eintritts hängt von der Reizstärke ab; je größer diese ist, um so rascher tritt er ein. Setzt man in dieser Phase mit der Reizung aus, so stellt sich wegen der bereits erwähnten Nachwirkung der frühere Zustand erst allmählich wieder her. Reizt man dagegen weiter, so ergibt sich langsam eine *allgemeine Bleichung des Organs*, die annähernd 40—60 Sekunden nach Beginn der Reizung auftritt. Wie aus dem genannten Zahlenwert bereits hervorgeht, fällt der Zustand der allgemeinen Bleichung zeitlich *nicht streng mit* der stärksten Zusammenziehung der Milz zusammen, sondern tritt erst etwas *später* ein. Die Färbung, die das Organ in diesem Zustand besitzt, ist am besten mit blaßrosa zu bezeichnen. Es wäre also verfehlt, auf Grund des Ausdrucks „Bleichung“ etwa zu glauben, daß das Organ völlig *weiß* wird.

Eine weitere Fortsetzung der Reizung bewirkt an der Milz keine weiteren sichtbaren Veränderungen mehr. Der erreichte Zustand bleibt aber bei weiterer Reizung längere Zeit hindurch erhalten. Doch erschöpft sich die Nervenwirkung nach einigen (5—10) Minuten; dies äußert sich darin, daß sich bei sehr langer Reizdauer der frühere Zustand noch vor Ablauf des Reizes wieder herzustellen beginnt. Bei kurzer Reizwirkung aber — dies sei ausdrücklich hervorgehoben — setzt die Erholung steta erst *nach Beendigung* des Reizes ein. Sie vollzieht sich ganz langsam, annähernd in der *umgekehrten Reihenfolge des Geschehens*, wie es bis zum Eintritt der totalen Bleichung beobachtet wird, also auch über die als Inselbildung bezeichnete Phase. Bis zu ihrem Eintritt vergehen vom Reizende ab ungefähr 15—20 Sekunden und von da bis zur völligen Wiederherstellung des ursprünglichen Milzzustandes, also bis zum gänzlichen Nachlassen der Kontraktion, weitere 30—100 Sekunden je nach Stärke und Dauer des Reizes (siehe Tabelle 2).

Annähernd der gleiche Erfolg wie vom *linken N. splanchnicus major* läßt sich auch vom *rechten* erzielen.

Aus diesen Befunden läßt sich ohne Zwang schließen, daß sich bei Reizung der Splanchnici majores in der Milz *zweierlei Vorgänge* abspielen, die vielleicht zeitlich nicht zusammenfallen, aber bis zu einem gewissen Grade ineinander greifen: Die *Zusammenziehung der Balken*

Tabelle 2.

Reizung der präganglionären sympathischen Fasern im Splanchnicus major sin.

Versuch	Datum	Reizdauer Symp.	Kontraktion	Inselbildg.	Totale Bleichg.	Inselbildg.	Wiederherstellg.
3	28. V. 1922	11,2	3,5	10,0	—	28,2	65,0
		12,0	3,2	11,5	—	29,0	60,0
		12,0	3,2	12,1	—	28,5	62,0
		13,1	3,1	14,2	—	28,6	62,0
4	17. VII. 1922	21,2	6,0	19,2	—	53,8	97,0
		49,0	4,4	16,8	43,6	56,0	195,0
		17,7	4,6	22,5	—	39,8	102,3
		20,0	4,0	20,0	—	40,0	105,0
6	19. IX. 1922	15,7	2,5	10,0	—	28,3	142
		15,5	2,7	11,5	—	28,0	122
		16,0	2,9	12,0	—	29,0	128
		57,0	2,0	12,3	43,4	61,4	203,0
		60,0	3,1	12,5	44,0	62	198
		16,2	2,8	17,0	—	26,0	185
7	15. IX. 1922	15,0	2,7	16,0	—	35,0	65,0
		32,0	3,5	16,0	—	32,0	89,0
		30,0	3,5	17,0	—	32,0	95,0

Die Zahlen bedeuten Sekunden. Sämtliche Zeiten sind vom Beginn der Reizung an gerechnet. Man beachte, daß die Nachwirkung um so länger ist, je länger der Reiz gedauert hat, weiter, daß die totale Bleichung nur bei langer Reizdauer eintritt.

und der *Gefäße*. Als erstes erfolgt wohl hauptsächlich die Zusammenziehung der Balken; dafür spricht die Kontraktion des Organs, bei der noch keine Farbänderung eintritt. Durch diese wird aber ein Teil des in den Gefäßen der Trabekel enthaltenen Blutes ausgepreßt. So kommt es an einzelnen Stellen bereits zur Bleichung, während sich an anderen das Blut noch staut. Auf diese Weise läßt sich die Inselbildung deuten.

In einem späteren Stadium kontrahieren sich die *Gefäße* der Pulpa und pressen das in ihnen enthaltene Blut aus, so daß jetzt das Organ völlig ausgebleicht wird. In der Reihenfolge: Erschlaffung der Gefäße der Pulpa, der Balken und Nachlassen der Balkenkontraktion, vollzieht sich dann die *Erholung der Milz*. Diese *Deutung* der Erscheinungen steht, wie man sieht, durchaus in Übereinstimmung mit den Experimenten, doch werden weitere Versuche zu lehren haben, ob sie tatsächlich die richtige ist.

b) Die gleichzeitige, gleich starke und gleich lange dauernde Reizung des Splanchnicus major und Vagus führt *stets zu dem gleichen Erfolg* wie eine *reine Sympathicusreizung*. Es ist also völlig gleichgültig, wie die beiden Nervenreize gegeneinander angestuft werden, ob der Vagus sehr stark, der Sympathicus nur schwach gereizt wird; es macht sich



bloß die *Sympathicuswirkung* bemerkbar, vorausgesetzt, daß die Reizstärke, mit der der Sympathicus erregt wird, über der Schwelle liegt.

Zu dem gleichen Ergebnis gelangt man, wenn man das Ganglion coeliacum sin. oder den N. lienalis reizt, in denen die sympathischen und parasympathischen Fasern bereits gemischt zur Milz verlaufen. Doch unterscheiden sich die Erfolge auf das Organ in einigen Punkten etwas voneinander, ob man den einen der beiden Splanchnici majores oder den N. lienalis reizt. Die Wirkung ist also nicht ganz genau dieselbe, ob die *prä-* oder *postganglionären* Fasern erregt werden. Vor allem genügen bei den postganglionären Fasern wesentlich *schwächere Reize* zur Erzielung eines Erfolges.

Es wurde bereits davon gesprochen, daß die postganglionären Fasern zum Organ im Ligamentum gastrolienale längs der Gefäße ziehen und sich mit ihnen vor dem Eintritt in den Hilus in eine größere Anzahl von kleineren Ästen verzweigen, die jeweils einen bestimmten Anteil der Milz versorgen. Bemerkenswert ist, daß sich die einzelnen Innervationsgebiete *gegenseitig überlagern*, d. h. jeder solche Abschnitt kann von zwei Fasern beeinflußt werden, von der unmittelbar zu ihm hinziehenden, aber auch der benachbarten. Bindet man die Fäserchen nicht ab und reizt sie, so gibt das Tier *Schmerzlaute* von sich. Es verlaufen also in den Bündeln auch sensible Fasern. Dies ist zur Erklärung des sogenannten Milzstechens bei Läufern nicht unwichtig (siehe S. 534).

c) Reizt man den Vagus nach Ablauf einer erfolgreichen sympathischen Erregung, so stellt sich die interessante Tatsache heraus, daß dadurch die *Dauer der sympathischen Nachwirkung ganz erheblich* abgekürzt wird. Die Inselbildung *bei Erholung* tritt durchschnittlich schon nach 10 Sekunden ein, gegenüber 20—25 Sekunden, wenn der Vagus *nicht* gereizt wurde, und das Organ erreicht seinen ursprünglichen Zustand nach weiteren 13 Sekunden, also meist 30 Sekunden vom Beginn der Vagusreizung an gerechnet, gegenüber sonst zumindest 50—60 Sekunden (siehe Tabelle 3).

Man kann also sagen, daß die *Dauer der Nachwirkung einer Sympathicusreizung* an der Milz durch eine nachfolgende Vagusreizung auf zumindest etwa die Hälfte abgekürzt wird.

Während also der Vagus scheinbar nicht die geringste Wirkung auf die Milz ausübt, wenn diese zuvor völlig in Ruhe gelassen oder der Sympathicus gereizt wird, macht sich sein Einfluß *sofort geltend*, wenn er nach Eintritt der Sympathicuswirkung, aber erst nach Beendigung des sympathischen Reizes erregt wird. Es läßt sich nunmehr sagen, daß die *Milz* auch der *Herrschaft des Vagus* untersteht. Nur macht sich diese in einer ganz eigenartigen Weise bemerkbar, die von der bei anderen Organen, vor allem Herz und Blutgefäßen *völlig* abweicht.

Im Anschluß an diese Besprechungen ist es von Interesse, etwas über die nervösen Centren anzuführen, von denen die Milz beherrscht

Tabelle 3.  
Erfolg der Reizung des *Splanchnicus major* und *Vagus* nacheinander.

Versuch	Datum	Reizdauer		Kon- traktion	Insel- bildg.	Totale Bleichg.	Insel- bildg.	Wieder- herstellg.
		Symp.	Vagus					
3	28. V. 1922	25,0	—	3,5	18,0	—	60,0	105,0
		25,5	—	3,8	17,0	—	70,0	98,0
		<b>25,2</b>	<b>25,0</b>	<b>3,4</b>	<b>20,0</b>	—	<b>30,0</b>	<b>58,0</b>
		<b>25,0</b>	<b>25,0</b>	<b>4,0</b>	<b>21,0</b>	—	<b>28,0</b>	<b>60,0</b>
		25,2	—	3,8	19,0	—	60,0	128,0
		25,1	—	3,9	18,0	—	65,0	130,0
7	3. VI. 1922	30,1	—	3,1	18,0	—	63,0	120,0
		<b>30,2</b>	<b>30,0</b>	<b>4,1</b>	<b>14,0</b>	—	<b>35,0</b>	<b>55,0</b>
		29,5	—	4,2	15,0	—	60,0	110,0
		30,0	—	3,0	22,0	—	64,0	93,0
7	15. IX. 1922	30,0	—	2,7	19,0	—	68,0	100,0
		<b>30,5</b>	<b>30,0</b>	<b>3,8</b>	<b>19,0</b>	—	<b>40,0</b>	<b>62,0</b>
		<b>30,0</b>	<b>30,0</b>	<b>3,5</b>	<b>20,0</b>	—	<b>41,0</b>	<b>60,0</b>
		30,0	—	3,4	21,0	—	60,0	120,0

Die Zahlen bedeuten Sekunden. Sämtliche Zeiten sind vom Beginn der Reizung an gerechnet. Man beachte den raschen Eintritt der Erholung bei Vagusreizung, die dem Sympathicusreiz folgt.

wird. BULGAK nahm *reflektorische und motorische Centren* für die Zusammenziehung der Milz im Bereiche des I.—4. Halswirbels an, während weiter nach abwärts bis zum II. Brustwirbel im Rückenmark nur die sensiblen und motorischen Nerven der Milz verlaufen. Nach seinen Angaben führt nämlich die Reizung der Medulla oblongata keine Zusammenziehung der Milz herbei: Reflektorische Kontraktion der Milz ist aber noch nach Abtrennung des Halsmarkes zu verzeichnen. Reizt man das Rückenmark auf der Strecke zwischen I. und 4. Halswirbel, so zieht sich die Milz *kräftig* zusammen, dagegen nur schwach, wenn man die Elektroden zwischen 5. Halswirbel und II. Brustwirbel ansetzt. Die motorischen Milzfasern treten nach BULGAK im 3.—10. Brustnerven aus. Die Befunde von BULGAK wurden durch SCHÄFER und MOORE im großen ganzen bestätigt. Nach ihren Angaben entsenden allerdings die 3.—14. postcervikalen Nervenwurzeln auf *beiden Seiten motorische Fasern* zur Milz, während nach BULGAK die Nerven für die Milz von der linken Seite *allein* herkommen sollen. Am stärksten ist die Wirkung der 6.—8. Wurzel, die der *rechten* Seite rufen geringere Wirkungen hervor als die der linken.

Ein *Centrum* für die *Milzbewegungen* scheint im Rückenmark zwischen I. und 4. Halswirbel zu liegen. Über eine direkte Reizung desselben, etwa durch die Beschaffenheit des Blutes, liegen bis jetzt keine Erfahrungen vor. Wohl aber weiß man, daß man es auf reflektorischem Wege zur Tätigkeit bringen kann und zwar durch Reizung des centralen Vagusendes oder des Laryngeus superior, wobei es nach

BULGAK zur Milzkontraktion kommt. Offenbar kann das Centrum auch durch intracentrale Vorgänge gereizt werden, wofür die Beobachtung einer Milzkontraktion bei Angst und anderen Erregungszuständen durch HARGIS und MANN sprechen.

Ergänzend sei hinzugefügt, daß man Zusammenziehungen des Organs auch bei Anwendung von Giften beobachtet, wobei vorläufig vollständig dahingestellt sein soll, ob diese über die nervösen Gebilde im Centralnervensystem oder diejenigen in der Peripherie wirken. BULGAK erwähnte bereits, daß Chloroform die Eigenbewegungen der Milz aufhebt, während durch die Injektion von Curare, wässrigem Gehirn- und Nebennierenextrakt die Schwankungen erhöht werden, wobei es zu einer allgemeinen stärkeren Kontraktion des gesamten Organs kommt. Chinin bewirkt eine heftige Zusammenziehung, während Ergotin nur Gefäßkontraktion erzeugt. Die Befunde von BULGAK wurden von SCHÄFER und MOORE bestätigt. Adrenalin führt entsprechend den Angaben BULGAKS über die Wirkung des Nebennierenextraktes zu einer Zusammenziehung, während diese durch Cholin und Ergotamin verhindert wird (FREY und TONIETTI (2) sowie HARTMANN und LANG).

#### b) Die Bedeutung der Volumschwankungen der Milz für die Blutverteilung.

Ein Organ von der Größe und dem Bau der Milz vermag eine reichliche Menge von Blut zu beherbergen. Dies legt den Gedanken nahe, daß es einen Einfluß auf die Blutverteilung im Organismus nimmt, um so mehr als es sich bei vielen Arten zusammenziehen und erweitern kann, wobei im ersten Fall eine große Menge von Blut ausgepreßt, im zweiten aufgenommen wird.

Bevor wir uns aber diesen interessanten Beziehungen der Milz zur Blutverteilung zuwenden, sei hier von dem Kreislauf des Blutes in diesem Organ vorgebracht, soviel uns darüber bisher bekannt ist. Dies ist für die folgenden Besprechungen nicht ganz ohne Wichtigkeit. STEWART maß die *Umlaufszeit* des *Blutes* durch die Milzgefäße bei Katzen und Hunden mittels der Methode der Injektion von Salz- und Methylenblaulösungen. Wurde das Organ sorgfältig vor Abkühlung geschützt, so betrug diese Zeit 4—5 Sekunden, sie stieg aber auf 11 Sekunden, wenn sich das Organ abkühlte, was offenbar auf die Zusammenziehung der Gefäße, vielleicht auf die des ganzen Organs zurückzuführen war. Die Umlaufszeit des Blutes in der Milz ist lang; dies geht am besten aus einem Vergleich mit der in den *Eingeweiden* hervor, die im Durchschnitt bloß 2,5 Sekunden beträgt. Eine Änderung des Blutumlaufes in der Milz scheint durch Zusatz von Aminosäuren bewirkt zu werden. BROUHA fand bei seinen Versuchen am überlebenden Organ, daß die Gefäße der Milz bei Zusatz von Glykokoll, Leucin, Albumin oder Valin zur Durchströmungsflüssigkeit erweitert werden.

Wenden wir uns nunmehr der Besprechung des Einflusses zu, den die Milz auf die Verteilung des Blutes im Organismus nimmt. Dabei handelt es sich um Gedankengänge, die keineswegs ganz neu sind. Sie finden sich schon bei MIESCHER, der die eigentümlichen Volumschwankungen der Milz beim Rheinlachs in mustergültiger Weise verfolgte.

Kurz nach der Einwanderung des weiblichen Tieres aus der Nordsee in das Stromgebiet des Rheines, in der Zeit von November bis März, ist die Milz ein *längliches, abgeplattetes Organ* mit zugeschrägten Rändern und verjüngten Enden. Die Oberfläche ist ohne Erhabenheiten bald heller, bald dunkler rotbraun. Bei größeren Exemplaren zeichnet es sich durch eine stärkere Blutfüllung der Venen und durch eine blutreichere Schnittfläche aus. Vom April angefangen, zeigen sich auf der Oberfläche eine Reihe von Erhabenheiten, welche gleich einer Perlschnur auf der konvexen Seite des Organs sitzen. Es sind die Knötchen von Hanfkorn- bis Erbsengröße, welche schwarzrot gefärbt sind und sich deutlich von ihrer Umgebung abheben (siehe Abb. 7). Einige Zeit später findet man Milzen, welche ein bedeutend vergrößertes Volumen aufweisen und nunmehr auf der ganzen Oberfläche sowie an ihren Rändern zahlreiche solcher Knötchen besitzen.

Die mikroskopische Untersuchung dieser Gebilde lehrt, daß die Ursache für die Vergrößerung des Organs in der *stärkeren Blutfülle* zu erblicken ist. Die starke Schwellung der Milz findet sich jedoch nicht ausnahmslos bei allen Tieren, sondern es kommt gelegentlich nur zu einer merklichen Volumzunahme. Dagegen ist es durchaus die Regel, daß sich von Ende August oder Anfang September ab das Volumen wieder rasch vermindert, wobei die Organe blasser und blutleer werden. Das Abschwollen erfolgt nicht an allen Stellen in gleicher Weise, so daß sich auf dunklerem Grunde einzelne blasse und zugleich stark eingesenkte Felder abgrenzen. Kurz vor der Laichzeit endlich finden sich die kleinsten Milzen, die nur eine geringe Menge Blut enthalten. Hiernach beginnt das Milzvolumen wieder zuzunehmen. In der Tabelle 4 sind die von MIESCHER gefundenen Durchschnittswerte der Milz bei weiblichen Rheinlachsen verzeichnet.



Abb. 7.  
Lachsmilz zur Laichzeit.  
(Nach MIESCHER.)

Tabelle 4. Das Gewicht der Milz von weiblichen Exemplaren des Rheinlachs nach MIESCHER.

Monat	Zahl der Exemplare	Gewicht in vH des Körpergewichtes		
		Maximum	Minimum	Mittel
November bis März .	9	0,12	0,05	0,077
April bis Mai . . . .	3	0,30	0,14	0,197
Juni . . . . .	13	0,31	0,08	0,180
Juli . . . . .	11	0,41	0,11	0,211
August . . . . .	14	0,68	0,04	0,194
September . . . . .	15	0,48	0,04	0,105 exkl. die 2 größten:
Oktober . . . . .	8	0,09	0,06	0,065
November (voll)				0,070
1.—16. . . . .	16	0,07	0,04	0,055

Bei männlichen Exemplaren zeigt sich die Milz als ein nicht weniger variables Organ. Während aber die blassen, blutleeren Milzen bei den Männchen etwas seltener sind als bei den Weibchen, sind die Extreme von Blutfüllung, jene blutklumpenähnlichen Gebilde, häufiger als bei den Weibchen. Mit der veränderlichen Blutfüllung der Milz parallel geht bei Männchen sowohl wie bei Weibchen ein wechselnder Blutgehalt des Darmtractus von der äußersten Anämie bis zur tief dunkelroten Injektion.

Nach den Entwicklungen von MIESCHER stellt der wechselnde Blutgehalt der Milz einen *Kompensationsmechanismus* zwischen den Kreislaufverhältnissen der verschiedenen Organe dar. Es häuft sich  $\frac{1}{3}$ ,  $\frac{1}{5}$ , ja zuweilen die  *Hälfte*  der gesamten Blutmenge in der Milz an, damit der Blutstrom in anderen Organen, vor allem den Rumpfmuskeln, bis zur Herbeiführung eines *Erstickungszustandes* geschwächt wird, welcher der Mobilisierung von Körpereweiß bei dem hungernden Tiere förderlich ist. Wir sehen hier ein *typisches Beispiel für dies Eingreifen der Milz in die Blutverteilung*. Die Milzvergrößerung kommt bei Fischen natürlich nur durch Veränderung des Gefäßtonus zustande, da bei diesen Tieren die Muskeln der Arterien die *einzigsten contractilen Bestandteile* des Organs sind.

Während sich nun die Volumschwankungen der Milz bei den Fischen relativ langsam abspielen, erfolgen sie sehr viel rascher bei den anderen Arten, vor allem den Säugetieren, um so mehr als durch die Kapsel- und Trabekelmuskulatur das Auspressen des Organs leichter und ausgiebiger erfolgen kann. Auf diese Weise kann dem Kreislaufsystem rasch eine größere Menge Blutes entzogen und im Bedarfsfall auch wieder abgegeben werden. Eine genaue Antwort auf die Frage, unter welchen Bedingungen dies geschieht, hat in der letzten Zeit BARCROFT mit seinen Mitarbeitern gegeben. Es geschieht dies bei *körperlichen Bewegungen* und bei *Blutentzug*.

Zur Durchführung von Größenbestimmungen der Milz im lebenden Organismus befestigte BARCROFT (1) bei seinen Versuchstieren (Kaninchen und Katzen) in einer Voroperation kleine Metallstückchen an den Rändern des Organs und beobachtete dann deren Verschiebungen am Röntgenschirm. Um bei der Durchleuchtung mittels Röntgenstrahlen eine richtige Vorstellung von der Lage der Nahtklammern im Körper zu bekommen, ist es notwendig, das Tier erst in *Bauchlage*, dann in *Seitenlage* aufzunehmen. Aus diesen Aufnahmen, die in zwei zueinander senkrecht stehenden Ebenen gewonnen sind, läßt sich das Organ *drei-dimensional* rekonstruieren. Man legt hierzu den *seitlichen* Abzug auf einen flachen Paraffinblock und stößt durch den Punkt, in dem die Zähne einer jeden Klammer aufeinanderstoßen, eine Nähnadel in das Paraffin. Hernach mißt man auf der zweiten, vom Rücken her gemachten Aufnahme die Entfernung der Nahtklammern von der Mittellinie des Tieres und treibt jede Nadel so weit in das Paraffin als die Entfernung der zugehörigen Nahtklammer auf dem photographischen Abzug von dieser Medianlinie beträgt. Zuletzt werden die Nadelenden mittels eines weichen Kupferdrahtes miteinander verbunden und so eine Figur gebildet, welche der Oberfläche des Organs O entspricht. Das Milzvolumen  $V$  läßt sich mit großer Annäherung aus der Oberfläche mit Hilfe der Formel:  $V = o^{3/2}$  errechnen.

Wie schon bemerkt wurde, verändert die Milz ihre Größe unter dem Einfluß von *Muskeltätigkeit*. Schon nach übermäßiger körperlicher Bewegung preßt die Milz von Katzen 10—17 g von ihrem Inhalt aus. Dieser kann aus gewöhnlichem Blut bestehen, wie es auch an anderen Stellen des Tierkörpers anzutreffen ist, es kann sich aber auch um *eingedicktes Blut* handeln, dessen Gehalt an geformten Bestandteilen sehr viel größer ist als anderwärts. Bezieht man den Verlust des Milzgewichtes von 17 g auf *Blutkörperchen* allein, so würde dies etwa 40 ccm Blut entsprechen oder dem dritten bis vierten Teil des Gesamtblutvolumens der Katze. Die Verkleinerung des Organs bei Bewegungen ist aus der Abb. 8 zu ersehen. Um ein Maß für die Schrumpfung des Organs zu erhalten, kann man das Milzgewicht aus der rekonstruierten Oberfläche bei Ruhe und nach Bewegung schätzen und gelangt so zu den Zahlen der Tabelle 5. Aus diesen geht hervor, daß sich das Organ auf die Hälfte, ja sogar weniger als ein Drittel verkleinern kann.

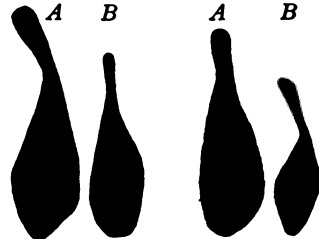


Abb. 8. Rekonstruierte Milzoberfläche von einer Katze. A vor und B nach körperlicher Bewegung. (Nach BARCROFT.)

Die Zusammensetzung der Milz bei körperlichen Bewegungen ist für den Organismus deshalb von Bedeutung, weil ihm auf diese Weise

Tabelle 5. Milzgewicht von Katzen bei Ruhe und Bewegung in g.  
(Nach BARCROFT.)

Versuchstier	Ruhe	Nach Bewegung	Die Schrumpfung beträgt
1 a	26,4	13,7	12,7
1 b	24,1	7,1	17,0
2	19,8	9,9	9,9

mit den roten Blutkörperchen der *Sauerstoffüberträger*, das Hämoglobin, geliefert wird.

In gleicher Weise wie bei Muskelbewegungen schrumpft die Milz auch bei Blutentzug. Bei jeder Blutentnahme wird die Milz kleiner (siehe Tabelle 6), bis sie im Todeskampf nur noch den sechsten Teil

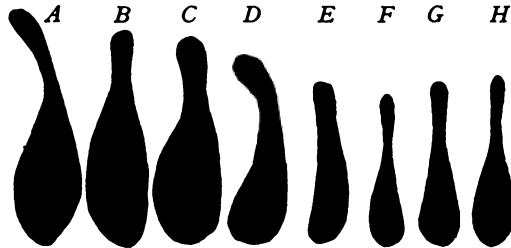


Abb. 9 A—H. Rekonstruierte Milzoberfläche einer Katze. (Nach BARCROFT.)  
A normal; B normal eine Woche später; C unter Urethan; D, E, F nach Blutentziehung; G nach dem Tode; H am folgenden Tage.

ihrer ursprünglichen Größe mißt (siehe auch Abb. 9). Bemerkenswert ist, daß z. B. der erste Blutentzug (von 10 ccm) durch Abgaben aus dem Organ noch vollkommen zu decken ist. Die späteren großen Blutverluste können von der Milz natürlich nicht mehr ausgeglichen werden. Dazu ist ihr Fassungsvermögen denn doch zu klein. Was aber

Tabelle 6. Die Schrumpfung der Milz bei Blutentzug.

Blutentzug in ccm	Errechnetes Milzgewicht in g
0	24,3
10	14,5
37	7,8
61	4,1

die Milz für den Organismus durch Blutzufuhr zu leisten vermag, geht am besten aus einer Übertragung der bei der Katze gefundenen Werte auf die Verhältnisse beim Menschen hervor. Bei diesem wird ein Blutverlust von 100 ccm, aber auch etwas mehr, noch zu *keiner Veränderung* des Gesamtblutvolumens führen, da diese Menge aus der Milz *glatt* ersetzt werden kann.

Aus allen diesen Beobachtungen geht unzweideutig hervor, daß der Körper in der Milz über ein Organ verfügt, das ihm gegebenenfalls Blut oder Blutbestandteile zur Verfügung stellen kann.

Dies geschieht aber nicht nur unter normalen, sondern auch pathologischen Bedingungen. BARCROFT hat bei ertränkten oder entbluteten Katzen bestimmt, daß die Milz während des Lebens zwei- bis viermal so schwer ist, als nach dem Tode. Der Gewichtsverlust macht 10—20 g aus, der in Anbetracht des geringen Gesamtblutvolumens dieser Tiere (etwa 100—150 g) doch recht beträchtlich ist. Von BARCROFT und seinen Mitarbeitern wurde ferner das Verhalten der Milz bei der Vergiftung mit CO untersucht (2, 3, 4). HEGER hatte vor längerer Zeit gefunden, daß die Milzpulpa von Personen, die nach Einatmung von CO schnell verstorben waren, von diesem Gase fast frei ist. J. und H. BARCROFT haben nun untersucht, wieviel Zeit vergeht, bis dieses giftige Gas auch in der Milz anzutreffen ist und wie lange es dort zurückgehalten wird. Es muß eine Zeitspanne von einer halben Stunde vergehen, bis die Milzpulpa von Kaninchen, die Luft mit 0,1 vH CO-Gehalt eingeatmet haben, die gleiche Menge von CO aufweist wie das übrige Blut. Entfernt man aber das Tier aus dem Gasraum in dem Augenblick, wo das Hämoglobin aus der Pulpa und dem sonstigen Blut den höchsten erreichbaren Gehalt an CO aufweist, so bleibt die Pulpa längere Zeit mit dem Gas beladen als das gesamte übrige Kreislaufsystem. Die Abgabe des CO vollzieht sich in ihr sehr viel langsamer. Erst nach einer Stunde weisen Pulpa und Blut den gleichen geringen Gehalt an Gas auf.

Das CO gelangt also viel später in die Milz, verbleibt aber auch dort viel länger. Auf Grund dieser Befunde ist zu erwarten, daß bei einem geringen Gehalt an CO in der Atmungsluft die Milz von dem Gase freibleibt. Bringt man Katzen, Kaninchen, Meerschweinchen und Ratten in eine Atmosphäre mit so wenig CO, daß das Hämoglobin nur bis zu 20 vH mit dem Giftgase beladen werden kann, so dringt in die Pulpa, soweit sich nachweisen läßt, überhaupt nichts ein. Durch mehr als 4 Stunden bleibt dort das Hämoglobin frei von CO.

Diese Versuche lehren, daß die Milz im Kreislauf die Stelle einer „abgeschiedenen Bucht“ (BARCROFT) vertritt, in der die Blutströmung langsamer vor sich geht. Dadurch ist sie imstande, dem Organismus gegebenenfalls frisches Blut oder frische geformte Bestandteile zur Verfügung zu stellen. Daß dies tatsächlich der Fall ist, geht aus einer weiteren Beobachtung von BARCROFT hervor. Es zeigte sich, daß bereits die Anwesenheit einer ganz kleinen Menge von Kohlenstoffmonoxydhämoglobin im Blute genügt, um die Ausschüttung eines Teiles des Milzinhaltes zu bewirken. Die Milz zieht sich nämlich zusammen, wobei der dazu notwendige Impuls vom Centralnervensystem ausgeht.



## 2. Die Bedeutung der Milz bei der Blutbildung.

### a) Die Bildung roter Blutkörperchen in der Milz.

Von einer bestimmten Zeit des embryonalen Lebens an werden in der Milz *rote Blutkörperchen gebildet*. In der Pulpa von jugendlichen Tieren trifft man stets kernhaltige Zellen gelblicher Färbung an, die von Blutzellen kaum zu unterscheiden sind. Sie wurden deshalb auch als rote Blutkörperchen in der Entwicklung angesehen (KÖLLIKER, NEUMANN (1, 2), BIZZOZZERO (1)). Die Milz von Embryonen und Neugeborenen besitzt also offenbar die Fähigkeit, rote Blutzellen zu bilden. Während sie aber bei den *Fischen* und *geschwänzten Amphibien*<sup>1)</sup> nach BIZZOZZERO diese Funktion dauernd beibehält, ist dies bei den *amnioten Tieren* wahrscheinlich *nicht* der Fall. Bei den Reptilien und Vögeln wird von BIZZOZZERO und TORRE das *Knochenmark* als die alleinige Blutbildungsstätte angesehen.

Für die Säugetiere liegen verschiedene widersprechende Angaben vor. In der Milz von Ratten, Mäusen und Kaninchen sind nach EHRlich kernhaltige rote Blutkörperchen anzutreffen. Das gleiche gilt für das Meerschweinchen (FOA) und den Hund (BIZZOZZERO und SALVIOLI). Beim Kaninchen sind sie dagegen nach den Angaben der zuletzt angeführten Autoren nicht vorhanden. Beim Menschen kommen sie nur unter *pathologischen* Verhältnissen vor (Anämie und Leukämie).

Bemerkenswert ist, daß bei den Säugetieren die blutbildende Funktion wieder geweckt werden kann (ZENONI, BIZZOZZERO, ELIASBERG, EHRlich, HOWELL). Es stehen uns hierzu drei Wege offen: 1. Blutentziehung, 2. Zerstörung der roten Blutkörperchen mit Hilfe von Jodycyan oder Toluylendiamin und 3. partielle Milzexstirpation. Die *Vogelmilz* wird nach BIZZOZZERO auch unter diesen Bedingungen zur blutbildenden Tätigkeit nicht wieder geweckt, ebensowenig die der meisten *Reptilien*.

### b) Die Zerstörung der roten Blutkörperchen in der Milz.

In der Milz werden nach den Angaben verschiedener Autoren rote Blutkörperchen auch *zerstört*. Es bedarf noch genauerer Feststellungen, ob dies nur in der Milz derjenigen Arten der Fall ist, die unter normalen Bedingungen keine roten Blutzellen aufbauen.

Daß eine solche zerstörende Wirkung in der Milz statthat, geht in erster Linie aus Befunden von SAND hervor, der nach Unterbrechung des Kreislaufs in der Milz von Säugetieren einen massenhaften Untergang von roten Blutkörperchen feststellen konnte. Offenbar liegen

<sup>1)</sup> Vergleiche auch JORDAN, H. E. und SPEIDEL, C. C.: Studies on lymphocytes I. Effect of splenectomy, experimental hemorrhage and a hemolytic toxin in the frog. *Americ. Journ. of anat.* 32, 155. 1923.

die Dinge so, daß sich beim Kreisen des Blutes durch das Organ die roten Blutkörperchen seiner zerstörenden Wirkung wenigstens teilweise entziehen. Ist aber der Kreislauf völlig aufgehoben, so stehen sie den zerstörenden Faktoren in der Milz völlig wehrlos gegenüber. Die Zerstörung geschieht durch die Wirkungsweise von bestimmten Erythrophagen (LINTWAREW, VORHOEVE), welche das Blutkörperchen zuerst in ihren Leib aufnehmen und dann weiter abbauen. Wenn in der Milz fortdauernd rote Blutkörperchen abgebaut werden, so steht zu erwarten, daß die Menge der roten Blutkörperchen pro Kubikzentimeter in der Milzvene und Milzpulpa eine geringere ist als in der Milzarterie. Meines Wissens ist dieser Vergleich, der über die Verhältnisse der Blutzerstörung in der Milz einen genauen Aufschluß geben könnte, bisher nicht durchgeführt worden. Wohl aber hat RAUTMANN (1, 2) mit seinen Mitarbeitern eine ganze Anzahl von Untersuchungen zur Beantwortung der Frage angestellt, wie sich die Zahl der roten Blutkörperchen in der Milzvene zu derjenigen in anderen Gefäßgebieten verhält. In Experimenten, die E. FREY (1) an Hunden anstellte, ergab sich, daß in der Milzvene in der Regel sehr viel *weniger* Erythrocyten nachweisbar sind, als in der Ohrvene. Der Unterschied betrug bis zu einer Million und ist so groß, daß er längst außerhalb aller Versuchsfehler liegt. Auch beim Vergleich der Milzvene mit anderen Gefäßen, z. B. der Schenkelarterie und Schenkelvene, ergab sich der gleiche Unterschied (BRANDT).

Ich möchte mit Nachdruck hervorheben, daß die Zerstörung der roten Blutkörperchen sich mit Sicherheit nur aus dem Experiment von SAND ergibt. Denn wenn wir in der Milzvene weniger rote Blutzellen antreffen, als in anderen Gefäßgebieten, so könnten die Dinge ja auch so liegen, daß die roten Blutkörperchen in der Milz aus dem Kreislauf genommen und dort zurückgehalten werden. Diese Vorstellung wird besonders von BARCROFT [1, 2] vertreten, der ja auf dem Standpunkt steht, daß die Milz den Kreislauf nicht allein mit Vollblut, sondern vorwiegend mit roten Blutkörperchen zu versorgen vermag.

Die roten Blutkörperchen, die durch die Milz hindurchgegangen sind, verlassen sie nicht ganz unverändert. Dies scheint aus einer ganzen Anzahl von Untersuchungen hervorzugehen, die es sich zum Ziel gesetzt haben, die Widerstandsfähigkeit der roten Blutkörperchen gegenüber dem osmotischen Druck der umgebenden Flüssigkeit bei *normalen* und *entmilzten Tieren* zu untersuchen. Es sei darauf hingewiesen, daß solche Untersuchungen mit großer Vorsicht aufzunehmen sind, da ja die Widerstandsfähigkeit der roten Blutkörperchen bekanntlich von einer ganzen Anzahl von Faktoren abhängt, die man nicht immer völlig in der Gewalt hat.

Hält man sich an die bisherigen Angaben, so sind die roten Blutkörperchen, die sich in der Milzpulpa befinden, *weniger widerstandsfähig* als die im übrigen Kreislauf (AUBERTIN und CABANIER). Ferner

erweisen sich die roten Blutzellen entmilzter Tiere sowohl gegenüber Veränderungen des osmotischen Druckes (HILL, BOLT und HEERES), als auch bei den üblichen hämolytischen Reaktionen resistenter (BOTTAZZI, KARSNER und PEARCE, MUSSER, KRUMBHAAR und PEARCE, ROCCAVILLA). FREY [1]) verglich die osmotische Resistenz der roten Blutkörperchen in der Milzvene mit derjenigen in der Ohrvene, bzw. Schenkelarterie und Schenkelvene und fand dabei *keinen* Unterschied. Dies mag an seiner Versuchsweise gelegen haben, bei der die Erythrocyten vor der Resistenzprüfung mit physiologischer NaCl-Lösung gewaschen wurden. M. DREISBACH, die bei ihren Versuchen ungewaschene Blutkörperchen benützte, fand die gleichen Unterschiede wie BOLT und HEERES.

Auf Grund der bisher vorliegenden Befunde wird man sich die Dinge am besten so denken, daß die Milz die roten Blutkörperchen zum Teil selbst zerstört, zum Teil so weit schädigt, daß sie in der Leber leichter aufzuarbeiten sind.

In der Milz werden nicht nur *arteigene*, sondern auch artfremde Blutkörperchen zerstört. Sie werden zuerst in sehr vollkommener Weise von der Milz zurückgehalten (vgl. PICKOF, BIELING und ISAAK und FREY [1]). Von vielen Millionen artfremder Blutkörperchen, die z. B. in die Milzarterie injiziert werden, treten nur ganz vereinzelte in die Milzvene über. Die Milz erweist sich hernach mit ihnen ganz prall gefüllt. Erst nach Aufnahme von Milzgewebe erfolgt die weitere Aufarbeitung. Genauere Untersuchungen über diesen Vorgang hat ÖLLER angestellt. Bei normalen Meerschweinchen kommt es schon etwa 10—15 Minuten nach der intravenösen Einspritzung von Hühnerblut zunächst zu einer *Verklumpung* der artfremden Zellen auf humoralem Wege. Nach ÖLLERS Ansicht sind an diesem Geschehen die Reticulumzellen der Milz *aktiv* beteiligt. Und zwar schließt er dies daraus, daß kleine Erythrocytenhäuten bereits in den ersten Stadien ihrer Verklumpung an den Gefäßwandzellen haften bleiben und vielfach von Reticulumzellen umfaßt werden.

Das Haften der fremden Blutkörperchen wird ferner durch Phagocytose von den Gefäßwandzellen unterstützt. Dieser Vorgang tritt jedoch stets etwas später ein als die Verklumpung. Phagocytose und Zerstörung der roten Blutkörperchen gehen in den Reticulumzellen der Milz *rascher* vor sich als in den Capillarendothelien der Leber oder den Sinuszellen der Milz. So fand ÖLLER die Zerstörung des Hühnerblutes in der Milz schon nach 4 Stunden fast vollständig durchgeführt, während in der Leber noch nach 6 Stunden reichlich fremde Blutzellen angetroffen werden, die hauptsächlich intrazellulär gelegen sind. Doch wäre es durchaus verfehlt, anzunehmen, daß die Zerstörung fremder roter Blutkörperchen bei allen Tierarten durchaus gleichartig vor sich geht. ASCHOFF hat neuerdings in seinem großen,

umfassenden Referat über das reticuloendotheliale System hervorgehoben, daß jede Tierart ihre besondere Methode zum Abbau der Blutkörperchen besitzt.

c) Die Bildung weißer Blutkörperchen in der Milz.

Schon aus dem histologischen Aufbau der Milz könnte der Schluß gezogen werden, daß in ihr unter normalen Bedingungen weiße Blutkörperchen gebildet werden. Wir besitzen hierüber auch einige physiologische Angaben. So fand KOSCHELEFF, daß das Milzvenenblut reicher an Leucocyten ist, als das der Milzarterie. Besonders die jungen und überreifen Elemente überwiegen stark und sollen etwa in der doppelten Menge vorhanden sein. KOSCHELEFF bringt dieses Überwiegen der Leucocyten im Milzvenenblut mit den Kontraktionen des Organs in Zusammenhang, denn nach Nervendurchschneidung ist der Unterschied nahezu ausgeglichen. Die reifen Formen sind im arteriellen und venösen Blut an Zahl nahezu gleich. Hier ist auch die bekannte Erscheinung zu erwähnen, daß das Milzvenenblut während der *Verdauung* an Leucocyten reicher ist als das Arterienblut (KÖLLIKER, BULGAK).

In neuerer Zeit ist RAUTMANN auf die Frage der Bildung der weißen Blutkörperchen in der Milz zurückgekommen. THOMA verglich auf seine Veranlassung das Venenblut der Hundemilz mit dem in der Ohrvene. Zumeist war das letztere erheblich ärmer an Lymphocyten. In Übereinstimmung mit den Befunden von KOSCHELEFF stieg nach intra-venöser Einspritzung von Adrenalin oder Pilokarpin die Gesamtleucocytenzahl in der Milzvene bedeutend *stärker* an als in der Ohrvene, wobei die Lymphocyten prozentual besonders stark zunahmen.

Wenn auch an sich die Bildung von weißen Blutkörperchen in der Milz sehr wahrscheinlich ist, so dürfen wir dies auf Grund der bisher vorliegenden Befunde noch nicht mit aller Sicherheit annehmen. Denn es könnten die Dinge auch so liegen, daß die weißen Blutkörperchen, genau so wie die roten, in der Milz bloß abgefangen und gelegentlich in größeren Mengen abgegeben werden.

d) Das Verhalten der Milz gegenüber den übrigen Blutbestandteilen.

Recht dunkel ist die Beziehung der Milz zu den *Blutplättchen*. BAUTZMANN und CORI fanden im Milzvenenblut weniger Thrombocyten, als in der Schenkelarterie, HOLLOWAY und BLACKFORD vermochten beim Vergleich von Milzvenen- und Milzarterienblut keinen Unterschied aufzufinden.

Als unentschieden ist auch die häufig aufgeworfene Frage anzusehen, ob die Milz einen Einfluß auf die Gerinnung nimmt. BERNHARD und WÖHLISCH fanden, daß die Blutgerinnung durch Entfernung der Milz in *keiner Weise* beeinflußt wird. OHARA berichtet in einem gewissen

Gegensatz dazu, daß bei Injektion von Milzpreßsaft bei entmilzten Tieren eine Verkürzung der Blutgerinnungszeit bewirkt wird. In Übereinstimmung damit steht eine gelegentliche Beobachtung von RAUTMANN, daß sich beim Aufziehen des Milzvenenblutes, das nach einer Adrenalininjektion entnommen wird, in den Erythrocytenzellen besonders rasch Blutgerinnsel bilden. Wegen der Bedeutung der Milz bei Bildung der Antikörper verweise ich auf einen Aufsatz von PASCHKIS und die Handbücher der Hygiene.

### 3. Die Folgen der Milzentfernung.

Die Wegnahme der Milz bedeutet, wie schon hervorgehoben wurde, *keinen lebensgefährlichen Eingriff*. Menschen und Tiere, bei denen dieses Organ auf operativem Wege entfernt wurde, zeigen keine irgendwie auffälligen Folgeerscheinungen. Interessant ist, daß Entmilzungsversuche durchaus nicht neu sind<sup>1)</sup>. Schon PLINIUS war bekannt, daß Hunde eine Milzexstirpation überstehen können. Ja, es wird sogar erzählt, daß man in alten Zeiten den Läufern die Milz entfernte, um ihnen das unangenehme Milzstechen bei heftigen Bewegungen nach Einnahme der Mahlzeit zu ersparen<sup>2)</sup>.

Systematische Exstirpationsversuche unter allen Kautelen der Asepsis sind allerdings erst in neuerer Zeit angestellt worden. Dabei stellte sich heraus, daß die Entfernung der Milz von den meisten Arten sehr gut vertragen wird. Ratten scheinen hier eine Ausnahme zu machen. Von verschiedenen Autoren, durchaus nicht allen, wird berichtet (vgl. LEPEHNE und DANOFF (1), daß Ratten die Entfernung der Milz höchstens 10 Tage überleben. Es bedarf der Aufklärung, worauf diese große Empfindlichkeit zurückzuführen ist. Da die Tiere nach übereinstimmenden Angaben nur sehr schwer abzuhalten sind, ihre Bauchwunde in Ruhe zu lassen, so könnte an eine weitere Schädigung des Organismus durch Zerren und Reißen an dem frischen Operationsfelde gedacht werden. DANOFF berichtet, daß Ratten nicht nur die Bauchwunde aufreißen, sondern auch die Därme vorziehen und auffressen. Die Tiere gehen aber auch ein, wenn man die Wunde vor einer Alteration schützt. Weitere Versuche müssen hier Klarheit schaffen, warum Ratten eine Entfernung der Milz so schlecht überstehen.

Wird aber auch die Exstirpation im allgemeinen gut vertragen, so verhält sich der milzlose Organismus doch etwas anders als derjenige, der das Organ in völlig funktionsfähigem Zustande besitzt.

<sup>1)</sup> Vergleiche hier die Zusammenstellung in dem Kapitel „Die Milz“ aus dem Lehrbuch der Physiologie des Menschen von G. v. BUNGE 2, 298ff. 1901. Leipzig.

<sup>2)</sup> Vgl. S. 522.

## a) Allgemeine Erscheinungen.

Eine der ersten Fragen, die sich aufwirft, ist die, ob die Milz für den *heranwachsenden Organismus* von Bedeutung ist oder nicht. Sie läßt sich vorerst nicht mit völliger Sicherheit beantworten. Einzelne Autoren fanden, daß entmilzte Tiere gegenüber normalen im *Wachstum zurückbleiben*, während dies von anderer Seite nicht bestätigt werden konnte. Der Kampf der Meinungen in dieser Frage schleppt sich bis in die neueste Zeit.

TIZZONI exstirpierte die Milz bei jungen Kaninchen und beobachtete die Tiere durch längere Zeit (240 Tage). Das Wachstum war un-gehemmt. Die entmilzten Tiere zeugten normale Junge. Ebenso ver-tragen nach KURLOW Meerschweinchen die Milzentfernung leicht und pflanzen sich wie normale fort. DASTRE entfernte die Milz bei jungen *Hunden, Katzen, Ratten* und *Meerschweinchen*, fand aber keinen Unter-schied im Wachstum gegenüber normalen Tieren des gleichen Wurfs. Ebenso kam GROSSENBACHER auf Grund sehr sorgfältiger Wägungs- und Messungsversuche zu dem Ergebnis, daß die Milz *keinen* Einfluß auf das Wachstum von Hunden ausübt. Das gleiche fanden in neuerer Zeit HENN, HOLLOWAY und BLACKFORD, SMITH und ASCHAM sowie TAKAGI. Die entmilzten Tiere entwickelten sich stets gleich gut wie die normalen. Hier ist auch die Angabe CARPENTERS anzuführen, der einen fünfjährigen Knaben längere Zeit hindurch beobachtete, dem aus Krankheitsursachen die Milz entfernt worden war. Das Kind zeigte *keine Wachstumsstörungen*.

Dagegen berichten DRÖGE sowie DUCUING und SOULA (1) von ge-ringen Wachstumsveränderungen bei milzlosen Tieren. Gehen wir von der Annahme aus, daß in allen Fällen mit gleicher Sorgfalt operiert wurde, so *könnte* der Unterschied in den Angaben der letztgenannten Autoren gegenüber allen anderen auf einer *ungenügenden* Ernährung beruhen. Es ist eine Tatsache, auf die wir noch eigens einzugehen haben, daß entmilzte Tiere einen größeren Bedarf an Nahrungsmitteln haben als normale. Eine Ernährung, die ihrer Quantität und Qualität nach für normale Individuen gerade ausreichend ist, braucht deshalb für die entmilzten nicht mehr zu genügen.

Übereinstimmend wird aber von allen Autoren berichtet, daß die Tiere mit entfernter Milz *weniger leistungs- und widerstandsfähig* sind (SILVESTRI). Dies scheint sich nun weniger auf die Muskelleistungen und deren Gewandtheit zu beziehen. Denn sonst wäre ja nicht zu verstehen, daß man Läufer in früherer Zeit entmilzt hat, wenn sich nach Entmilzung eine merkliche Abnahme der Körperkraft oder der Behen-digkeit ergeben hätte. Nach Versuchen von MACHT und FINESILVER scheint es ja geradezu, als ob die Milz einen *hemmenden* Einfluß auf die körperlichen Leistungen ausüben würde. Denn in ihren Versuchen

zeigten entmilzte Ratten beim Klettern über ein Seil eine *größere Behendigkeit* als Tiere, die die Milz noch besaßen oder zur Kontrolle laparotomiert waren, ohne daß sonst ein weiterer Eingriff stattgefunden hätte. Sollte das mit dem Milzstechen der Läufer zusammenhängen, von dem vorhin die Rede war?

Wohl aber zeigte sich, daß entmilzte Tiere gegenüber mannigfachen Veränderungen in der Umwelt und in der Zusammensetzung ihrer Nahrung sehr viel empfindlicher sind. STREULI, der unter der Leitung von ASHER arbeitete, fand, daß *entmilzte* Ratten gegenüber einer Senkung des Luftdrucks in der pneumatischen Kammer sehr viel empfindlicher sind als normale Tiere. Bei einem Druck von 360 mm Hg zeigten entmilzte Tiere eine hochgradige Dyspnoe, während die Kontrollen noch keine bedrohlichen Erscheinungen aufwiesen. Offenbar vertragen operierte Tiere den Sauerstoffmangel sehr schlecht, was sich mit den Beobachtungen von DANOFF (1, 2) deckt, der eine Steigerung des Grundumsatzes bei milzlosen Tieren fand.

Auffallend ist die Empfindlichkeit milzloser Tiere gegenüber Hunger (RICHEL [2]) und vitaminfreier Nahrung (RICHEL [3]), die sehr schlecht vertragen werden. Vor allem sollen aber entmilzte Tiere Infektionskrankheiten sehr viel leichter erliegen als wie die normalen (vgl. MANN). Dies hängt natürlich damit zusammen, daß die Milz die Bildungsstätte vieler Antikörper ist.

Ferner konnte gezeigt werden, daß entmilzte Tiere einer *Vergiftung* gegenüber wehrloser sind. In überzeugender Weise hat dies BARCROFT (1) dargetan. Setzt man nämlich normale, laparotomierte und entmilzte Meerschweinchen gleichzeitig in eine Kammer mit CO, so tritt der Tod bei den *entmilzten* Tieren am *raschesten* ein. Wesentlich später verenden die laparotomierten Tiere, die nur eine vernähte Schnittwunde in der Bauchgegend besitzen, ohne daß ein weiterer Eingriff vorgenommen worden wäre. Als letzte sterben die normalen. Der tödliche Gasgehalt im Blute ist aber bei allen der gleiche, so daß man nicht etwa sagen kann, daß die einen davon mehr aufgenommen haben als die anderen. Aus diesen Versuchen geht unzweideutig hervor, daß der Organismus ohne Milz einer Vergiftung mit CO schutzloser gegenübersteht, als derjenige, der dieses Organ noch besitzt. Bei den entmilzten Tieren fehlt dasjenige Organ, das regulierend in den Kreislauf eingreifen kann.

#### b) Das Verhalten anderer Organe.

Wenn der Verlust der Milz vom menschlichen und tierischen Körper im allgemeinen ohne größere Beschwerden ertragen wird, so mag das darauf beruhen, daß er über eine Anzahl anderer Organe verfügt, welche im gegebenen Falle sofort für die Milz eintreten können. Wie weit damit ein vollwertiger Ersatz geschaffen wird, muß allerdings vorerst dahingestellt bleiben.

Von verschiedenen Seiten wurde nämlich darüber berichtet, daß nach Entfernung der Milz *Gewebe im Körper aufzutreten* und zu *wuchern* pflegen. Es läßt sich aber nicht leugnen, daß wir uns hier auf ganz unsicherem Boden befinden; denn die Angaben der verschiedenen Autoren lauten ganz widersprechend. Noch in neuester Zeit berichten SILVESTRINI sowie NISHIKAWA und TAKAGI über Veränderungen in der *Leber* nach Milzentfernung. Danach wird eine große Menge von Ersatzgewebe gebildet, das die gleiche Funktion haben soll wie das entfernte Organ. Von ähnlichen Erscheinungen berichtet auch v. STUBENRAUCH beim Menschen, wobei besonders bemerkenswert ist, daß milzähnliche Tumoren in der Bauchhöhle wachsen. Gerade beim Menschen müssen solche Befunde mit einer gewissen Vorsicht aufgenommen werden, weil ja bei diesen die Milz meist nur aus einer Krankheitsursache entfernt wird. Deswegen besitzen Versuche an Tieren hier eine sehr viel größere Beweiskraft, und da wird von den meisten Autoren übereinstimmend berichtet, daß die Reaktion des Organismus auf Milzentfernung, wenn sie sich überhaupt in Wucherungen von Gewebsanteilen in der Leber äußert, doch außerordentlich geringfügig ist (SCHMIDT sowie MEYER). Es bestehen aber ohne Zweifel sehr wichtige und innige Beziehungen zwischen der Milz und anderen Organen, vor allem der *Leber*. Es ist das große Verdienst ASCHOFFS und seiner Schule, auf diesen Zusammenhang aufmerksam gemacht zu haben. Und zwar sind es die KUPFFERschen Sternzellen der Leber, die wegen ihrer nahen Verwandtschaft zu den Reticulum-, den Pulpazellen und Sinusendothelien der Milz geradezu ein „Milzgewebe in der Leber“ genannt werden können. Diese vermögen die Milz bei den *Vögeln* schon unter *normalen* Bedingungen, bei den Säugetieren unter verschiedenen pathologischen Zuständen zu unterstützen. Auch ersetzen sie die Funktion der Milz nach Entfernung, indem sie lebhaft rote Blutkörperchen phagocytieren und Eisen in sich aufspeichern <sup>1)</sup>).

### c) Die Veränderungen des Blutbildes.

Das Verhalten des Blutes im entmilzten Organismus hat von jeher die größte Aufmerksamkeit auf sich gelenkt. Die einen Autoren berichten über eine *Abnahme*, die anderen über *Zunahme* der geformten Bestandteile des Blutes nach Entfernung der Milz. Je nach dem Ergebnis der Zählung der Blutkörperchen wurde auf deren Bildung oder Zerstörung in diesem Organ geschlossen. EMELJANOW fand nach Entmilzung von Hunden, VULPIUS nach Milzexstirpation bei Kaninchen, daß die Zahl der roten Blutkörperchen sinkt, während die der weißen

<sup>1)</sup> Vergleiche auch ASHER, L. und EBNOETHER, G.: Beiträge zur Physiologie der Drüsen. 24. Fortgesetzte Beiträge zur Lehre von der Funktion der Milz. Das Zusammenwirken von Leber und Milz. Biochem. Zeitschr. 72, 416. 1916.



eine Steigerung erfährt. Zu dem gleichen Ergebnis gelangten auch PUGLIESE (7) und LUZZATTI. In den Versuchen von LAUDENBACH trat die Abnahme der roten Blutkörperchen und des Hämoglobins erst 2—3 Monate nach der Operation ein und erreichte den höchsten Grad im 4. Monat. Dabei sanken Blutkörperchenzahl und Hämoglobingehalt auf etwa 20 vH. der Norm. Es müssen also neben der Milz noch andere blutbildende Organe vorhanden sein, welche imstande sind, sofort für sie einzutreten. Die größte Rolle unter diesen spielt das Knochenmark, das sich bei der Sektion der entmilzten Tiere besonders an den Epiphysen kirschtrot zeigte. Werden entmilzte Tiere durch Aderlässe anämisch gemacht, so regenerieren sie wohl die Blutkörperchen, meist aber langsamer als die normalen.

Im Gegensatz zu den bisher angeführten Befunden stehen die Angaben von BOTTAZZI und GABBI, welche bei jungen Hunden bzw. Kaninchen nach Entmilzung eine Zunahme der roten Blutkörperchen und des Hämoglobingehaltes fanden. PATON, GULLAND und FOWLER kamen auf Grund ihrer Versuche an Hunden, Katzen und Kaninchen zu dem Ergebnis, daß die Milz so gut wie *keinen Einfluß* auf die Blutbildung hat. Die Zahl der roten Blutkörperchen erfährt nach Entmilzung *keine Veränderung*. Das gleiche fanden auch PORT sowie PAPPENHEIM und FUKUSHI. Die Entmilzung von Fischen ändert nach POUCHET das rote Blutbild nicht.

Eine Aufklärung der zahlreichen Widersprüche unter den Angaben der Autoren brachten Untersuchungen von ASHER (2). Bei diesen hat sich nämlich herausgestellt, daß es beim milzlosen Tier von der Zufuhr des *Eisens* abhängt, ob seine Blutkörperchenzahl und damit der Hämoglobingehalt sinkt oder nicht. Füttert man nämlich zwei Hunde durch längere Zeit gleichmäßig mit *eisenarmer* Nahrung und entmilzt dann den einen, so gehen bei diesem die Blutkörperchenzahl und der Hämoglobingehalt sofort auf etwa 50 vH herunter. Dieser Unterschied zwischen entmilztem und normalem Tier bleibt bei andauernd eisenarmer Ernährung stationär. Andererseits kann man nach Entmilzung durch Zufuhr von größeren Mengen von Eisen die Zahl der roten Blutkörperchen und den Hämoglobingehalt sogar steigern (SOLLBERGER, DUBOIS). Durch diese Untersuchungen lösen sich die widerspruchsvollen Ergebnisse, indem offenbar diejenigen, welche keinen Unterschied zwischen normalen und entmilzten Tieren in der Blutzusammensetzung fanden, unwissentlich *eisenreiche*, diejenigen, welche einen solchen feststellten, unwissentlich *eisenarme* Kost verabfolgten.

Während die Zahl der roten Blutkörperchen und der Hämoglobingehalt bei entsprechender Ernährung der Tiere nach Entmilzung keine Veränderung erfährt, wird übereinstimmend über eine *Zunahme der weißen Blutkörperchen* berichtet (vgl. EMELJANOW und VULPIUS). SELINOFF und USKOFF fanden beim Hunde vor allem eine Vermehrung der

reifen Formen, während KURLOFF bloß die Zahl der Lymphocyten vergrößert sah. ASHER (9) und MESSERLI beobachteten kurz nach der Entmilzung eine Leucocytose, die später in eine Lymphocytose übergang.

d) Die Verwertung der Abbauprodukte des Blutfarbstoffs.

Auf Grund zahlreicher Untersuchungen ist nicht zu zweifeln, daß rote Blutkörperchen in der Milz zerstört werden. Es steht dann zu erwarten, daß ihre Bestandteile in diesem Organ in *reichlicherer Menge* angetroffen werden als an anderer Stelle. Hier ist in erster Linie an die Abbauprodukte des Blutfarbstoffs zu denken, vor allem an dessen *Eisen*. Nun ist es schon eine alte Erfahrung, daß der Eisengehalt der Milz verhältnismäßig sehr viel größer ist als der anderer Organe. Außerdem kommen hier, wie NASSE genauer beschrieben hat, spezifisch eisenhaltige Zellen vor, die Siderocyten. In neuerer Zeit ist TOMINAGA unter der Leitung von ASHER (7) der Frage nach dem Eisengehalt der Milz von neuem nachgegangen und hat gefunden, daß dieses Organ bei *Ratten* am *eisenreichsten* ist.

Diese Tatsachen waren es, die den Gedanken nahelegten, ob die Milz etwa eine besondere Bedeutung im Eisenstoffwechsel besitzt<sup>1)</sup>. Man muß dabei den Eisengehalt in Harn und Kot der Tiere, die zu Versuchszwecken herangezogen werden, aufs genaueste untersuchen. Dieses Verfahren ist zweifellos genauer als die Zählung der Blutkörperchen oder die Bestimmung der Hämoglobinmenge. GROSSENBACHER und ZIMMERMANN haben nun gefunden, daß die tägliche Eisenausscheidung bei entmilzten Hunden *wesentlich größer* war als bei normalen. Das normale Tier scheidet im Durchschnitt täglich 10 mg, das entmilzte 24 mg Eisen aus, also fast das  $2\frac{1}{4}$ fache. Die größte tägliche Ausscheidung beim normalen betrug 11,2 mg, beim milzlosen 29,2 mg Eisen.

Bemerkenswert ist, daß die vermehrte Ausscheidung von Eisen auch noch 11 Monate nach Entfernung der Milz festgestellt werden konnte. Es handelt sich also nicht etwa um eine vorübergehende Erscheinung; auch ist sie nicht etwa 4—5 Wochen nach Milzentfernung durch das Eingreifen anderer Organe zu kompensieren. Durch subcutane Zufuhr von Eisen wird der Unterschied in der Eisenausscheidung eines normalen und entmilzten Tieres *nicht* beeinflusst. Ebenso ist das Ergebnis unabhängig davon, ob man die Tiere mit Fleisch füttert oder sie hungern läßt. Der Unterschied in der Eisenausscheidung konnte also nicht auf eine schlechtere Nahrungsausnutzung bei den entmilzten Tieren zurückgeführt werden. Ferner zeigte sich, daß bei Zerfall von Körpersubstanz, der durch ungenügende oder fehlende

<sup>1)</sup> Vergleiche hier auch FREYTAG, F.: Beziehungen der Milz zur Reinigung und Regeneration des Blutes. PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol. 120, 517. 1907.

Eiweißzufuhr bewirkt wird, sowohl beim normalen als auch beim entmilzten Tier eine starke Steigerung der Eisenausscheidung eintrat. Dieser Befund lehrt, daß der Organismus bei Inangriffnahme seiner eigenen Körpersubstanz auch Eisen mobilisiert. Doch ist dabei die Ausscheidung von Eisen beim entmilzten Tiere sehr viel größer als beim normalen.

Aus all diesen Versuchen geht unzweideutig hervor, daß die Milz einen Teil des im Stoffwechsel frei werdenden Eisens zurückbehält und verarbeitet. Sie ist ein *Organ* des *Eisenstoffwechsels*, vorzüglich mit der Aufgabe, das Eisen, das bei der Zerstörung der roten Blutkörperchen frei wird, zu speichern und im *Bedarfsfall* auch *wieder abzugeben*.

Eine wertvolle Bestätigung erhielten die angeführten Versuche durch Feststellungen am Menschen von BAYER. Dieser Forscher konnte durch Vergleich von zwei Menschen, von denen dem einen wegen Milzruptur das Organ entfernt worden war, nachweisen, daß unter sonst ganz genau gleichen Ernährungsbedingungen der milzlose pro Kilogramm Körpergewicht erheblich mehr Eisen ausscheidet<sup>1)</sup>.

Durch diese Ermittlungen fand eine Beobachtung von GAMBARTI aus dem Jahre 1902 die Bestätigung. GAMBARTI, der an Fröschen experimentierte, fand, daß die Entfernung der Milz den *Eisengehalt des Körpers* erniedrigt. Die wahre Ursache dieser Erscheinung ist ihm aber völlig entgangen.

In neuerer Zeit ist ASHER (5) nochmals auf die Frage der Eisenspeicherung in der Milz zurückgekommen. Dies geschah unter dem Einfluß von Arbeiten von AUSTIN und PEARCE sowie PEARCE, KRUMHAAR und FRAZIER, die darauf hinwiesen, daß die Milzexstirpation nicht immer zu einer erhöhten Eisenausscheidung aus dem Organismus führt. NAKAYAMA stellte deshalb unter ASHERS Leitung erneut Studien über den Eisenstoffwechsel von Hunden vor und nach der Entmilzung an. In einzelnen längeren Versuchsperioden wurde die Eisenausscheidung im Hungerzustande und dann bei einer eisenarmen und eisenreichen Nahrung untersucht. Bei einem Tier hatte die Entfernung der Milz keinen Einfluß auf die Höhe der Eisenausscheidung, bei einem zweiten war dagegen die Eisenausscheidung nach der Entmilzung *deutlich erhöht*. Es läßt sich also nicht mehr bezweifeln, daß der Organismus durch die *Anwesenheit der Milz vor einer Verarmung an Eisen* geschützt wird; allerdings kann auch nicht geleugnet werden, daß wir vorerst nicht alle Bedingungen kennen, unter denen nach Entfernung der Milz eine Eisenausschwemmung eintritt. ABELOUS, MOOG und SOULA (3) fanden in völliger Übereinstimmung mit den Ergebnissen der ASHERSchen Schule, daß splenektomierte Mäuse gegenüber den

<sup>1)</sup> Vergleiche auch SCHMIDT, M. B.: Der Eisenstoffwechsel nach Milzausschaltung. Zentralbl. f. Pathol. 25, 156. 1914.

normalen Kontrollen weniger Eisen, aber auch weniger Calcium und Phosphor enthalten. Daß die Milz normalerweise das Eisen aufstapelt, ergibt sich auch aus einem weiteren Befunde. Es stellte sich nämlich heraus, daß entmilzte Tiere die Erscheinung der Siderose der inneren Organe, besonders der *Leber*, in sehr weit höherem Grade aufweisen als normale. Bei erhöhter Eisenzufuhr ist der Unterschied zwischen milzlosen und normalen Tieren besonders auffällig. Tauben und Meer-schweinchen, denen nach Entmilzung Eisen injiziert wird, weisen hochgradige Siderose der inneren Organe auf (CHEVALLIER [1]). Daraus ergibt sich, daß die Milz auch regulierend in den Eisenstoffwechsel eingreift, indem sie diese Siderose verhindert, also eine Art von Eisenablagerung in den Zellen, die für den Organismus ganz ohne Bedeutung ist. CHEVALLIER (2) weist darauf hin, daß es zwei Arten von Eisenablagerungen gibt: Eine Ablagerung in den Zellen der parenchymatösen Organe und eine in den Makrophagen. Beide können sich nebeneinander finden. Das milzlose Tier soll eine parenchymatöse, das normale eine Makrophagensiderose, bei der das Eisen assimiliert wird, zeigen (vgl. hierzu RETTERER).

Die Aufarbeitung der roten Blutkörperchen bzw. des Hämoglobins in der Milz geht aber nicht allein aus der Aufstapelung von Eisen in der Milz und der Störung des Eisenstoffwechsels beim entmilzten Organismus hervor. Es zeigte sich nämlich auch, daß Tiere mit entfernter Milz eine *Galle* absondern, die nicht in normaler Weise zusammengesetzt ist. Es fehlt darin vor allem ein gewisser Betrag an Eisen (PUGLIESE (1, 2, 3)). Dies läßt sich ohne Schwierigkeit verstehen, und zwar aus *zwei Gründen*, einmal fehlt das Eisendepot und zum zweiten findet der Abbau der roten Blutkörperchen nur noch in der Leber, also fürs erste wenigstens in geringerem Maße, statt.

Die Galle entmilzter Tiere ist aber auch arm an *Gallenfarbstoff*. PUGLIESE (4, 5, 6) hat dies an entmilzten Hunden gefunden. Die Milz hat also auch die Funktion, die Stoffe, welche die Leberzellen für die Erzeugung des Gallenfarbstoffs benutzen, zu liefern. Fehlt sie, so erhält die Leber eine kleinere Menge von Blutfarbstoff und sondert dann auch eine kleinere Menge von Gallenfarbstoff ab. PUGLIESES Befunde wurden von CHARRIN und MOUSSU, GOTO und INLOW bestätigt. Er konnte sie gegen Angriffe von PAULESCO (1, 2) aufrechterhalten (8); in vollkommener Übereinstimmung mit seinen Angaben stehen die Befunde von EPPINGER und die in neuerer Zeit bei Durchströmungsversuchen gefundene Tatsache, daß die Milz Bilirubin bildet (ERNST und SZAPPONYOS).

#### e) Die Veränderungen im Stoffwechsel.

Die Milz übt, wenn auch die Größe der Umsetzungen in ihr selbst keine beträchtliche ist (VERZÁR, MARINO und DELAUNEY und SÉRÉGE),

einen Einfluß auf die Größe des Stoffwechsels aus<sup>1)</sup>. Wir befinden uns hier allerdings auf einem Weg, der noch in den Anfängen steckt, bei weiterer Verfolgung aber wahrscheinlich zu wichtigen Ergebnissen führen wird. RICHET (4) hatte beobachtet, daß der Nahrungsbedarf entmilzter Hunde nahezu ein Drittel größer ist als der normaler. Sie sind gefräßiger und zeigen leicht Gewichtsabnahmen, wenn ihnen eine Nahrung zugeführt wird, die für ein normales Tier ausreicht. Auch scheiden sie reichliche Mengen von Kot und Harn aus. Sichere Rückschlüsse auf den Anteil der Milz am Stoffwechsel konnten daraus nicht gezogen werden.

Bei Untersuchungen *des Stoffwechsels* von Ratten gelangte DANOFF (1, 2) zu greifbaren Ergebnissen. Es stellte sich heraus, daß der *Grundumsatz* nach Entfernung der Milz *erheblich gesteigert* wird. Von Tag zu Tag nach der Operation wachsen die Mengen des verbrauchten

Tabelle 7. O<sub>2</sub>-Verbrauch und CO<sub>2</sub>-Bildung in g pro Stunde und kg Körpergewicht von Ratten vor und nach der Entmilzung. Nach DANOFF.

	Sauerstoff	Kohlensäure
vor der Operation	2,18	2,25
am 3. Tage hernach	2,60	2,71
„ 5. „ „	2,88	3,02
„ 7. „ „	3,31	3,46

Sauerstoffs und der gebildeten Kohlensäure. In Tabelle 7 sind die Zahlenwerte eines typischen Versuches zusammengetragen. Die respiratorischen Koeffizienten bleiben vor und nach der Operation gleich. Es handelt sich also nur um eine *quantitative, nicht um qualitative Änderung* des *Stoffwechsels*.

Man kann aus diesen Versuchen den Schluß ziehen, daß das *Vorhandensein der Milz* den *respiratorischen Stoffwechsel hemmt*, während ihn die *Wegnahme fördert*. Die Milz verhält sich da genau umgekehrt wie die Schilddrüse. In Übereinstimmung mit diesen Befunden steht auch die Beobachtung einer stärkeren Ausscheidung von Stickstoff bei milzlosen Tieren (ASHER und BERNET [3]).

Aus einer Anzahl von Untersuchungen scheint hervorzugehen, daß die Milz auch einen *Einfluß* auf den *Kohlehydratstoffwechsel* hat. Nach Entfernung der Milz *steigt* im Laufe des nächsten Monats der Blutzucker im Blutplasma um etwa 50 vH an (BIERRY, RATHERY und LEVINE). Nach DUCUING, ROUZAUD und SOULA hält allerdings der Anstieg des Blutzuckers nach Milzexstirpation nur kurze Zeit an. VERDOZZI und TOGARA fanden ferner eine *Zunahme von Glykogen* in der Leber nach Milzexstirpation.

<sup>1)</sup> Vergleiche hier HELLY, KONRAD: Die Milz als Stoffwechselorgan. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 31, 6. 1921. — EPPINGER, H.: Ebenda 31, 33. 1921.

In Übereinstimmung mit den Angaben über eine Steigerung des Blutzuckers nach Entfernung der Milz steht auch ein Befund von ARTOM über den Kohlehydratabbau in der Milz. Bei Durchströmungsversuchen an der Milz zeigte sich, daß ein Teil der Glukose, die der kreisenden Flüssigkeit zugesetzt war, *verschwindet*. Soweit die bisher vorliegenden Befunde einen Schluß gestatten, findet in der *Milz* unter *normalen Verhältnissen* ein *Kohlehydratabbau* statt.

Ein eigenartiges Licht auf den Einfluß der Milz auf die Stoffwechselforgänge wirft auch ein Befund von ASHER-GUTKNECHT. Schaltet man bei der Ernährung von Hunden die Kohlehydrate vollkommen aus, so kommt es zu einer *gesteigerten Azetonbildung*. Entfernt man unter diesen Bedingungen die Milz, so ist nunmehr die Azetonausscheidung gegenüber dem normalen Tiere deutlich vermindert. Daraus kann man den Schluß ziehen, daß die Milz auf die Azetonbildung in der Leber aktivierend wirkt. In Übereinstimmung damit steigern Milzextrakte die Azetonbildung in der durchbluteten Leber (KOBAYASHI). Damit ist ein neuer Beweis für die Beziehungen zwischen Milz und Leber gegeben, von denen ja schon wiederholt die Rede war.

Die Milz nimmt auch einen Einfluß auf den *Cholesterinstoffwechsel*. KING und SOPER hatten nach Entmilzung eine Erhöhung des Cholesteringehaltes im Blut gefunden. ABELOUS und SOULA (4) beobachteten bei aseptischer Autolyse der Milz eine Zunahme des Cholesterins in der Pulpa. Sie (2, 5, 6) nehmen eine Bildung von Cholesterin in der Milz als erwiesen an, seit sie zeigen konnten, daß das Serum normaler Hunde, das 5—6 Stunden nach einer fettreichen Mahlzeit entnommen wird bei gewöhnlicher Temperatur innerhalb 5—6 Tagen eine Cholesterinzunahme aufweist. Das Serum entmilzter Hunde zeigt dagegen in der gleichen Zeit eine Verminderung. Auch bleibt die Hypercholesterinämie, die nach Einbringen von Salzsäure ins Duodenum bei einem normalen Tiere zu verzeichnen ist, beim entmilzten aus (ABELOUS und SOULA (4) sowie DUCUING [2, 3], ROUZAND und SOULA).

Die Milz sollte auch eine Beziehung zur *Magen-Darm-Verdauung* haben. Der Gedanke eines solchen Zusammenhangs lag nahe, seit SCHÖNFELD die Volumzunahme der Milz gefunden hatte, deren Maximum in die fünfte Stunde nach der Nahrungsaufnahme fällt. Die periodisch vor sich gehende Schwellung der Milz hat SCHIFF (2) als Stütze für seine Hypothese benützt, wonach die Sekretion eines verdauungstüchtigen Magen- und Pankreassaftes nach einer „*Ladung*“ des sezernierenden Organs stattfindet. Diese sollte unter Vermittlung der *Milz* vor sich gehen, und zwar aus zwei Gründen. Die Milzschwellung sollte zeitlich mit der Pankreasladung zusammenfallen und eine Entfernung der Milz dem pankreatischen Saft die Fähigkeit der Eiweißverdauung nehmen. Der lange Streit über die Richtigkeit der SCHIFF-

schen Annahme (vgl. SEEMANN und MOLLOWS<sup>1)</sup>) ist heute als entschieden anzusehen. Nach sorgfältigen Beobachtungen verschiedener Forscher (INLOW [1, 2], PRYM, TRAMPEDACH, MOLLOWS u. a.) an Magen- und Duodenalfistelhunden übt *die Milz weder auf die Magen- noch auf die Pankreasverdauung einen Einfluß* aus.

#### 4. Milztransplantation und Wirkung von Milzextrakten.

Der vorliegende Bericht über die Wirkungsweise der Milz wäre kein vollständiger, wenn nicht noch einiges über die Milztransplantation und den Einfluß von Milzextrakten gesagt würde. Nach den bisher vorliegenden Befunden scheint das Anwachsen eines Milztransplantates nicht leicht zu gelingen (KAWAMURA). In allen Fällen, in denen die Einheilung glückt, beginnen die transplantierten Stücke zu wuchern, wenn man die Milz entfernt (MARNIE und MANLEY).

Die Wirkungsweise von Milzextrakten (Auszüge von Milzgewebe mit 0,85 vH NaCl-Lösung) ist noch recht dunkel. Von verschiedenen Seiten wird berichtet, daß nach ihrer Eingabe die Zahl der roten Blutkörperchen zuerst abnimmt und dann allmählich eine Steigerung erfährt (vgl. BRINKMANN, DORNS, EDDY, LEAKE). Ein durch geeignete Behandlung aus der Milz gewonnenes „Lienin“ *steigert* nach ROTHLIN und STERN den *Tonus* des Herzens und der glattmuskeligen Organe.

#### Literatur.

- ABELOUS, J. E. (1): Sur la fonction de la cholestérine dans la pulpe splénique in vitro. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 83, 663. 1920.  
 — (2): La fonction cholestérinogène de la rate. Arch. de intern. de physiol. 18, 42. 1921.  
 —, MOOG und SOULA (3): La splénectomie et la déminéralisation de l'organisme. Cpt. rend. des séances de l'acad. des sciences 178, 2006. 1924.  
 — et SOULA, L. C. (4): Fonction cholestérinogène de la rate. Ibid. 170, 619. 1920.  
 — (5): Fonction cholestérinogène de la rate. Ibid. 83, 455. 1920.  
 — (6): La fonction cholestérinogène de la rate. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 176, 1850. 1924.

<sup>1)</sup> Hier seien noch einige weitere Arbeiten angegeben, die mit dem Streit in Zusammenhang stehen und bei MOLLOWS nicht zitiert sind: HERZEN, A. und PILPOUL, P.: Estomac, rate et pancréas. Journ. de physiol. 4, 625. 1902. — RETTGER, L. F.: Experiments on the relation between the spleen and the pancreas. Americ. Journ. of physiol. 6, 14. 1902. — MENDEL, L. B. and RETTGER, L. F.: Experimental observations on pancreatic digestion and the spleen. Ebenda 7, 387. 1902. — CAMUS, L. et GLEY, E.: A propos de l'action de la rate sur le pancreas. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 54, 800. 1902. — FROUIN, A.: La rate exerce-t-elle une action sur la transformation intrapancréatique du zymogène en typsiue? Ebenda 54, 798. 1902.

- ARTOM, C.: Über die Verwandlung von Glykose in überlebenden Organen III. Einwirkung der Milz auf in ihr kreisende Glukose. *Atti di Reale acad. dei Lincei Roma* 5, 513. 1916.
- ASCHOFF, L.: Das reticulo-endotheliale System. *Ergebn. d. inn. Med.* 26, 1. 1924.
- ASHER, L. (1): Über den Thrombiningehalt des Knochenmarks und über die Beziehungen zwischen Schilddrüse und Knochenmark. *Verh. Schweiz. Nat.-Ges. L. T.* 308. 1918.
- (2): Die Funktion der Milz. *Dtsch. med. Wochenschr.* Nr. 27. 1911.
- (3): Beiträge zur Physiologie der Drüsen. *Mitt.* 53; BERNET, E.: Die Funktion der Milz, insbesondere bei normalem und erhöhtem Sauerstoffbedarf. *Biochem. Zeitschr.* 128, 251. 1922.
- (4): Beiträge zur Physiologie der Drüsen. *Mitt.* 56: GUTKNECHT, E.: Über den Einfluß der Milz auf die Azetonurie beim Hunde, ein Beitrag zur Lehre von der Wechselwirkung zwischen Milz und Leber. *Ebenda* 137, 439. 1923.
- (5): Beiträge zur Physiologie der Drüsen. *Mitt.* 67. NAKAYAMA, K.: Erneute Untersuchungen über die Milz als einem Organ des Eisenstoffwechsels. *Ebenda* 151, S. 119. 1924.
- (6): Beiträge zur Physiologie der Drüsen. *Mitt.* 68: KOBAYASHI MARGOBEI: Die Wechselwirkung zwischen Milz und Leber. *Ebenda* 151, 491. 1924.
- (7): Beiträge zur Physiologie der Drüsen. *Mitt.* 75. TOMINAGA, J.: Untersuchung über den Eisenstoffwechsel in seiner Abhängigkeit von Milz und Ovarien. *Ebenda* 156, 418. 1925.
- und DUBOIS, M. (8): Beiträge zur Physiologie der Drüsen. *Mitt.* 31: Über Zusammenwirken von Milz, Schilddrüse und Knochenmark. *Ebenda* 82, 141. 1917.
- und MESSERLI, F. H. (9): Beiträge zur Physiologie der Drüsen. *Mitt.* 39: Das Verhalten des weißen Blutbildes beim normalen und schilddrüsen- und milzlosen Tier unter Einwirkung von Sauerstoffmangel. *Ebenda* 97, 40. 1919.
- AUBERTIN, C. H. und CABANIER, H.: De la résistance comparée des globules du sang et de la pulpe splénique aux solutions salines diluées. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* 78, 144. 1915.
- AUSTIN, J. H. und PEARCE, R. M.: The relation of the spleen to blood destruction and regeneration and to hemolytic jaundice XI, The influence of the spleen to iron metabolism. *Journ. of exp. med.* 20, 123. 1914.
- BARCROFT, J. (1): Neue Milzforschungen. *Die Naturw.* 13, 325. 1925.
- and BARCROFT, H. (2): Observations on the taking up of carbon monoxide by the hemoglobin in the spleen. *Journ. of physiol.* 58, 138. 1923.
- , MURRAY, C. D. SANDS, J. (3): The effect of splenectomy on carbon monoxide poisoning. *Ibid.* 59, 37. 1924.
- , ORAHOVATS, D., SANDS, J. and WEISS, R. (4): The influence of the spleen on carbon monoxide poisoning. *Ibid.* 60, 79. 1925.
- BAUTZMANN: Experimentelle Untersuchungen über die Blutplättchen zerstörende Tätigkeit der Milz. *Inaug.-Diss.* Freiburg 1923.
- BAYER, R.: Über die Milz als Organ des Eisenstoffwechsels. *Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chirurg.* 21, 338. 1910; Untersuchungen über den Eisenstoffwechsel in einem Fall von myeloischer Leukämie und Splenektomie. *Ebenda* 22, III u. 532. 1911; Weitere Untersuchungen über die Funktion der Milz, vornehmlich ihre Rolle im Eisenstoffwechsel. *Ebenda* 27. 1921.



- BERNHARD, F.: Röntgenreizbestrahlung der Milzgegend und Blutgerinnung. Arch. f. klin. Chirurg. **130**, 93. 1924.
- BIELING, R. und ISAAK: Experimentelle Untersuchungen über intraarterielle Hämolyse. Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. **25**, 1. 1921.
- BIERRY, H. F. RATHERY et LEVINE, L.: Variations de la glycémie chez le chien après splénectomie. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **91**, 537. 1924.
- BIZZOZERO, G. (1): Die Milz als Bildungsstätte roter Blutkörperchen. Centralbl. f. d. med. Wissensch. S. 273. 1879.
- und SALVIOLI, G. (2): Beiträge zur Hämatologie. MOLESCHOTT'S Untersuchungen zur Naturl. **12**, 595 und **13**, 153; Die Milz als Bildungsstätte roter Blutkörperchen. Centralbl. f. d. med. Wissensch. **16**, 273. 1879.
- und TORRE, A. A. (3): De l'origine des corpuscules sanguins rouges dans les différentes classes des vertébrés. Arch. ital. de biol. **4**, 309 und 329. 1883 und VIRCHOW'S Arch. f. path. Anat. u. Physiol. **95**, 1 u. 26. 1884.
- BOLT, N. A. und HEERES, P. A.: Über den Einfluß der Milz auf die roten Blutkörperchen. Neederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. **66**, 2259. 1922.
- BOTTAZZI, F.: La rate considérée comme un organe hémocytatistique. Arch. ital. de biol. **24**, 462. 1895.
- BRANDT, E.: Zur Kenntnis der Erythrocytenzerstörung in der Milz. Inaug.-Diss. Freiburg 1923.
- BRINKMANN, ALEX.: Über Veränderungen im Blute von Meerschweinchen und Kaninchen, hervorgerufen durch Fütterung mit frischer Ochsenmilz. Acta med. scand. **52**, 689. 1920.
- BROUHA, L.: Action vasomotrice des acides aminés sur quelques organes isolés (rate, corps thyroïde et patte) du chien. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **90**, 634. 1924.
- BULGAK, J.: Über die Contractionen und die Innervation der Milz. VIRCHOW'S Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. **69**, 181. 1877.
- BUROW, R.: Über das Vorkommen eisenhaltiger Lipoiden in der Milz. Biochem. Zeitschr. **25**, 165. 1910.
- BURTON-OPITZ, R.: Über die Strömung des Blutes in dem Gebiete der Pfortader. PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol. **129**, 189. 1909.
- CAPEZZUOLI, C.: Über die eisenhaltigen Körper der Milz. HOPPE-SEYLER'S Zeitschr. f. physiol. Chem. **60**, 10. 1909.
- CARPENTER, H. CH.: Blood findings in a child five years after splenectomy. Arch. of pediatr. **37**, 725. 1920.
- CHARRIN, A. und MOUSSU: Physiologie de la rate (fonction biligénique). Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **140**, 1118. 1905.
- CHEVALLIER, P. (1): La fonction splénique. Presse méd. **31**, 691. 1923.
- (2): Die Milz als Organ der Assimilation des Eisens. VIRCHOW'S Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. **217**, 358. 1914.
- CORI, G.: Zur Klinik und Therapie (Splenectomie) der essentiellen Thrombopenie. Zeitschr. f. klin. Med. **94**, 356. 1922.
- CORPER, H. J.: Die Chemie der Hundemilz. Journ. of biol. Chem. **11**, 27. 1912.
- DANOFF, N. (1): Der Einfluß der Milz auf den respiratorischen Stoffwechsel. Biochem. Zeitschr. **93**, 44. 1919.
- (2): Der Einfluß der Milz auf den respiratorischen Stoffwechsel. Ebenda **93**, 44. 1919.
- DASTRE, A.: Dératement et croissance. Arch. de physiol., sér. 5, **5**, 561. 1893.
- DELAUNAY, H. et SÉRÉGE, H.: Sur l'activité protéolytique et aminoacido-gène de la rate. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **88**, 707. 1923.

- DOWNES, A. W. und EDDY, N. B.: The influence of splenic extract on the number of corpuscles in the circulating blood. *Americ. Journ. of physiol.* **51**, 279. 1920.
- — Further observations on the effects of the subcutaneous injection of splenic extract. *Americ. Journ. of physiol.* **62**, 242. 1922. *Journ. of pharmacol. a. exp. therapeut.* **22**, 75. 1923.
- DREISBACH, M.: Untersuchungen über die osmotische Resistenz der Erythrocyten in der Milzvene. Inaug.-Diss. Freiburg 1923.
- DRÖGE, K.: Über Veränderungen in der chemischen Konstitution des Tierkörpers nach Exstirpation der Milz, der Hoden und des Schilddrüsenapparates. *PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol.* **152**, 437. 1913.
- DUCUING, J. et SOULA, L. C. (1): Sur la physiologie de la rate. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* **91**, 1397. 1924.
- , ROUZAUD, J. et SOULA, C. (2): La cholestérinémie chez des splénectomisés. *Ibid.* **90**, 263. 1924.
- EDDY, N. B.: The internal secretion of the spleen. *Endocrinology* **5**, 461. 1921.
- EHRlich, P.: Über die spezifischen Granulationen des Blutes. *VIRCHOWS Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.* **S. 571**. 1879.
- ELIASBERG, M.: Experimentelle Untersuchungen über die Blutbildung in der Milz der Säugetiere. Inaug.-Diss. Dorpat 1893.
- EMELJANOW, P.: *Arch. des sciences biol. St. Pétersbourg* **1**, **2**, 157. 1893.
- EPPINGER, H. und RANZI: Die hepatolienalen Erkrankungen. Berlin: Julius Springer 1920.
- ERNST, Z. und SZAPPANYOS, B.: Untersuchungen über extrahepatogene Gallenfarbstoffbildung an überlebenden Organen. I. Mitt. Untersuchungen an überlebender Milz. *Biochem. Zeitschr.* **157**, **16**, 1925, sowie **157**, **30**. 1925.
- FICK, L.: Zur Mechanik der Blutbewegung in der Milz. *REICHERTS und DUBOIS' Arch. S. 8*. 1859.
- FOÀ, P.: Sur l'origine des globules rouges du sang et sur la fonction hémopoïétique de la rate. *Arch. ital. de biol.* **1**, 463. 1882.
- FREY, E. (1): Über die Blutkörperchen zerstörende Tätigkeit der Milz. *Dtsch. Arch. f. klin. Med.* **133**, 223. 1920.
- und TONIETTI, F. (2): Der Einfluß der vegetativen Nerven auf die Milz und die Lymphocyten des Blutes. *Zeitschr. f. d. ges. exp. Med.* **44**, 597. 1925.
- GABBI, U.: Die Blutveränderungen nach Exstirpation der Milz und Beziehung zur hämolytischen Funktion der Milz. *ZIEGLERS Beitr. z. allg. Pathol. u. z. pathol. Anat.* **19**, 647.
- GAMBARATI: *Arch. di farmacol. sperim. e scienze aff.* **1**. 1902.
- GEGENBAUR, S. C.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere **2**, 417. Leipzig 1898.
- GILBERT, A. und LEREBoullet, P.: La rate hépatique. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* **57**, 370. 1904.
- GOTO, K.: The relation of the spleen to blood destruction and regeneration and to hemolytic jaundice XVI. *Journ. of exp. med.* **26**, 795. 1917.
- GROSSENbacher, H.: Untersuchungen über die Funktion der Milz. *Biochem. Zeitschr.* **17**, 78. 1909.
- GUEYLARD, FRANCE (1): Intervention de la rate dans les phénomènes d'adaptation aux changements de salinité. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* **176**, 917. 1923.
- (2): Influence de la vie en eau salée sur le développement de la rate chez les poissons. *Ibid.* **179**, 1292. 1924.

- GUILLEMONAT, A. und LAPICQUE, L.: Teneur en fer du foie et de la rate chez l'homme. *Arch. de physiol.* 8, sér. 5, 843. 1896.
- HANAK, A. and HARKAVY, J.: Observations on the taking up of carbon monoxide by the hemoglobin of the spleen. *Journ. of physiol.* 59, 121. 1924.
- HARGIS, ESTER H. und MANN, FRANK C.: The changes in the volume of the spleen. *Americ. Journ. of physiol.* 68, 116. 1924.
- HARTMANN, F. A. und LANG, R. S.: Action of adrenalin on the spleen. *Journ. of pharmacol. a. exp. therapeut.* 13, 417. 1919.
- HEDIN, S. G. (1): On the proteolytic enzymes of the spleen. *Journ. of biol. chem.* 54, 177. 1922.
- und ROWLAND, S. (2): Über ein proteolytisches Enzym in der Milz. *HOPPE-SEYLER'S Zeitschr. f. physiol. Chem.* 32, 341. 1901.
- HEGER, Upon unequal diffusion of poisons into the organs. Oxford: James Parker & Co. 1894. S. 5.
- HENLE, I.: Versuche und Beobachtungen an einem Enthaupteten. *HENLES und PFEIFFERS Zeitschr. N. F.* 2, 299. 1852.
- HENN, CH.: The effect of splenectomy upon growth in the young. *Americ. Journ. of physiol.* 52, 562. 1920.
- HILL, L. W.: The resistance of the red bloodcells to hypotonic salts solution in the various anemias. *Arch. of internat. med.* 16, 808. 1915.
- HOLLOWAY, J. K. and BLACKFORD, LAUNC. M.: Comparison of the blood-patelet count in splenic arterial and venous blood. *Americ. Journ. of the med. science* 168, 723. 1924.
- HOWELL, W. H.: The life-history of the formed elements of the blood especially the red bloodcorpuscles. *Journ. of morphol.* 4, 57.
- INLOW, W. (1): The spleen and digestion. Study I. The spleen and gastric secretion. *Americ. Journ. of the med. science* 162, 325. 1921.
- (2): The spleen and digestion. Study IV. *Ibid.* 167, 10. 1921.
- KARSNER und PEARCE, R. M.: IV. A Study by the methods of immunity, of the increased resistance of the red blood corpuscles after splenectomy. *Journ. of exp. med.* 16, 768. 1912.
- KAWAMURA, K.: Studies on organ transplantation. II. Transplantation of the spleen with intact blood supply. *Journ. of exp. med.* 30, 45. 1919.
- KING, JOHN H.: Studies in the pathology of the spleen. *Arch. of intern. med.* 14, 145. 1919.
- v. KÖLLIKER, A.: Über die Blutkörperchen eines menschlichen Embryo und die Entwicklung der Blutkörperchen bei den Säugetieren. *Zeitschr. f. rat. Med.* 4, 112. 1846.
- KOSCHELEFF, M. A. N.: De l'influence de hyperémie et de l'anémie de la rate sur la constitution morphologique des globules blancs du sang. *Arch. de sciences biol. Petersbourg* 6, 17.
- v. KRÜGER, F.: Über den Eisengehalt der Leber- und Milzzellen in verschiedenen Lebensaltern. *Zeitschr. f. Biol.* 27, 439. 1890.
- KRUMBHAAR, E. B., MUSSER, J. H. und PEARCE, R. M.: The relation of the spleen to blood destruction and regeneration and to hemolytic jaundice. *Journ. of exp. med.* 18, 666. 1913.
- KULTSCHITZKY, N.: Zur Frage über den Bau der Milz. *Arch. f. mikroskop. Anat.* 46, 673. 1895.
- KURLOW: *Wratsch* 1889, Nr. 23 u. 24 und 1892, Nr. 19.
- LAPICQUE, L.: Recherches sur la répartition du fer chez les nouveaux-nés, und: Recherches sur la quantité du fer contenu dans la rate et la foie des jeunes animaux. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* S. 435 u. 510. 1889.

- LAUDENBACH, J.: Recherches expérimentales sur la fonction hémopoïétique de la rate. Arch. de physiol. (5) VIII, 693. 1896. — Über die Beteiligung der Milz bei der Blutbildung. Zentralbl. f. Physiol. 9, 1. 1895. — Recherches expérimentales sur la fonction hémopoïétique de la rate. Arch. de physiol. (5) IX, 200, 385, 398. 1897. — La fonction hématopoïétique de la rate. Etude historique et critique. Ibid. 724. — Exposé critique des recherches relatives à la composition du sang splénique. Ibid. 739.
- LEAKE, CHAUNCY D. and LEAKE, ELIZ. W.: The erythropoietic action of red boon marrow and splenic extracts; LEAKE, CHAUNCY D.: The hemato-poietic effects of dessiccated red bone marrow and spleen in normal humans. Ibid. 22, 401. 1923.
- LEPEHNE, G.: Milz und Leber. Ein Beitrag zur Frage des hämatogenen Icterus, zum Hämoglobin- und Eisenstoffwechsel. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. 64, 55. 1917.
- LEVENE, P. A. und MANDEL, J. A.: Über die Analyse der Spaltungsprodukte der Milznucleoproteide. Biochem. Zeitschr. 5, 33. 1907.
- LINTWAREW, J.: La destruction intrasplénique et intrahépatique des corpuscules rouges du sang. Ann. de l'inst. Pasteur 26, Heft 1 u. 2. 1912. — Derselbe: Die Zerstörung der roten Blutkörperchen in der Milz und der Leber unter normalen und pathologischen Verhältnissen. VIRCHOWS Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. 26, 36. 1911.
- MACHT, D. J. und FINESILVER, E. M.: The effect of splenectomy on integration of muscular movements in the rate. Americ. journ. of physiol. 62, 525. 1922.
- MAGNAN, A.: Recherches organométriques sur les mammifères. Journ. de physiol. et pathol. gén. 15, 30. 1913.
- MAGNUS, R. und SCHAEFFER, A.: Does the vagus contain motor fibres for the spleen? Proc. of the roy physiol. soc. jul. 1901; Journ. of physiol. 27 III. 1901.
- MAGNUS-LEVY, A.: Über den Gehalt normaler menschlicher Organe an Chlor, Calcium, Magnesium und Eisen sowie an Wasser, Eiweiß und Fett. Biochem. Zeitschr. 24, 363. 1910.
- MALL, P. F.: The architecture and bloodvessels of the dog's spleen. Zeitschr. f. Morphol. u. Antropol. 2, 1.
- MANN, J. C.: The effect of splenectomy on the thymus. Endocrinology 3, Nr. 3. 1919.
- MARINO, SALV.: L'azione della milza sul ricambio proteico intermedio. Atti d. reale Accad. naz. dei Lincei 31, 126. 1922.
- MARNIE, D. and MANLEY, O. T.: Homeotransplantation and autotransplantation of the spleen in rabbits. Journ. of exp. med. 32, 113. 1920.
- MEYER, A. W.: The supposed experimental production of hemolymph nodes and accessory spleens. Journ. of exp. zool. 16, 240. 1919.
- MIESCHER, F.: Über das Leben des Rheinlachs im Süßwasser. Arch. f. Anat. (u. Physiol.) S. 193. 1881.
- MOLLIER, S.: Über den Bau der capillaren Milzvenen (Milzsinus). Arch. f. mikrosk. Anat. 76, 608. 1911. Leipzig u. Heidelberg.
- MOLLOW, W.: Milz und Verdauung. HOPPE-SEYLER'S Zeitschr. f. physiol. Chem. 117, 218. 1921.
- MOSLER: Die Pathologie und Therapie der Leucämie S. 131—137. Berlin 1872.
- MÜLLER, W.: Über den feineren Bau der Milz. 1865.
- MUSSER, J. H. u. KRUMBHAAR, E. B.: The relation of the spleen to blood destruction and regeneration and to hemolytic jaundice III u. VII. Journ. of exp. med. 18, 487, 495. 1912.

- NASSE, H.: Die eisenreichen Ablagerungen im tierischen Körper. In „Zur Erinnerung an WILHELM ROSEN, weil. Prof., von der medicin. Fakultät in Marburg“. 1889.
- NEUBERT, K.: Der Übergang der arteriellen in die venöse Blutbahn bei der Milz. *Zeitschr. f. d. ges. Anat.* **66**, 424. 1922.
- NEUGARTEN, L.: Über das Gewicht der Milz bei gesunden Erwachsenen. *Anat. Anz.* **54**, 229. 1921.
- NEUMANN, E. (1): Über die Entwicklung roter Blutkörperchen im neugebildeten Knochenmark. *VIRCHOWS Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.* **119**, 385. 1890.
- (2): Hämatologische Studien. *Ebenda* **143**, 225. 1896.
- NISHIKAWA, Y. und TAKAGI: Veränderungen in der Leber nach Splenectomie. *Dtsch. med. Wochenschr.* **48**, 1066. 1922.
- OEHL, E.: Zur Physiologie der Milz. *Gaz. lomb.* **9**, 10, 1868; *SCHMIDTS Jahrb.* **141**, 273. 1896.
- OHARA, H.: On the changes of blood following an injection of splenic fluid and also on the influence of spleen on blood coagulation. *Japan med. world* **1**, 5. 1921.
- ÖLLER, H.: Experimentelle Studien zur pathologischen Physiologie des Mesenchyms und seiner Stoffwechsellleistungen bei Infektionen. *Krankheitsforschung* **1**, 28. 1925.
- PANDOLFINI: Sur une couche spéciale souscapsulaire hémolytique dans la rate. *Journ. de physiol. et pathol. gén.* 1901, S. 911.
- PAPPENHEIM, A. und FUKUSHI, M.: Milzstudien. *Fol. haematol.* **16**, 177. 1913.
- PASCHKIS, K.: Zur Biologie des reticuloendothelialen Apparates I. Kritische und experimentelle Studien zur Funktion und zur Blockadefrage. Reticuloendothel und Immunkörperbildung. *Zeitschr. f. d. ges. exp. Med.* **43**, 175. 1924.
- PATON, D. N., GULLAND, G. L. and FOWLER, J. S.: The relationship of the spleen to the formation of the blood corpuscles. *Journ. of physiol.* **28**, 83. 1902.
- PAULESCO, N. B. (1): La splénectomie ne modifie pas la sécrétion biliaire. *Ebenda* **8**, 22. 1906.
- (2): La rate et la sécrétion biliaire. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* **141**, 846. 1905.
- PEARCE, KRUMBHAAR and FRAZIER: The spleen and anemia. Philadelphia and London 1917.
- PEARL, R. und LATIMER, BOCON A.: The absolute weight of the heart and the spleen. *Proc. of the nat. acad. of science* **9**, 428. 1923.
- PICKOF, F. L.: Studies in comparative immunity. II. Relative importance of the liver and spleen in destruction of foreign bloodcells in rabbits. *Journ. of infect. dis.* **33**, 230. 1923.
- PLINIUS: *Histor. natur. lib.* **11**, cap. 37.
- PORT, F.: Die Bedeutung der Milz als hämatopoetisches Organ. *Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol.* **73**, 251.
- POUCHET: Note sur la constitution du sang après l'ablation de la rate. *Gaz. med. de Paris* 1878, S. 316.
- PRYM, O.: Milz und Pancreas (II. Teil). Versuche mit Infusen beider Organe. PFLÜGERS *Arch. f. d. ges. Physiol.* **147**, 599. 1905.
- PUGLIESE, A. (1): Il ferro della bile e del sangue negli animali smilzati. *Rend. r. ist. sci. e lettere* **46**, 286. 1913.
- (2): Neuer Beitrag zur Physiologie der Milz. Das Eisen der Galle und des Blutes bei entmilzten Tieren. *Biochem. Zeitschr.* **52**, 423. 1913.

- PUGLIESE, A., (3): La rate comme Organe de l'échange du fer. Arch. ital. de biol. 57, 86. 1913.
- (4): Beiträge zur Lehre von der Milzfunktion. Die Absonderung und Zusammensetzung der Galle nach Exstirpation der Milz. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. S. 60. 1899.
- (5): Die Milz als Organ des Eisenstoffwechsels. Zentralbl. f. Physiol. 25, 1011. 1911.
- (6): La sécrétion et composition de la bile chez les animaux privés de la rate. Journ. de physiol. 8, 267. 1906.
- und LUZZATTI (7): Beitrag zur Physiologie der Milz. Milz und Blutgifte. Arch. per de scienze med. 24, Nr. 1. 1899; Contribution à la physiologie de la rate. Arch. ital. de biol. 33, 349. 1900.
- RAUTMANN, H. (1): Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Milz. Dtsch. med. Wochenschr. 45, 1504. 1922.
- (2): Physiologie und Pathologie der Milz. Ebenda Nr. 23. 1926.
- REITTERER, E.: Du cycle du fer dans la rate. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 79, 14. 1916.
- RICHEL, CH. (1): La rate, organe utile, non nécessaire. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 176, 1026. 1923.
- (2): Rôle de la rate dans la nutrition. Ibid. 176, 1581. 1923.
- (3): Influence de l'ablation de la rate dans les cas d'alimentation déficiente. Ibid. 177, 441. 1923.
- (4): Des effets de l'ablation de la rate sur la nutrition. Journ. de physiol. et de pathol. gén. 14, 689, 1912, und 15, 579. 1913.
- RIJNBEEK, G. VAN: Organes sans appareils nerveux locaux. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. 8, 394. 1923.
- ROCCA VILLA, A.: Le resistenze dei globuli rossi ed i poteri antiemolitici del plasma nel sangue dello splenectomizzato. Pathologica 1914 Nr. 128.
- ROTHLIN, E.: Über die Einwirkung des Milzextraktes (Lienins) auf die Tätigkeit des Froschherzens in situ und des isolierten durchströmten Säugetierherzens. PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol. 185, 111. 1920.
- ROY, CH.: The physiology and pathology of the spleen. Journ of physiol. 3, 203. 1881.
- SABINSKY: Die gerichtlich-medizinische Bedeutung der TARDIEUSCHEN Flecke beim Suffocationstode und Anämie der Milz bei asphyctischem Tode. HORNS Vierteljahrsschr. f. gerichtl. Med. Nr. 7, I, 146. 1867.
- SAND, R.: L'arrêt temporaire de la circulation générale chez l'homme. Bull. de l'acad. de roy. méd. de Belgique 25, 279. 1911.
- SATO, T.: Beitrag zur Kenntnis des Nucleoproteids der Milz. Biochem. Zeitschr. 22, 489. 1902.
- SCHÄFER, E. A. und MOORE, B.: On the contractions of the spleen. Journ. of physiol. 20, 1. 1896.
- SCHIFF, M. (1): Leçons sur la physiologie de la digestion. 2, 416—452. 1867.
- (2): Über die Funktion der Milz. Ges. Beitr. z. Physiol. 4, Kap. 2, 167.
- SCHKWARA, G. L.: Versuche mit Nervenreizung an der isolierten Milz. Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. 45, 220. 1925.
- SCHMIDT, M. B.: Der Eisenstoffwechsel nach Milzausschaltung. Verhandl. d. pathol. Gesellsch. 1912 S. 91; 1914 S. 156, sowie Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. 87, 261. 1924.
- SCHÖNFELD: De functione lienis. Inaug.-Dissert. Groningen 1855.
- SEEMANN, I.: Die blutbildenden Organe. Ergebn. d. Physiol. 3, I, 1. 1904.
- SELINOFF, A. und USKOFF, N.: Über die Milz in ihrer Beziehung zu den weißen Blutkörperchen und über die Zahl der letzteren. Arch. d. scienc. biol. St. Petersburg 5, 1.

- SILVESTRI, T.: Milza ed eritropoesie. *Pathologica* 5, 145. 1913.
- SILVESTRINI, L.: Ricerche sperimentali sulle modificazioni del tessuto epatico in seguito all'asportazione della milza. *Arch. ital. di chirurg.* 2, 165. 1920.
- SKRAMLIK, E. v. (1): Ein Apparat zur künstlichen Durchströmung der Leber. *PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol.* 180, 1. 1920.
- (2): Eine Methode zur künstlichen Durchströmung der Milz. *Ebenda* 194, 128. 1922.
- (3): Über den beschleunigenden Nerven des Froschherzens. *Zentralbl. f. Physiol.* 34, 349. 1919.
- und DURÁN-CAO, M. (4): Über die Beziehungen des Vagus zum Sympathicus bei der Milz. *Zeitschr. f. d. ges. exp. Med.* 45, 462. 1925.
- SMITH, A. H. and ASCHAM, LEAH: The relation of splenectomy to growth and appetite in the rate. *Americ. Journ. of physiol.* 60, 250. 1922.
- SOLLBERGER, H.: Beiträge zur Physiologie der Drüsen. 19. Fortgesetzte Beiträge zur Lehre von der Funktion der Milz als Organ des Eisenstoffwechsels. *Biochem. Zeitschr.* 55, 13. 1913.
- SOPER, W. B.: Zur Physiologie des Cholesterinstoffwechsels VI. Über Beziehungen der Milz zum Cholesterinstoffwechsel. *ZIEGLERS Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol.* 60, 232. 1916.
- STERN, L. und ROTHLIN, E.: Action des extraits de rate sur les organes à fibres musculaires lisse. Préparation et nature du principe actif. *Journ. de physiol. et pathol. gén.* 18, 441 und 753. 1919 u. 1920.
- STEWART, G. N.: Researches on the circulation time and of the influences, which affect it. *Americ. Journ. of gen. physiol.* 58, 278. 1921.
- STIEDA, L.: Zur Histologie der Milz. *VIRCHOWS Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.* 24, 540. 1862.
- STINTRA, G.: Commentationes physiology de functione lienis. *Inaug.-Diss. Groningen* 1854.
- STRASSER, H. und WOLF, A.: Über die Blutversorgung der Milz. *PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol.* 108, 590. 1905.
- STREULI, H.: Das Verhalten von schilddrüsenlosen und milzlosen Tieren bei Sauerstoffmangel, zugleich ein Beitrag zur Theorie der Bergkrankheit. *Biochem. Zeitschr.* 87, 359. 1918.
- v. STUBENRAUCH, L.: Das Auftreten milzähnlicher Tumoren in der Bauchhöhle der Menschen nach Splenectomie. *Zentralbl. f. Chirurg.* 46, 244. 1919.
- TAKAGI, T.: Morphologische und biologische Studien über Blut und Milz. Über die Veränderung des Blutes und der Leber nach der Splenectomie beim neugeborenen Hunde. *Fol. haematol.* 1, 28, 153. 1923.
- TANAKA, T.: Zur Kenntnis der Milzenzyme. *Biochem. Zeitschr.* 37, 249. 1911.
- TARCHANOFF, J. v.: Über die Innervation der Milz und deren Beziehung zur Leucocytämie. *PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol.* 8, 97. 1874.
- THOMA, siehe RAUTMANN: *Dtsch. med. Wochenschr.* Nr. 45, 1504. 1922.
- TIZZONI, G.: De la splénectomie chez le lapin et de l'absence de rapports fonctionnels entre la rate et la thyroïde. *Arch. ital. de biol.* 6, 103. 1884; *Arch. per le scienze med.* 8, 255. 1884.
- TOGARA, T.: Milz und Kohlehydratstoffwechsel. *Biochem. Zeitschr.* 109, 1. 1920.
- TRAMPEDACH, G.: Milz und Magenverdauung und der angebliche Pepsin-gehalt der Milz. *PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol.* 141, 591. 1911.
- VERZAR, F.: Die Größe der Milzarbeit. *Biochem. Zeitschr.* 53, 69. 1913.
- VERDOZZI, C.: Le modificazioni anatomiche ed il contenuto in glicogene del fegato nei cani operati di recente di splenectomia. *Arch. di fisiol.* 14, 81. 1916.

- VORHOEVE, H. C.: La démolition des érythrocytes dans la rate. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. **8**, 469. 1923.
- VULPIUS, O.: Beiträge zur Chirurgie und Physiologie der Milz. Beitr. z. klin. Chirurg. **11**, 684. 1894.
- WAGNER, R.: Göttinger Nachricht. Aug. 1849, Nr. 8.
- WALTZ, W.: Über den Einfluß der Milz auf das rote Blutbild und auf die Knochenmarksfunktion. Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. **31**, 325. 1923.
- WEIDENREICH, FR.: Das Gefäßsystem der menschlichen Milz. Arch. f. mikrosk. Anat. **58**, 247. 1901. Derselbe: Geschlossene oder offene Blutbahn der Milz? Anat. Anz. **20**, 204. 1901.
- WÖHLISCH, E.: Untersuchungen über Blutgerinnung bei Splenectomierten. Münch. med. Wochenschr. **68**, 228. 1921.
- YAMADA, M.: Studien über Blutgerinnung und über die Beziehungen zwischen Schilddrüse und Knochenmark, sowie Milz und Knochenmark. Biochem. Zeitschr. **87**, 273. 1918.
- ZENONI, C.: Über die Entstehung der verschiedenen Leucocytenformen des Blutes. ZIEGLERS Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol. **16**, 537. 1894.
- ZIMMERMANN, R.: Fortgesetzte Beiträge zur Funktion der Milz als Organ des Eisenstoffwechsels. Biochem. Zeitschr. **17**, 297. 1909.



# Die zygotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung.

Von RICHARD GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem.

Mit 47 Abbildungen.

Wie im Titel dieses Berichtes angegeben ist, soll hier nur von solchen sexuellen Zwischenstufen die Rede sein, die zygotischer Natur sind; d. h. also solchen, die durch die Genkonstitution des Organismus im Augenblick der Befruchtung bedingt sind. Das heißt vor allem, daß solche Zwischenstufen hier nicht näher besprochen werden, die durch eine experimentell erzeugte Hormonbeschaffenheit bedingt sind, also all die Experimente über Gonadentransplantation bei höheren Wirbeltieren. Die Grenze läßt sich allerdings nicht ganz scharf ziehen, da es auch genetisch bedingte ganz besondere Verhältnisse des inkretorischen Apparats in Beziehung zu den Geschlechtscharakteren gibt und da ferner die hormonale Wirkung auch nur richtig auf Grund der genetischen Basis zu verstehen ist; daher muß auch gelegentlich jenes Gebiet herangezogen werden, ohne aber vollständig referiert zu werden. Eine weitere Einschränkung bezieht sich darauf, daß dieser Bericht sich auf das Tierreich beschränkt. Zweifellos lassen sich die Verhältnisse im Pflanzenreich *mutatis mutandis* den gleichen Gesetzen unterordnen, nach denen die sexuellen Zwischenstufen der Tiere entstehen. Ihre spezielle Behandlung aber sei dem Botaniker von Fach überlassen.

Da die moderne Theorie der Geschlechtsbestimmung in entscheidenden Punkten aus dem Studium der sexuellen Zwischenstufen abgeleitet ist, so ergibt sich überall in dieser Arbeit die Beziehung zu diesem allgemeinen Problem. Die Vererbungsforscher sind der Ansicht, daß dieses in den großen Zügen gelöst ist. Merkwürdigerweise gibt es aber eine große Gruppe von Forschern, die glauben, das Geschlechtsproblem bearbeiten zu können, ohne sich um die fundamentalen Tatsachen zu kümmern, die die Vererbungsforschung mühsam erarbeitet hat. Das sind in der Hauptsache die medizinisch orientierten Spezialisten für innere Sekretion, denen es genügt, die besonderen Verhältnisse der höheren Wirbeltiere zu studieren und die es vermeiden, sie dem für das ganze Tier- und Pflanzenreich einheitlichen Problem einzugliedern. (Es gibt natürlich auch rühmliche Ausnahmen

wie LILLIE und CREW.) Es ist gern zuzugeben, daß es einige Arbeit erfordert, sich in die moderne Genetik so einzuarbeiten, daß man die verwickelten Analysen verstehen kann. Das ist aber doch wohl kein berechtigter Grund dafür, den Fortschritt der Erkenntnis durch Ignoranz aufzuhalten. Es ist höchste Zeit, daß die genannte Gruppe von Forschern, die in ihrem Spezialgebiet ausgezeichnete Arbeit leisten, sich die nötigen Kenntnisse der Fundamente unseres Gebietes aneignen, ohne die ihre Ergebnisse isoliert in der Luft hängen: Kenntnisse, die ihnen selbst zeigen werden, wie naiv die Vorstellungen über das Geschlechtsproblem sind, die sie von ihren an sich richtigen Versuchen an Säugern und Vögeln abzuleiten suchen. Es dürfte einfach nicht mehr möglich sein, daß von Gelehrten von Fach Theorien der Geschlechtsbestimmung in die Welt gesetzt werden, die den elementaren Mechanismus der Geschlechtsverteilung schon ignorieren. Es sei schließlich noch bemerkt, daß im folgenden die elementaren Tatsachen über Geschlechtsfaktoren und Geschlechtschromosomen, die heute in jeder Anfangsvorlesung vorgetragen werden (oder werden sollten), als bekannt vorausgesetzt werden, ebenso wie die Elemente der Vererbungslehre.

## 1. Begriffsbestimmung.

Der Begriff der sexuellen Zwischenstufen soll hier im weitesten Sinne aufgefaßt werden. Eine genaue Definition aber scheitert, wie meist in der Natur, daran, daß es immer Grenzfälle gibt, die nicht in die Definition passen. So seien statt einer formulierten Definition die Erscheinungen, die wir hierher rechnen, katalogisiert. Wir unterscheiden zunächst die sexuellen Zwischenstufen vom echten Hermaphroditismus, den man wegen der schwankenden Bedeutung dieses Wortes besser auch im Tierreich als Monoecie bezeichnen sollte. Monoecische Tiere sind solche, die im Lauf ihres Lebens, sei es gleichzeitig, sei es hintereinander, als Männchen und Weibchen funktionieren und zwar normalerweise. Also ein Bandwurm ist monoecisch, ebenso ein protandrischer Prosobranchier. Eine Einteilung der verschiedenen Typen dieses Phänomens findet sich bei GOLDSCHMIDT (1920). Eine Henne aber, die sich in einen funktionierenden Hahn verwandelt, ist nicht monoecisch. Vom genetischen Standpunkt mögen die Monoecisten Männchen, Weibchen oder Zwitter sein (s. GOLDSCHMIDT [1920]). Aus letzterem ergibt sich bereits die Unmöglichkeit, die Monoecie wissenschaftlich scharf von den sexuellen Zwischenstufen abzutrennen. Ein genetisches Weibchen etwa, das im Laufe seines Lebens funktionelles Spermium erzeugt zur Befruchtung seiner eigenen Eier oder der seiner Schwestern, ein genetisches Weibchen, das das gleiche als Abnormität tut, und endlich ein genetisches Weibchen, das nur als Weibchen funktioniert, aber eine nicht funktionsfähige männliche Phase durch-

läuft, sind vom Standpunkt der Theorie aus nicht verschieden zu bewerten und nur aus praktischen Rücksichten werden erstere als Monocisten getrennt. Auch hierfür siehe GOLDSCHMIDT (1920).

Es bleiben dann als sexuelle Zwischenstufen die Fälle, in denen im gleichen Individuum entweder gleichzeitig oder nicht gleichzeitig beide Geschlechter vertreten sind, von denen aber nur eines oder keines funktioniert. Auch hier versagt aber die Definition in solchen Grenzfällen, in denen durch künstliche Befruchtung eine Funktion beider erzielt werden kann. Im einzelnen sind dann folgende Typen sexueller Zwischenstufen bekannt: Die beiden Haupterscheinungen sind 1. Intersexualität, 2. Gynandromorphismus. Intersexe sind Individuen (siehe unten), die ihre Entwicklung mit einem Geschlecht beginnen und mit dem anderen beenden. Je nach der zeitlichen Lage des Punktes des Geschlechtswechsels ist das Endresultat irgendeine Zwischenstufe zwischen den Geschlechtern oder als Grenzfall völliger Geschlechtswechsel. Intersexe haben eine einheitliche genetische Konstitution, d. h. der bei der Befruchtung gegebene Chromosomenbestand ist der gleiche in allen Zellen des Individuums. Gynandromorphe hingegen stellen ein geschlechtliches Mosaik dar, hervorgebracht dadurch, daß manche Zellgruppen weiblichen, andere männlichen Chromosomenbestand haben. Wir werden dies später so ausdrücken, daß Intersexe Mosaiks in der Zeit, Gynandromorphe Mosaiks im Raum sind. Wir werden ferner sehen, daß die Möglichkeit besteht, daß Intersexe gleichzeitig gynandromorph sind. Das Phänomen der Intersexualität zerfällt in weitere Untergruppen, die bei der Einzelbeschreibung definiert werden sollen.

## 2. Die Intersexualität.

### I. Historisches.

Von den heute als Intersexualität zusammengefaßten Erscheinungen sind viele rein kasuistisch seit langer Zeit bekannt und treten in der Literatur der Abnormitäten unter dem Namen Zwittertum, Hermaphroditismus, Pseudohermaphroditismus auf; wenn es sich um Insekten handelt, auch untermischt mit der Bezeichnung Gynandromorphismus. Außer kasuistischen Mitteilungen gibt es aber auch aus älterer Zeit schon Versuche, das Phänomen experimentell zu klären. Es seien nur PFLÜGERS Versuche über den Juvenilhermaphroditismus der Frösche genannt, die älteren Arbeiten der HERTWIGSchen Schule zum gleichen Problem und die Erzeugung von sogenannten Gynandromorphen durch Artkreuzung von Schmetterlingen durch STANDFUSS. Die moderne Analyse des Problems beginnt mit den Arbeiten von GOLDSCHMIDT (1911), der zunächst ebenfalls Gynandromorphismus und Intersexualität nicht trennte. Erst als sich die einleitend gegebene Definition für

die bis dahin mit den Gynandromorphen zusammengeworfenen Intersexen aus den Untersuchungen ergab, stellte GOLDSCHMIDT (1915) den Begriff der Intersexualität auf und ordnete (1920) die verwandten Phänomene unter diesem Begriff; vorher hatte BALTZER (1914) experimentell „Zwitter“ von *Bonellia* erzeugt, für die er damals schon zur richtigen entwicklungsphysiologischen Erklärung kam, die mit der später unabhängig von GOLDSCHMIDT gefundenen identisch ist (s. später).

## II. Diploide Intersexualität.

Der erste Typus der Intersexualität findet sich innerhalb des normalen genetischen Verhaltens des Chromosomenmechanismus; die intersexuellen Individuen sind normal diploid ohne irgendwelche bekannte oder in Anbetracht der Experimentaltatsachen zu erwartende Abnormalität des Chromosomenmechanismus.

### AA. Intersexualität innerhalb genetischer Zweigeschlechtigkeit.

Bei diesem ersten Typus, der der Ausgangspunkt der ganzen Analyse wurde, findet sich der normale Heterogametie-Homogametie-mechanismus der Geschlechtsverteilung. Die Individuen, die intersexuell werden, sind daher genetisch, der Chromosomen-(Geschlechts-)konstitution nach entweder Männchen oder Weibchen. Es werden deshalb männliche bzw. weibliche Intersexe unterschieden; LENZ (1923) hat darauf hingewiesen, daß dieser Ausdruck logisch nicht einwandfrei ist, und man besser von homo- bzw. heterozygoten Intersexen spräche. Im Interesse der Verständlichkeit mag es aber trotzdem bei der unlogischen Bezeichnung bleiben. Der erste und bisher einzige genau analysierte Fall dieses Typus ist die Intersexualität der Liparide (*Lepidoptera heterocera*) *Lymantria dispar* L. (Schwammspinner, gipsy-moth).

#### A. Die Wirbellosen.

##### a) Die Intersexualität von *Lymantria dispar* L.<sup>1)</sup>

###### a) *Geschichtliches.*

Das Phänomen, das heute als Intersexualität bezeichnet wird, wurde von einem Amateurzüchter BRAKE zuerst 1907 beschrieben als durch Kreuzung hervorgerufener Gynandromorphismus und in den Jahren

<sup>1)</sup> Im folgenden gebe ich eine Darstellung der Intersexualität von *L. dispar*, die als erste einigermaßen vollständige Zusammenfassung meiner bisherigen Arbeiten über diesen Gegenstand gelten kann. Ganz unerwähnt bleibt nur die Beziehung zur geographischen Variation, deren Klärung erst bevorsteht. Es scheint mir dies wünschenswert zu sein, da zwar sehr viele Autoren meine Arbeiten zitieren, aber nur wenige sie studieren. Man lese z. B. aus jüngster Zeit die unglaublichen Bemerkungen von CHAMPY (Sexualité et hormones, Paris 1924, Anm. S. 679 oder die schweren Mißverständnisse bei MORGAN (Amer. Natur, 1927, S. 502).

1907—11 wurden mehrere Nachkommenschaften gezogen mit wechselnden und verwirrenden Resultaten, von denen wir jetzt wissen, daß sie auf Vermischung von Stämmen und häufiger Verwendung von Massenzuchten beruhten, wie auf Beurteilung der Rasse nach dem Phänotypus, nicht dem Stammbaum. Eine Analyse wie Interpretation wurde nicht versucht. Bald darauf führte GOLDSCHMIDT ohne Kenntnis dieser in einem Liebhaberblatt veröffentlichten Angaben die gleichen Versuche aus, die veranlaßt waren durch ältere Angaben, hauptsächlich von STANDFUSS, daß nach Kreuzung von Arten wie von geographischen Formen sexuelle Abnormitäten im Bastard auftreten, die damals generell als Zwitter bezeichnet wurden. Die erste Mitteilung von GOLDSCHMIDT (1911) enthielt nur die ersten Grundtatsachen, die nur auf die sekundären Geschlechtscharaktere bezogen wurden. Sie ergab aber bereits das entscheidende Erklärungsprinzip, nämlich die quantitative Relation zwischen männlichen und weiblichen Faktoren. In der ausführlichen Arbeit 1912 wurde gezeigt, daß Geschlecht und sekundäre Geschlechtscharaktere nach dem gleichen Prinzip vererbt werden müssen und die seither bewährten Schlüsse auf die Theorie der Geschlechtsbestimmung gezogen. 1913 und 1914 wurde dann die bis dahin nur aus irrtümlichen Angaben BRAKES bekannte männliche Intersexualität erhalten und erklärt. Ferner wurde die völlige Geschlechtsumwandlung intersexueller Weibchen beschrieben. Gleichzeitig mit BRAKE und GOLDSCHMIDT hatte auch STANDFUSS ähnliche Kreuzungen ausgeführt, deren widerspruchsvolle Resultate ihm aber unverständlich blieben (1914). Aus den bis dahin vorliegenden Tatsachen hatte sich GOLDSCHMIDT die Überzeugung gebildet, daß es geographische Rassen von verschiedener Potenz der Geschlechtsfaktoren geben müsse, eine Erwartung, die sich an Ort und Stelle in Japan bestätigte. 1915 wurde auf Grund der neuen Befunde dann zum erstenmal der Begriff der Intersexualität aufgestellt und vom Gynandromorphismus unterschieden (schon 1912 war darauf hingewiesen worden, daß es mehrere Typen von Gynandromorphismus geben müsse) und auch die entwicklungsgeschichtliche Erklärung der Intersexualität gefunden [aber in der Arbeit nur angedeutet]<sup>1)</sup>. Er wurde ferner gezeigt, daß es verschiedene Potenz-

<sup>1)</sup> BALTZER hat kürzlich darauf hingewiesen, daß er bei seiner Analyse des Falles der *Bonellia* bereits 1914 eine mit der meinen weitgehend identische Erklärung zum entwicklungsphysiologischen Verständnis der auch als Intersexe aufzufassenden Zwitterlarven der *Bonellia* gegeben habe. Es finden sich in der Tat in jener Arbeit einige Sätze (S. 29, 37), die ich bisher nicht beachtet hatte, und die zweifellos den gleichen Gedankengang enthalten oder, richtiger gesagt, die entsprechende entwicklungsgeschichtliche Beschreibung geben. Ich weiß nicht, ob eine Übertragung der *Bonellia*-Befunde auf die Analyse der zygotischen Intersexualität damals schon möglich gewesen wäre. BALTZER selbst hat damals die Parallele ebensowenig wie ich bemerkt. Mir selbst erwuchs das Verständnis erst aus der eigenen Analyse, und bis

stufen für die weiblichen wie die männlichen Faktoren gibt, und daß das Maß der Intersexualität im Einzelfall von der quantitativen Relation beider abhängt. Es wurde ferner erkannt, daß besondere Faktoren für sekundäre Geschlechtscharaktere nicht mehr nötig sind, und alles mit den Geschlechtsfaktoren  $F$  und  $M$  erklärt werden kann. Ferner wurde die rein mütterliche Vererbung von  $F$  gefunden. Im gleichen Jahr veröffentlichten auch STANDFUSS und SCHWEITZER ihre Ergebnisse, die sich nur auf ein Rassenpaar bezogen und die von GOLDSCHMIDT bestätigten. Sie nahmen dann auch die GOLDSCHMIDTSche Interpretation an. 1916 gab GOLDSCHMIDT eine zusammenhängende Erörterung der Theorie, die im wesentlichen seitdem unverändert blieb. Nur eine wichtige Formulierung wurde 1917 zugefügt, nachdem sie in früheren Arbeiten bereits angedeutet war, nämlich 1. der Ersatz der quantitativen Beziehung zwischen den allgemein als etwas Quantitatives gedachten Potenzen oder Valenzen von  $F$  und  $M$  durch die Vorstellung der tatsächlichen Quantität einer Substanz; 2. die ersten genaueren Mitteilungen über die entwicklungsgeschichtliche Analyse der Intersexualität, aus der sich ihre exakte Definition ergibt (der Drehpunkt)<sup>1</sup>); 3. die Herstellung der entwicklungsphysiologischen Beziehung zwischen den Genquantitäten am Ausgangspunkt und der zeitlichen Lage des Drehpunktes und damit der Entwicklung der physiologischen Theorie der Geschlechtsbestimmung. Die Übertragung dieser Theorie auf eine allgemeine Vererbungstheorie erfolgte 1916 und 1917, ausführlich 1920. Das gesamte experimentelle, entwicklungsgeschichtliche und theoretische Material wurde 1919 vorläufig und 1920 ausführlich mitgeteilt; 1920 ebenfalls ausführlich die Gesamttheorie auf das Geschlechtsproblem im ganzen angewandt. Seitdem wurden eine Reihe wichtiger Tatsachenergänzungen von GOLDSCHMIDT zugefügt. Weitere entwicklungsgeschichtliche Daten zum Zeitgesetz der Intersexualität wurden 1922, 1923 veröffentlicht. Der genetische Beweis für die heterogametische Konstitution der Umwandlungsmännchen wurde 1923, der für die homogametische Konstitution der Umwandlungswelbchen 1926 erbracht. Weitere genetische Beweise für die Lage des  $F$ -Faktors im  $Y$ -Chromosom wurden 1922 und 1923 gegeben. Neues Material zur schwierigen Analyse der männlichen Intersexualität kam 1923 und 1925. Über die Erzeugung von Intersexualität im Temperaturexperiment wurde 1922 und 1923 berichtet. Von anderen Autoren kommt hierzu noch

---

dahin hat auch kein Anderer versucht, BALTZERS Beschreibung auf *dispar* anzuwenden. Ich will aber gern hier feststellen, was ich bisher übersehen hatte, daß BALTZER für sein Objekt vor mir die parallelen entwicklungsphysiologischen Befunde machte und richtig verstand. Ich selbst glaube übrigens, daß der entscheidende Fortschritt, der zu einer physiologischen Geschlechtsbestimmungstheorie führte, die Verknüpfung des Genetischen mit dem Entwicklungsphysiologischen darstellt.

weiteres Material zur männlichen Intersexualität, nämlich von SCHWEITZER 1918 eine Analyse, die wie GOLDSCHMIDT 1920 zeigte, sich auf einen weiteren autosomalen Faktor bezieht und von LENZ (1923) eine solche, bei der zwei autosomale Faktoren beteiligt sind, von GOLDSCHMIDT ebenfalls 1923 auf Grund der LENZschen Befunde erörtert. Die Ausfüllung der letzten Lücken im genetischen, entwicklungsgeschichtlichen und tiergeographischen Material steht bevor.

### β) Die Hauptergebnisse.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen zerfallen in folgende Gruppen. 1. Die morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Analyse des Phänomens. 2. Die genetische Analyse. 3. Die aus beiden gewonnene theoretische Interpretation. 4. Die Schlußfolgerungen für das Problem der Geschlechtsbestimmung. Es seien die Hauptergebnisse vorausgeschickt und dann die Einzeldaten referiert.

**αα) Morphologisch-Entwicklungsgeschichtliches.** 1. Der Begriff der Intersexualität als etwas zwischen den Geschlechtern Stehendes gibt nur sozusagen eine makroskopische Beschreibung des fertigen Individuums, das, als Ganzes betrachtet, eine Zwischenstufe zwischen den Geschlechtern einnimmt.

2. Es gibt zwei nicht verwechselbare Typen von Intersexen, weibliche und männliche. Erstere sind der genetischen (chromosomalen) Beschaffenheit nach Weibchen ( $XY$ )<sup>1)</sup>, letztere Männchen ( $XX$ ).

3. Von den beiden Typen gibt es komplette Serien, die, vom normalen (genetischen) Geschlecht ausgehend, in unmerklichen Übergängen durch die Serie der intersexuellen Zwischenstufen hindurch zum anderen Geschlecht führen. Das Ende der Reihe ist in beiden Fällen völlige Geschlechtsumwandlung trotz der genetischen Beschaffenheit.

4. Ein Intersex ist ein Individuum, das seine Entwicklung mit dem genetischen Geschlecht ( $XY$  oder  $XX$ ) beginnt und sie von einem bestimmten Zeitpunkt an, dem Drehpunkt, mit dem anderen Geschlecht vollendet. Ein intersexuelles Weibchen beginnt also seine Entwicklung als ♀ und beendet sie als ♂, ein intersexuelles ♂ beginnt seine Entwicklung als ♂ und beendet sie als ♀.

5. Der Grad der Intersexualität ist eine Funktion der zeitlichen Lage des Drehpunktes. Je früher der Drehpunkt, um so höher der Grad der Intersexualität (Zeitgesetz der Intersexualität).

<sup>1)</sup> Wir verwenden für weibliche (*Abraxas*-Typ) wie männliche (*Drosophila*-Typ) Heterogamete die alte Bezeichnung  $XY = ♀$ ,  $XX = ♂$  (*Abr.*) bzw.  $XX = ♀$ ,  $XY = ♂$  (*Dros.*). Vielfach nennt man nur beim *Drosophila*-Typ die Geschlechtschromosomen  $XY$  und beim *Abraxas*-Typ dafür  $WZ$ . Es lassen sich beide Darstellungsmethoden rechtfertigen. Da beide aber nur verständlich sind, wenn sie erklärt werden, so halte ich mich an die einfachere, die immer von  $XY$  spricht.

6. Da die verschiedenen Organe zur Zeit des Drehpunktes verschieden weit entwickelt sind, so erreichen sie nach dem Drehpunkt auch bei gleicher Zeit zur Weiterentwicklung mit dem anderen Geschlecht verschiedene Stufen der geschlechtlichen Umwandlung. Das so entstehende Intersex ist daher, wenn die einzelnen Organe betrachtet werden, ein Mosaik aus Teilen des einen Geschlechts und Entwicklungsstadien des anderen. Je nach der Mischung, die sich aus der Lage des Drehpunktes ergibt, entsteht daraus der Gesamteindruck der bestimmten Intersexualitätsstufe.

7. Zum Zweck der Beschreibung wird die kontinuierliche Intersexualitätsserie zerlegt in die folgenden Stufen: a) das genetische Geschlecht, b) beginnende Intersexualität, c) schwache Intersexualität, d) mittlere Intersexualität, e) starke Intersexualität, f) höchstgradige Intersexualität (bei genetischen Weibchen auch Weibchenmännchen genannt), g) Geschlechtsumwandlungstiere (*U. ♂ XY* und *U. ♀ XX*).

**ββ) Genetisches.** 1. Die diploide Intersexualität von *Lymantria dispar* wird erzeugt durch Kreuzung geographischer Rassen dieser Form.

2. Alle diese Rassen haben normale Sexualverhältnisse, wenn reingezüchtet.

3. Alle diese Rassen haben die gleichen Chromosomenverhältnisse.

4. Die Rassen sind meist auch durch andere erbliche Rassencharaktere zu unterscheiden.

5. Nach ihrem Verhalten in den Kreuzungen können die Rassen eingeteilt werden in schwache, starke und neutrale; dazu kommt noch ein Sondertypus.

6. Verschiedene Rassen der gleichen Gruppe miteinander in irgendeiner Richtung gekreuzt, geben nur geschlechtlich-normale Nachkommenschaft (also schwach  $\times$  schwach, stark  $\times$  stark usw.).

7. Neutrale Rassen in irgendeiner Richtung mit starken oder schwachen gekreuzt geben nur normale Nachkommenschaft.

8. Weibchen der schwachen Rassen mit Männchen der starken Rassen gekreuzt, geben in  $F_1$  zur Hälfte normale ♂ und zur anderen Hälfte weibliche Intersexe eines bestimmten Grades.

9. Die reziproke Kreuzung von starken ♀  $\times$  schwachen ♂ ist normal.

10. Weibliche Intersexualität tritt in weiteren Kreuzungskombinationen nur auf, wenn die mütterliche Linie der schwachen Rasse angehört und der Vater mindestens ein X-Chromosom einer starken Rasse liefert.

11. Männliche Intersexualität erscheint niemals, wenn die Mutter oder mütterliche Linie einer schwachen Rasse angehört.

12. Männliche Intersexualität erscheint in  $F_2$  oder Rückkreuzungen oder komplizierten Bastardkombinationen aus der Kreuzung starkes ♀  $\times$  schwaches ♂; also immer in der mütterlichen Linie der starken Rasse.



13. Männliche Intersexualität (alle genetischen ♂) erscheint auch, wenn Weibchen des in Punkt 5 genannten Sondertypus mit Männchen einiger schwachen Rassen gekreuzt werden in  $F_1$ .

14. Weibchen der gleichen schwachen Rasse mit Männchen verschiedener starker Rassen gekreuzt, geben in  $F_1$  je nach der Kreuzung verschiedene aber typische Resultate in bezug auf den Grad der erzeugten Intersexualität. Wenn die „Stärke“ der Männchen gemessen wird an der Stufe der von ihnen in  $F_1$  produzierten Intersexualität, so gibt es verschiedene Grade von starken Rassen.

15. Ein und dasselbe Männchen einer starken Rasse erzeugt mit Weibchen verschiedener schwacher Rassen in  $F_1$  verschiedene, aber im Einzelfall typische Stufen von weiblicher Intersexualität. Es gibt also auch verschiedene Grade von Schwäche der schwachen Rassen.

16. Das Maß der weiblichen Intersexualität hängt also ab von der relativen Schwäche der Mutter und der relativen Stärke des Vaters.

17. Der relative Grad der Stärke bzw. der Schwäche der Rassen, der bei Erzeugung der weiblichen Intersexe in Erscheinung tritt, erweist sich auch als wirksam, wenn in  $F_2$  usw. oder reziproken Kreuzungen mit den gleichen Rassen männliche Intersexualität entsteht, deren Maß dann umgekehrt von der relativen Stärke der mütterlichen Linie und der relativen Schwäche der väterlichen Linie abhängt.

18. Die genetische Analyse dessen, was bei Erzeugung weiblicher Intersexualität als die Stärke der väterlichen Rasse bezeichnet wurde, ergibt, daß „Stärke“ in diesem Fall der Verteilung der  $X$ -Chromosomen folgt. Sie ist also eine Eigenschaft eines (oder mehrerer) in den  $X$ -Chromosomen gelegener Gene. Da die als Stärke bezeichnete Eigenschaft dieses Gens genetische Weibchen zu männlicher Entwicklung zwingt, so ist dies Gen der Männlichkeitsfaktor  $M$ .

19. Die genetische Analyse dessen, was bei Erzeugung weiblicher Intersexualität als Schwäche der Mutter bezeichnet wurde, zeigt, daß diese Eigenschaft rein mütterlich vererbt wird, was Vererbung im Protoplasma oder im  $Y$ -Chromosom bedeuten könnte. Da der Grad der Schwäche der Mutter dafür verantwortlich ist, wieviel Widerstand der Vermännlichung des genetischen Weibchens entgegengesetzt wird (Grad der Intersexualität bei Kreuzung auf verschiedene schwache Mütter), so muß „Schwäche“ eine Eigenschaft des somit mütterlich vererbten Weiblichkeitsfaktors  $F$  sein.

20. Zu dem gleichen Resultat führt die genetische Analyse der männlichen Intersexualität. Bei Verwendung der gleichen Rassen erscheint männliche Intersexualität nur in der mütterlichen Linie der starken Rasse. Da dabei eine Verweiblichung der genetischen Männchen eintritt, so erweist sich die mütterlich vererbte Stärke als Eigenschaft des Weiblichkeitsfaktors der starken Rasse. Innerhalb dieser mütterlichen starken Linie hängt aber die männliche Intersexualität von der

Kombination der beiden  $X$ -Chromosomen ab, die von schwachen Rassen kommen müssen.

21. Daraus folgt, daß starke Rassen starke Faktoren  $F$  und  $M$ , schwache Rassen schwache Faktoren  $F$  und  $M$  besitzen. Die Kombination des mütterlich vererbten schwachen  $F$  mit starkem  $M$  im  $X$ -Chromosom ( $\varnothing = XY$ ) gibt weibliche Intersexualität; die Kombination des mütterlich vererbten starken  $F$  mit zwei schwachen  $M$  in den  $X$ -Chromosomen ( $\text{♂} = XX$ ) gibt männliche Intersexualität.

22. Bei der Erzeugung männlicher Intersexualität addiert sich die Wirkung der beiden  $M$ -Faktoren in den beiden  $X$ -Chromosomen, wie aus der Analyse von Fällen hervorgeht, in denen die beiden  $X$  von zwei verschiedenen Rassen in bezug auf relative Schwäche und Stärke herkommen. Relative Stärke ist daher gleichzusetzen relativer Quantität.

23. Bei der Erzeugung weiblicher Intersexualität kommen einzig und allein die mütterlich vererbten  $F$  und das  $M$  im  $X$ -Chromosom in Betracht. An der Erzeugung männlicher Intersexualität können (aber müssen nicht) weitere Mendelfaktoren autosomaler Natur beteiligt sein, die also unter den Begriff der „Modifikationsfaktoren“ fallen. Bisher wurden zwei solche weitere Faktoren festgestellt.

24. Alle genetischen Kontrollen, die ausgeführt werden konnten, sprechen dafür, daß der Faktor  $F$  im  $Y$ -Chromosom vererbt wird.

$\gamma\gamma$ ) Die theoretische Interpretation. 1. Es sind in beiden Geschlechtern die Gene für die Erzeugung eines jeden Geschlechts vorhanden.

2. Damit normale Geschlechter entstehen, muß eine bestimmte Quantitätsrelation zwischen Weiblichkeitsbestimmern und Männlichkeitsbestimmern bestehen<sup>1)</sup>. Sie ist dadurch gesichert, daß bei *Lymantria dispar* das mütterlich vererbte  $F$  jedem Ei in gleicher Quantität mitgegeben wird, das  $M$  aber durch den  $X$ -Chromosomenmechanismus in einfacher ( $XY$ ) oder doppelter ( $XX$ ) Dosis. Die Wirkung der beiderlei Gene parallel ihrer Quantität muß dann sein  $F > M$ ,  $F < MM$ .

3. Die zu der Kreuzung benutzten Rassen unterscheiden sich dadurch, daß zwar die relativen Quantitäten von  $F$  und  $M$  innerhalb jeder Rasse normal sind, daß aber die absoluten Quantitäten verschieden sind.

4. Intersexualität entsteht also, wenn durch Kreuzung Quantitäten von  $F$  und  $M$  zusammengebracht werden, die nicht zusammenpassen. So ist es möglich, daß innerhalb der weiblichen Formel  $M$  zu stark ist, oder innerhalb der männlichen Formel  $F$  zu stark ist. Die Größe dieser Unstimmigkeit von  $F$  zu  $M$  bzw.  $M$  zu  $F$  bedingt den Grad der Intersexualität.

<sup>1)</sup> Die amerikanische Literatur benutzt dafür das Wort balance, Gleichgewicht. Tatsächlich ist es aber kein Gleichgewicht, weshalb ich den Ausdruck zwar für bequem im Gebrauch, aber inkorrekt halte.

5. Da es zwischen der normalen Quantitätsrelation  $\frac{F}{M} = \varrho$  und  $\frac{MM}{F} = \delta$  die Zwischenstufen innerhalb der Formel  $\frac{F}{M}$  wie  $\frac{MM}{F}$  gibt, so muß es ein Minimum des Überwiegens von  $F$  über  $M$  (bzw. umgekehrt  $MM$  über  $F$ ) geben, von dem ab das reine Geschlecht entsteht, das epistatische Minimum. Zwischen den beiden Minima für die reinen Geschlechter liegen die Werte für die Zwischenstufen.

6. Die Formeln für die normalen Geschlechter und die Intersexe lauten somit (für *dispar*, *Abraxas*-Typ)

a) bei nur mendelistischer Fassung:

$$\begin{array}{ll} \boxed{F} Mm = \varrho & \boxed{F} MM = \delta \\ \boxed{F_w} M_s m = \varrho \text{ Int.} & \boxed{F_s} M_w M_w = \delta \text{ Int.,} \end{array}$$

wobei die Einrahmung von  $F$  seine mütterliche Vererbung bedeutet, das Suffix  $w$  = schwach,  $s$  = stark und wobei die vorher genannten Modifikationsfaktoren für männliche Intersexualität nicht berücksichtigt sind.

b) Bei Berücksichtigung der Chromosomen:

$$\begin{array}{ll} (FY)(MX) = \varrho & (FY)(MX)(MX) = \delta \\ (FY)_w(MX)_s = \varrho \text{ Int.} & (FY)_s(MX)_w(MX)_w = \delta \text{ Int.,} \end{array}$$

wobei wieder die autosomalen Modifikationsfaktoren unberücksichtigt sind.

c) Bei Berücksichtigung der Quantitätsrelation:

$$\begin{array}{ll} \frac{(FY)}{(MX)} > E_w = \varrho & \frac{FY}{(MX)+(MX)} < E_m = \delta \\ \frac{(FY)}{(MX)} < E_w > E_m = \varrho \text{ Int.} & \frac{FY}{(MX)+(MX)} > E_m < E_w = \delta \text{ Int.,} \end{array}$$

wobei  $E_w$  das epistatische Minimum für Weiblichkeit und  $E_m$  dasselbe für Männlichkeit darstellt.

7. Genetisch ist der Grad der Intersexualität durch das Maß der Unstimmigkeit in der relativen Quantität von  $F:M$  bedingt. Entwicklungsgeschichtlich ist der Grad der Intersexualität durch die zeitliche Lage des Drehpunktes bestimmt. Es besteht somit eine physiologische Beziehung zwischen den relativen Quantitäten der Gene am Ausgangspunkt und dem zeitlichen Eintreten des Drehpunktes, der um so früher liegt, je größer die quantitative Unstimmigkeit ist. (Unstimmigkeit heißt natürlich dabei: Im  $XY$ -Geschlecht  $F:M < E_w$ , im  $XX$ -Geschlecht  $F:M + M > E_m$ ).

8. Fassen wir den entwicklungsgeschichtlichen Vorgang der sexuellen Determination der Entwicklung als einen Reaktionsablauf auf, nämlich die Produktion der männlichen bzw. weiblichen Determinationsstoffe, deren größere Quantität die sexuelle Entwicklung kontrolliert, dann bedeutet der Drehpunkt einen Schnittpunkt der männlichen und weiblichen

Reaktionskurve. Da dieser Schnittpunkt zeitlich abhängig ist von der relativen Quantität der Geschlechtsgene am Ausgangspunkt, so muß der Quantität des einzelnen Geschlechtsgens die Geschwindigkeit der Reaktion, die zur Bildung der sexuell determinierenden Stoffe führt, proportional sein.

9. Ganz allgemein erweist sich somit der Mechanismus der Geschlechtschromosomen als ein Mechanismus, der dafür sorgt, daß von zwei konkurrierenden Reaktionen, von denen die eine in beiden Geschlechtern eine konstante Geschwindigkeit hat, die andere eine geringere ( $1X$ ) oder eine größere ( $2X$ ) Geschwindigkeit erhält.

### γ) Das Einzelmaterial.

*αα) Morphologie der Intersexe.* Die entscheidende Tatsache, die aus der Morphologie und Entwicklung der Intersexe abgeleitet ist, ist die, daß Intersexe Individuen sind, die sich zunächst mit ihrem genetischen Geschlecht zu entwickeln beginnen, von einem bestimmten Zeitpunkt, dem Drehpunkt an, ihr Geschlecht wechseln und mit dem anderen Geschlecht ihre Entwicklung beenden; ferner daß das Maß der Intersexualität der plusminus früheren Lage dieses Drehpunktes proportional ist. Diese Erkenntnis ist für verschiedene Stufen männlicher und weiblicher Intersexualität in Abb. 1 schematisch dargestellt. Diese Erkenntnis geht allgemein aus folgenden Tatsachen hervor. 1. Bei einer Serie von Intersexen ist das Maß der Eigenschaften des nicht genetischen Geschlechts, das die einzelnen Organe zeigen, bestimmt durch den Zeitpunkt der Differenzierung der betreffenden Organe. Sehr spät sich entwickelnde Organe zeigen die Umwandlung nach dem anderen Geschlecht hin schon bei schwacher Intersexualität, sehr früh differenzierende Organe werden erst in den höheren Intersexualitätsstufen betroffen. Das Maß der intersexuellen Umwandlung ist daher eine Funktion der dazu zur Verfügung stehenden Zeit im Verhältnis zur bereits vorausgegangenen Differenzierungszeit. 2. Dementsprechend erweist sich der Typus der schwachen weiblichen Intersexualität als ein Mosaik von vielen rein weiblichen Teilen, nämlich solchen, die sich frühzeitig differenzieren und wenigen mehr oder weniger männlichen Teilen, nämlich denen, die sich spät entwickeln. Mit steigender Intersexualität werden immer mehr Organe männlich in der umgekehrten Reihenfolge ihrer normalen Differenzierung. Bei männlicher Intersexualität ist weiblich und männlich zu vertauschen. 3. Organe, die nur dem nicht genetischen Geschlecht zukommen, haben in dem ausgebildeten Intersex den Zustand eines normalen früheren oder späteren Entwicklungsstadiums des betreffenden Organs, proportional dem Maß der Intersexualität. Es hat sich also das betreffende Organ vom Drehpunkt an entwickelt und erreicht bei Abschluß der Gesamtentwicklung ein je nach der Lage des Drehpunktes mehr oder weniger fortgeschrittenes

Entwicklungsstadium. Die Reihenfolge der Entwicklung der hauptsächlichlichen Organe ist die folgende (wobei nur von sichtbarer Ent-

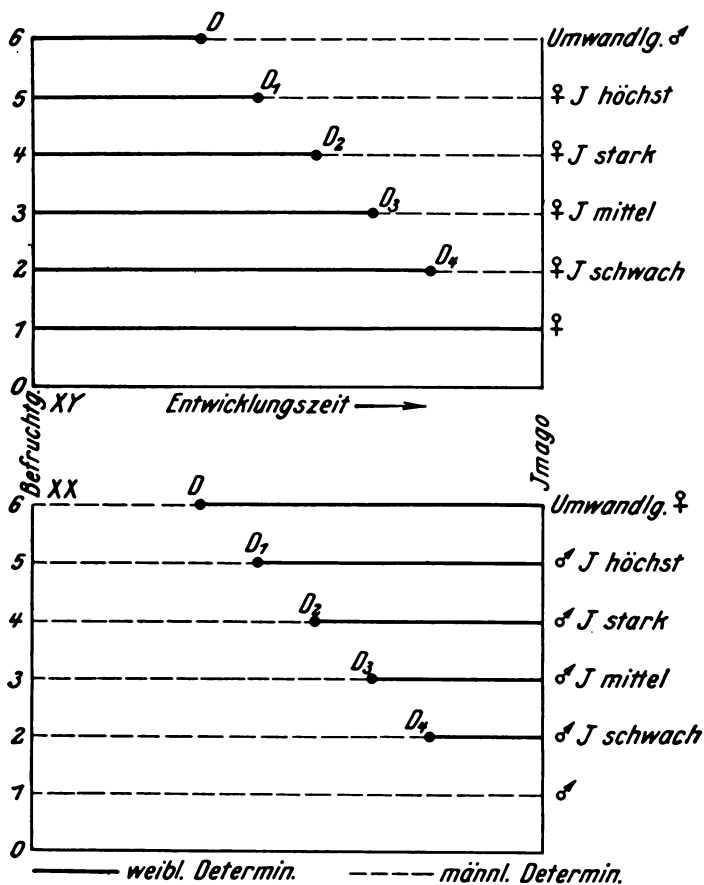


Abb. 1. Schema zum Zeitgesetz der Intersexualität.

wicklung die Rede ist; die Determination im entwicklungsphysiologischen Sinn erfolgt stets viel früher; bei Feststellung des Drehpunktes müßte natürlich auf den Determinationszeitpunkt, nicht den Differenzierungszeitpunkt Rücksicht genommen werden. Ersterer ist aber meist unbekannt):

	Junge Raupe	Mittelgroße Raupe	Erwachsene Raupe	Junge Puppe	Mittlere Puppe	Organ
♀	Hodenähnlich	Eiröhrenbildung	Aufgeknäuelte Eiröhren	Eiröhren frei	Bildung der fertigen Eier	Gonade
	—	—	Form der Antenne	Innere Differenzierung	Fertigstellung	Antenne
	—	—	—	—	Labien	Cop.-Apparat

	Junge Raupe	Mittelgroße Raupe	Erwachsene Raupe	Junge Puppe	Mittlere Puppe	Organ
♂	Hodenbildung	Beginn der Spermio-genese	Spermato-genese	Hodenver-wachung	—	Gonade
	—	—	Form der Antenne	Innere Diffe-renzierung	Fieder-wachstum	Antenne
	HEROLDS Organ	—	Anlage von Valven u. Pe-nis aus HE-ROLD'S Organ	Differenzie-rung v. Val-ven, Penis, Segmentring	Uncus	Cop.-Apparat

Dem entspricht die Zusammensetzung der verschiedenen Inter-sexualitätsstufen, wobei zu beachten ist, daß diese öfters kontinuierlich ineinander übergehen und zweitens gewisse Variationen bestehen, die von den jeweils benutzten Rassenkombinationen abhängen.

	Beginnende Inter-sexualität	Schwache Inter-sexualität	Mittlere Inter-sexualität	Starke Inter-sexualität	Höchstgra-dige Inter-sexualität	Organ
♀	Reifes Ovar	Fast reifes Ovar	Unreifes Ovar. Degenerierte Eiröhren	Jugendliches Ovar. Eiröhrende in Umwandlung	Alle Stufen zwischen jungem Ovar und Hoden	Gonade
	Beginn der Fiederverlängerung	Fiedern $\frac{1}{3}$ männliche Länge	Fiedern $\frac{2}{3}$ männliche Länge	Fast männlich	Männlich	Antenne
	Weiblich	Unvollkommen weiblich	Unvollkommen weiblich, jugendliches HEROLDS-Organ. Labien mehr oder weniger uncusähnlich	Beginn des Segmentringes. Spätes Stadium v. HEROLDS-Organ. Teils gespaltener Uncus	Weitere Serien männlicher Entwicklungsstadien vom HEROLDS-Organ. Uncus und Segmentring	Cop.-Apparat
♂	Reifer Hoden	Reifer Hoden	Hoden mit wenig reifen Spermien, Ureiern	Umwandlung der Hodenfächer in Eiröhren	Auswachsen der Eiröhren	Gonade
	Männlich	Männlich	Männlich	Nur eine männliche Fiederreihe	Mehr oder weniger weiblich	Antenne
	Männlich	Männlich mit doppeltem Uncus	Männlich mit mehr oder weniger vollständigen Labien	Männlich mit Labien	Männlich mit Labien, rudimentärer Ring bis fast weiblich	Cop.-Apparat

Von der äußerlich am meisten hervortretenden Flügelfärbung ist hier abgesehen. Ihr Verhalten, das zum Verständnis ausführlicher Erörterungen bedarf, ist bei GOLDSCHMIDT (1922) und MINAMI (1923) diskutiert. Intersexuelle Weibchen haben meist rein männliche Flügel-farbe, aber es gibt auch einen Mosaiktyp; intersexuelle Männchen haben stets einen Mosaiktyp, dessen weibliche Teile genau proportional dem Maß der Intersexualität zunehmen. Diese Besonderheit ist

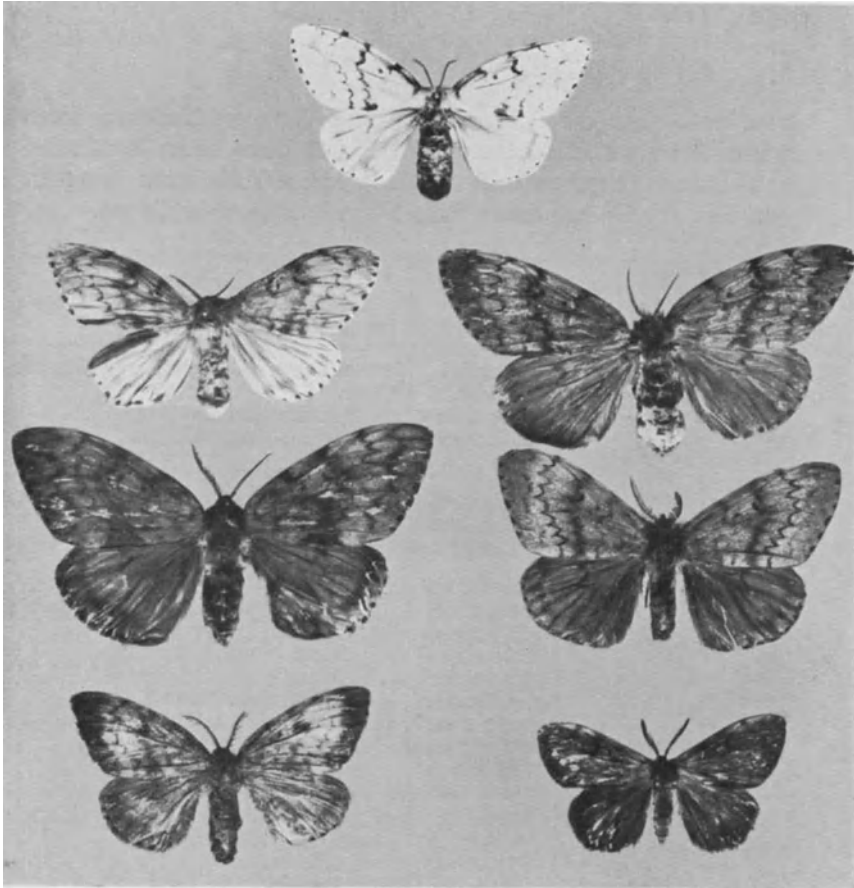


Abb. 2. Serie intersexueller ♀ von *L. dispar*.

NB. Die verschiedene Größe der Stücke hängt nur von den benutzten Rassen und Ernährungsbedingungen ab!

ein rein entwicklungsphysiologisches Problem, das bei GOLDSCHMIDT (1922) genauer erörtert ist. Die Flügelform folgt ungefähr zwischen Gonaden und Antennen: sie gehört bis zur mittleren Intersexualität

dem genetischen Geschlecht an, ist bei starker mehr dem anderen Geschlecht genähert und schließlich völlig die des anderen Geschlechts.

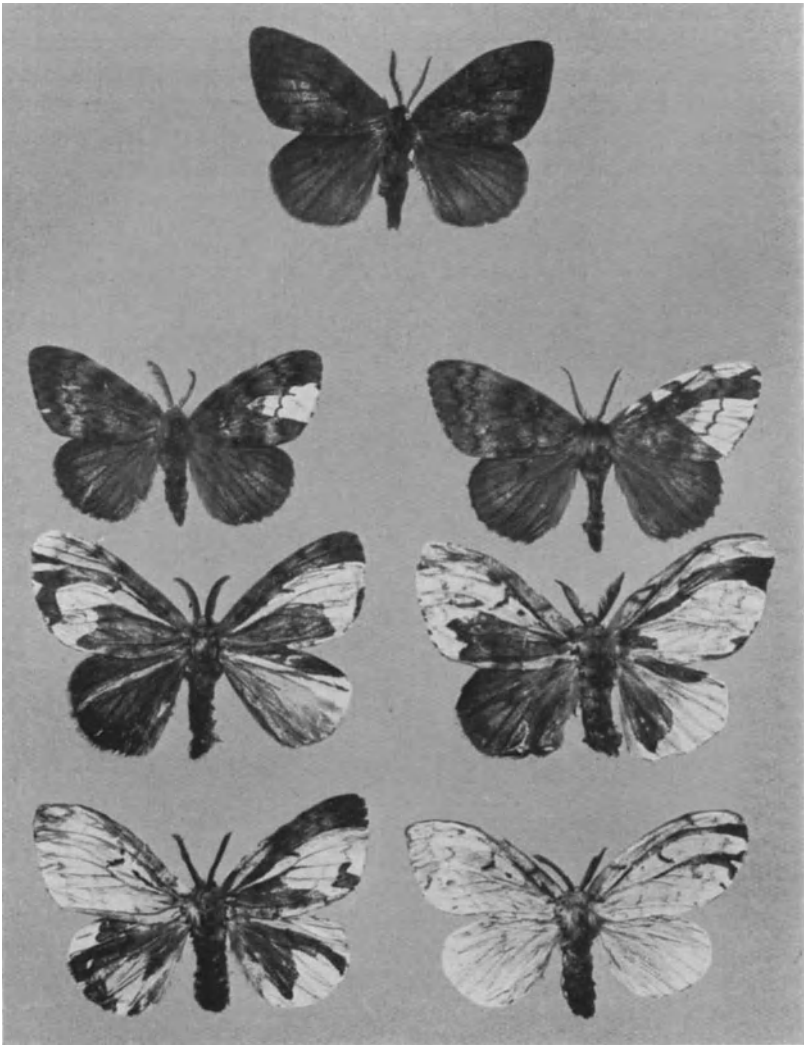


Abb. 3. Serie intersexueller ♂ von *L. dispar*.

Die Hauptpunkte aus vorstehender Tabelle seien zum Teil nach noch nicht veröffentlichtem Material kurz illustriert, da sie den Beweis für die Richtigkeit der Definition der Intersexualität liefern. Abb. 2 und 3 geben den Habitus einer Serie männlicher und weiblicher Intersexe wieder.



Die Gonaden: Der fertige *Hoden* ist aus zwei Drüsen zu einem unpaaren Organ verwachsen. Jede Hälfte enthält vier Fächer, zu einem nierenförmigen Körper angeordnet. Am Kopf jeden Faches liegen die Urogeschlechtszellen; ein einfaches Vas deferens dient als Ausführgang (Abb. 4). Entwicklungsgeschichtlich ist die Hodenstruktur schon in der jungen Raupe fertig. In der erwachsenen Raupe ist bereits die Spermatogenese vollendet. Gleich nach der Verpuppung verwachsen die beiden Hoden. Das fertige *Ovar* besteht aus 8 Eiröhren, die den 8 Hodenfächern homolog sind. Im dünnen Endfaden liegen die Urogeschlechtszellen (in homologer Lage wie im Hodenfach). Dann folgt

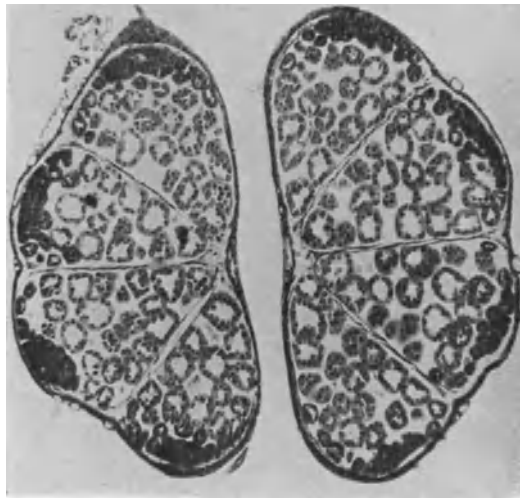


Abb. 4. Schnitt durch die normalen Hoden von *L. dispar* vor der Verschmelzung.

die Ovocytenzone, in der jede Eizelle mit einer Reihe von Nährzellen zu einer typischen Gruppe vereinigt werden; dann der Hauptteil der Eiröhre, in dem die heranwachsenden Eigruppen perlschnurartig hintereinander liegen. Die Eigruppen sind von einem Follikel­epithel umgeben, das in das Epithel der individuellen Ausführ­gänge der einzelnen Eiröhren übergeht; diese vereinigen sich zu einem gemeinsamen Ei­leiter (Abb. 5).

Entwicklungsgeschichtlich ist das junge Ovar zunächst dem Hoden ähnlich. Dann wachsen die einzelnen Eiröhren stark in die Länge und knäueln sich in ihrer Bindegewebshülle auf. Gleichzeitig entstehen die individuellen Ausführ­gänge durch Knospung vom gemeinsamen Aus­führgang. Von hier stammt auch der Hauptteil des Follikel­epithels (siehe Abb. 5). In der jungen Puppe zerreißt die Bindegewebshülle und die Eiröhren werden frei. Erst jetzt erfolgt das Hauptwachstum der Eier, die schließlich die ganze Leibeshöhle prall füllen.

*Die intersexuellen Weibchen.* Makroskopisch zeigt eine Serie intersexueller Weibchen bis herauf zu starker Intersexualität Ovarien, die in der Intersexualitätsreihe eine der Reihe der normalen Entwicklung genau identische Reihe darstellen. Für die ersten Stufen illustriert

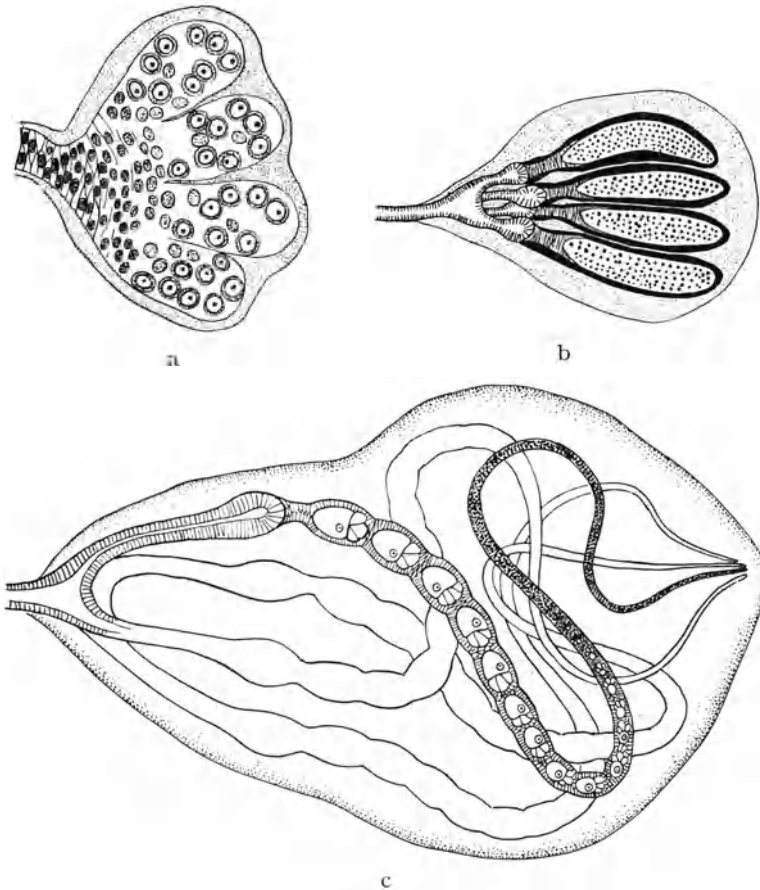


Abb. 5 a—c. Drei Stadien der normalen Entwicklung des Organs der Schmetterlinge. (Nach GRÜNBERG und SCHNEIDER.)

dies Abb. 6. Bei starker Intersexualität sieht dann der Eierstock aus wie etwa normal zur Zeit der Verpuppung. Das zeigt also, daß mit der immer früheren Lage des Drehpunktes (die intersexuellen Stufen) die Ovarentwicklung aufhört. Mikroskopisch zeigt sich, daß gleichzeitig die Umwandlung in einen Hoden beginnt, die genau parallel mit der vorhergehenden Reihe immer weiter vorgeschritten ist. Sie beginnt in den frühen Intersexualitätsstufen im Endfaden, wo die Ovogonien liegen. Dieser bläht sich auf und nimmt immer mehr

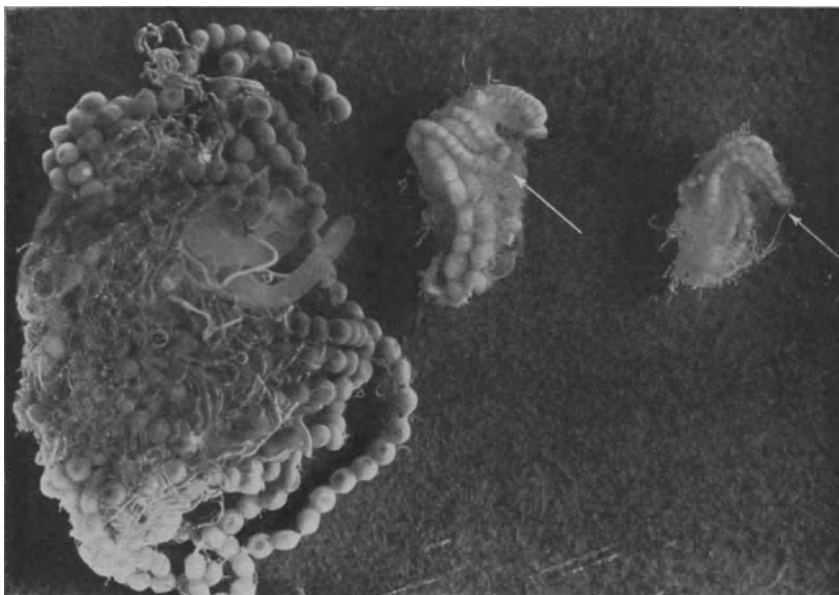


Abb. 6. Normale und intersexuelle Ovarien von *L. dispar*.

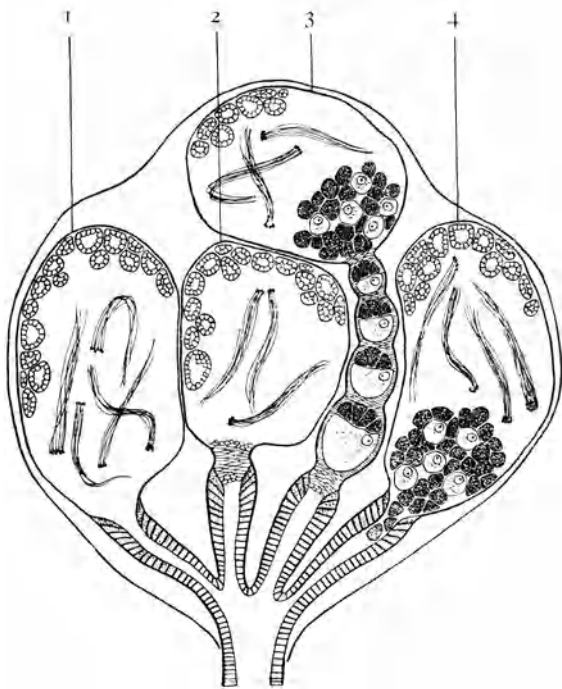


Abb. 7. Intersexuelles Ovar während der Umwandlung in einen Hoden.

Hodenfachcharakter an. Die Eier zerfallen und werden phagocytiert und Ureier werden zu Ursamenzellen. Bei den höchsten Intersexualitätsstufen kann man auch entwicklungsgeschichtlich die weitere Umwandlung verfolgen; es wachsen die blasenförmigen Erweiterungen des Endfadens immer mehr um den Rest der Eiröhre herum, den sie endlich

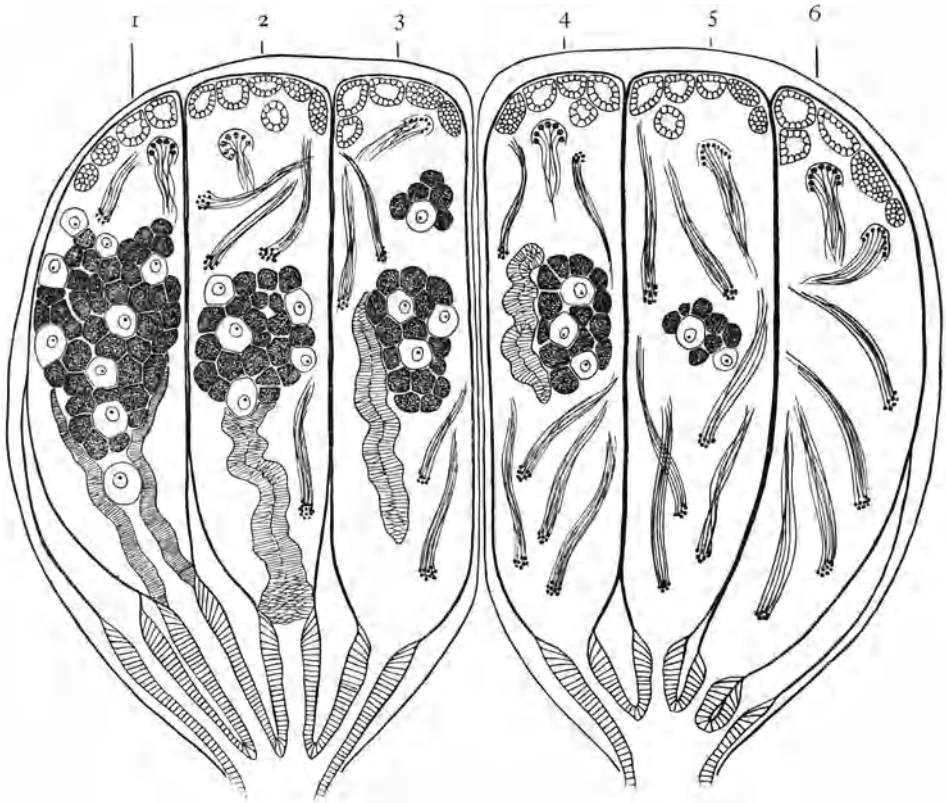


Abb. 8. Halbschematische Darstellung von 6 Stufen der intersexuellen Umwandlung des Eierstocks in einen Hoden.

ganz einschließen. Dann entsteht ein hodenähnliches Gebilde, in dem noch desorganisierte Eiröhrenreste enthalten sind. Gleichzeitig geht die Spermatogenese vor sich, und wenn der Drehpunkt früh genug liegt, gelingt die völlige Umwandlung in einen funktionsfähigen Hoden. Abb. 7, 8 geben eine schematische Darstellung der ganzen Serie. Einzelheiten und Photogramme bei GOLDSCHMIDT und SAGUCHI (1922); ferner unveröffentlichtes Material.

*Die intersexuellen Männchen:* Da die Hodenentwicklung, bis auf die Verwachsung, schon in der Raupe zu Ende geführt ist, so haben

die ersten Intersexualitätsstadien nach Erwartung unveränderte Hoden; nur einige Degenerationszeichen treten schon auf. Bei mittlerer Intersexualität erscheint dann ebenfalls nach Erwartung ein paariger Hoden; der Drehpunkt liegt vor der Verwachsung, die nicht mehr stattfindet. Die nächste Stufe zeigt in paarigen Hoden das Ausknospen der vier individuellen Eileiter vom Vas deferens aus und manchmal auch schon Bildung einzelner Eizell-Nährzellgruppen von Spermatogonien aus. Erst die hohen Stufen der Intersexualität (früher Drehpunkt) erlauben dem schon fast fertigen Hoden noch weitgehende Umwandlung zum Eierstock durch Bildung von Eizellgruppen und Follikelepithel, nachher Auswachsen der Hodenfächer zu Eiröhren. Die Hauptstufen des Vorganges sind nach meist noch unveröffentlichten Untersuchungen in Abb. 9 halbschematisch wiedergegeben. Das Verhalten der Gonaden be-

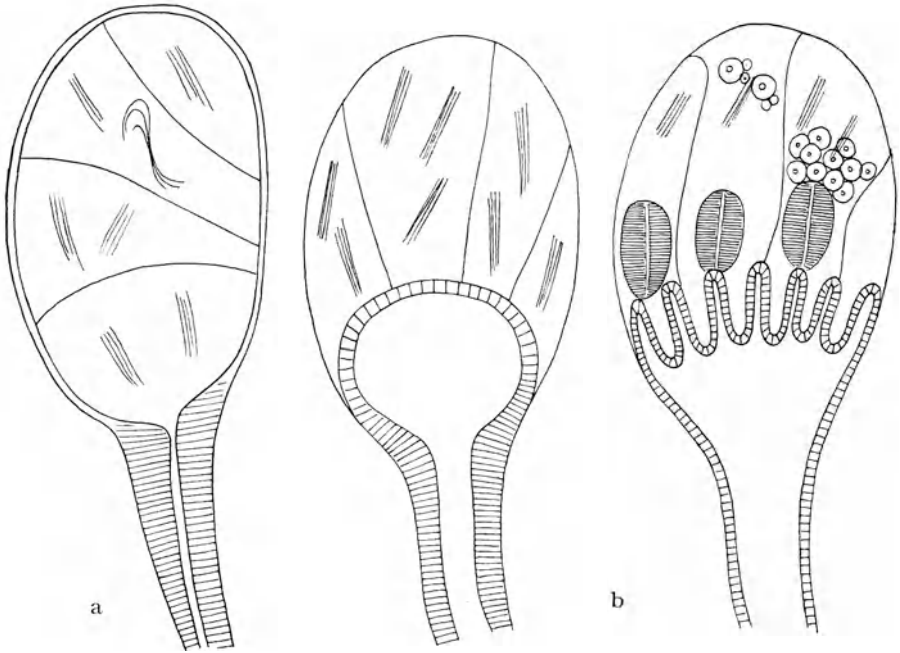


Abb. 9a, b.

weist somit eindeutig das Zeitgesetz der Intersexualität 1. dadurch, daß eine intersexuelle Reihe in der richtigen Reihenfolge Entwicklungsstadien der Gonade enthält; 2. daß parallel dem Ansteigen der Reihe fortschreitende Umwandlungsstadien der Gonade in der Reihenfolge der normalen Entwicklung des anderen Geschlechts erscheinen; 3. daß embryologisch die Umwandlung nach diesen Gesetzen verfolgt werden kann. Für Ausführgänge und Anhangsdrüsen siehe GOLDSCHMIDT (1920) sowie unveröffentlichte Untersuchungen.

Der Kopulationsapparat. Dieses Organ liefert besonders klare Beweise für das Zeitgesetz, da es sehr typische Geschlechtsdifferenzen aufweist. Das männliche Organ (Abb. 10) besteht aus einem Chitining, an dessen dorsaler Hinterwand ein Haken sitzt, der Uncus. Inner-

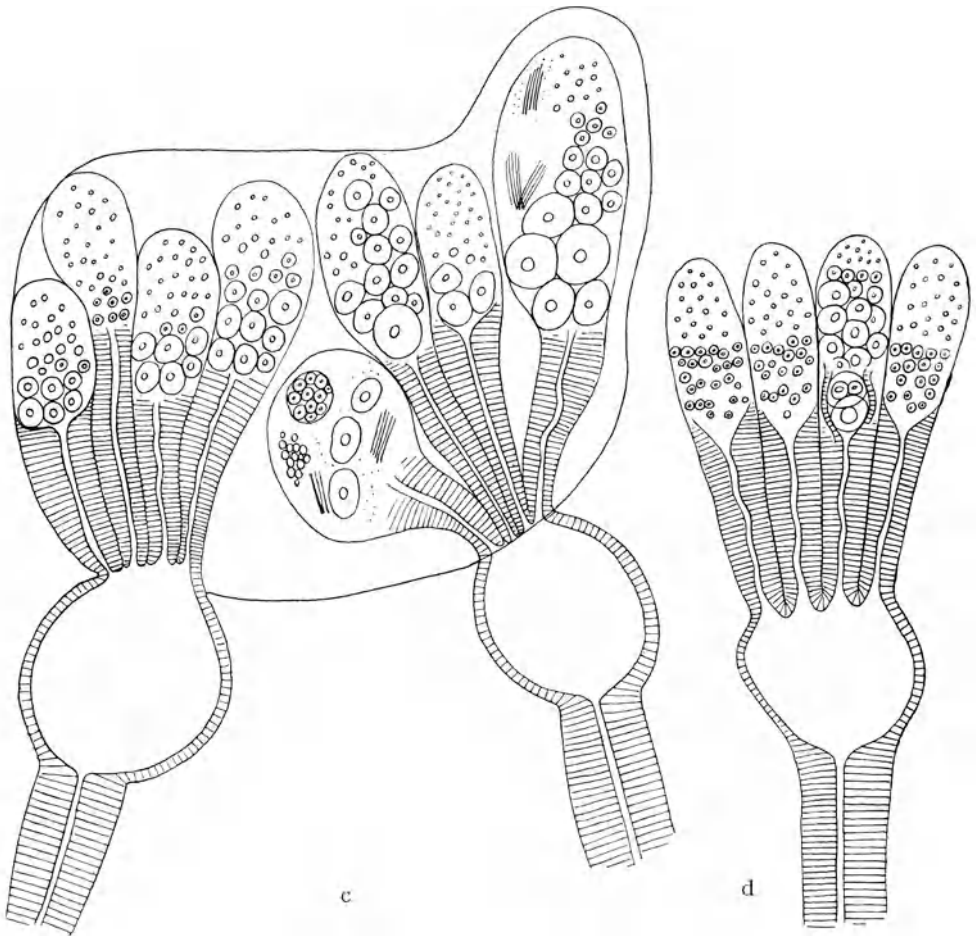


Abb. 9a—d. Umwandlung von Hoden in Ovar bei stark intersexuellen Männchen. a Hoden mit 4 Fächern; b links Hoden mit Einwachsen des Ovidukts, rechts Ovidukte, spezielle Eileiter wachsen im Hoden vor, neben Spermato-genese beginnt Eibildung; c die beiden Gonaden eines hochintersexuellen ♂ mit Hodenfächern in Umwandlung in Eiröhren; d eine noch weiter umgewandelte Gonade. (Halbschematische Rekonstruktionen.)

halb des Ringes finden sich ein Paar von Zangen, die Valven, zwischen denen durchgesteckt ein Chitinrohr, der Penis, liegt, teilweise von einer chitinierten Führung, der Penisscheide, umgeben. Entwicklungsgeschichtlich sind diese Teile verschiedenartig: der Chitinring entspricht

der Konfiguration des Abdominalendes bzw. des 9. Segmentes in der Puppe; der Uncus ist eine sehr spät in der Puppe auftretende Abspaltung der Dorsalwand des Analkegels, der den Enddarm umgibt. Valven und Penis differenzieren sich aus einer schon in der jungen Raupe auftretenden ventralen Einstülpung (HEROLDS Organ). In dieser erheben sich zwei Paare von Zapfen, von denen die inneren, die Pisananlage, verschmelzen, die äußeren die Valven liefern. Bei der Verpuppung gelangen diese Zapfen an die Körperoberfläche und wachsen in charakteristischer Weise

zu Valven und Penis aus. (Allgemeines siehe GOLDSCHMIDT [1920]. Einzelheiten in noch unveröffentlichten Untersuchungen, denen die Darstellung der Entwicklung des Organs in Abb. 11 entnommen ist.)

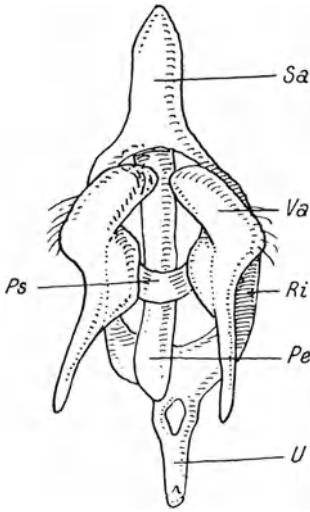


Abb. 10. Kopulationsapparat des ♂ von *L. dispar*. Pe Penis; Ps Penisscheide; Ri Chitinring; Sa Saccus; U Uncus; Va Valve.

Das weibliche Organ (Abb. 12) besitzt kein direktes<sup>1)</sup> Homologon von Valven und Penis; der Raupe fehlt auch das HEROLDSche Organ. Auch der Segmentring hat kein eigentliches Homologon. Dem Uncus homolog ist ein Paar von Labien, die zusammen eine Legeröhre bilden. Sie entwickeln sich genau wie der Uncus, nur paarig. Die Muskelansätze (Apophysen) sind Fortsätze des nicht weiter chitinisierten Segments an der Basis der Labien und dienen der Bewegung der Legeröhre.

*Intersexuelle Weibchen.* Die aufsteigende Serie weiblicher Intersexualität zeigt eine lückenlose Serie der Umwandlung des weiblichen Kopulationsapparates in einen männlichen, eine Serie, deren Einzelheiten ohne Kenntnis des Zeitgesetzes der Intersexualität unverständlich wäre.

Da der weibliche Apparat nur einen Bestandteil (die Labien) besitzt, der ein Homologon im männlichen Geschlecht hat (den Uncus), so müssen nach dem Zeitgesetz vom Drehpunkt an alle anderen Teile des männlichen Apparates ihre Entwicklung beginnen, d. h. es muß sich ein HEROLDS-Organ einstülpen, in dem die Serie der Entwicklungsvorgänge von Penis und Valven stattfindet, und es muß sich das vorletzte Segment so bilden, daß es zum Chitinring chitinisiert. Da nach

<sup>1)</sup> Das Wort „direkt“ soll andeuten, daß die Sachlage doch nicht so einfach ist, wie bisher dargestellt, wie sich aus noch unveröffentlichten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ergibt. Diese Einzelheiten gehören aber in eine Spezialdiskussion. Sie liefern übrigens weitere schöne Beweise für das Gesamtprinzip.

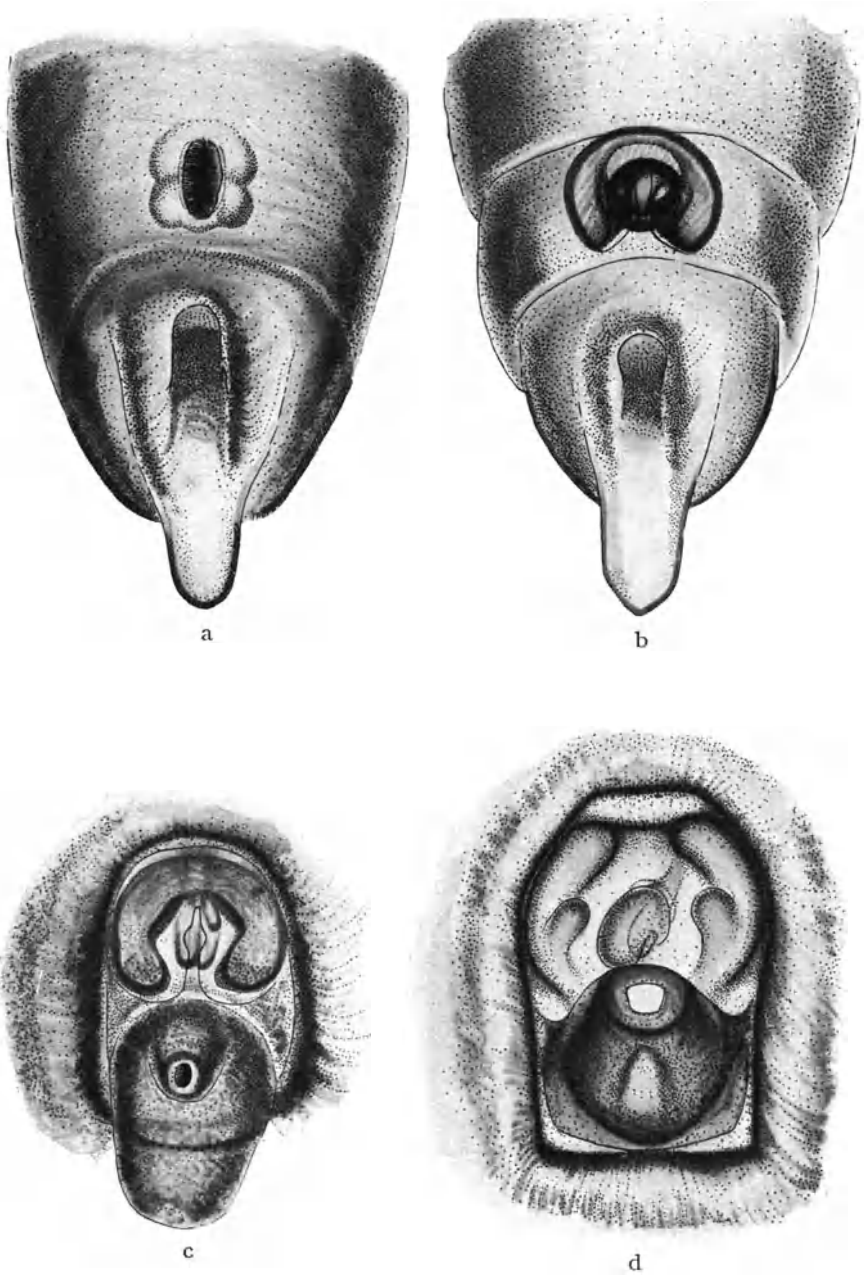


Abb. 11 a—d.  
Entwicklung des männlichen Kopulationsapparats aus HEROLDS Organ.



dem Drehpunkt je nach der früheren oder späteren Lage nur eine bestimmte Zeit zur Entwicklung noch zur Verfügung steht, so wird bei dem Abschluß der Entwicklung in der Puppe ein bestimmtes Entwicklungsstadium dieser Teile erreicht sein, ein früheres bei später Lage des Drehpunktes (= schwache Intersexualität), ein späteres bei früherer Lage des Drehpunktes (= starke Intersexualität). Mit anderen

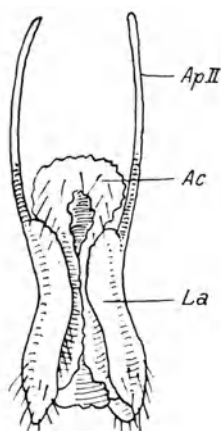


Abb. 12. Kopulationsapparat des ♀ von *L. dispar*. *Ac* Analconus; *Ap II* Apophyse; *La* Labie.

Worten muß die ansteigende intersexuelle Serie im fertigen Individuum eine richtige Reihe chitinisierter Entwicklungsstadien dieser männlichen Teile zeigen, und das ist tatsächlich der Fall. Abb. 13 zeigt einige solche Stadien. (Unveröffentlichte entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen stimmen damit überein.) Die dem Uncus homologen Labien aber entwickeln sich sehr spät als paarige Auswüchse des Enddarmkegels; der Uncus entsprechend als unpaariger Auswuchs. Bei schwacher Intersexualität (später Drehpunkt) ist dies paarige Auswachsen schon determiniert und wir erhalten Labien, die aber in ihrer feineren Ausgestaltung noch uncusartig werden können. Bei etwas früherem Drehpunkt ist die paarige Entwicklung schon begonnen, wenn mit der Geschlechtsumkehr der Reiz für unpaarige Entwicklung kommt, und es entsteht ein peripher paariger, proximal unpaarer Uncus; bei noch früherer Lage des Drehpunktes ent-

wickelt sich aber von Anfang an ein Uncus. Diese Serie und ihre Analyse allein wäre schon völlig genügend, die entwicklungsgeschichtliche Entstehung der Intersexe nach dem Zeitgesetz definitiv zu beweisen.

*Intersexuelle Männchen.* Nach dem Zeitgesetz der Intersexualität ist ein ganz verschiedenes Verhalten von weiblichen und männlichen Intersexen zu erwarten. Denn beim Männchen sind ja die dem Weibchen fehlenden Teile (HEROLDS-Organ) sehr früh angelegt, also bei den meisten Intersexualitätsstufen längst determiniert, wenn der Drehpunkt kommt. So ist zu erwarten, daß bis in die höchsten Intersexualitätsstufen hinauf Penis und Valven männlich bleiben; und das ist der Fall. Das gleiche gilt für den Segmentring; dieser legt sich aber später an als das HEROLDS-Organ, folglich muß er die Umwandlung in weiblicher Richtung beginnen, wenn Valven und Penis noch rein männlich sind. Auch dies trifft zu. Anders aber der spät angelegte Uncus, der schon in früheren Intersexualitätsstufen vom Drehpunkt betroffen werden kann. So finden wir tatsächlich nach Erwartung in den früheren Stufen männlicher Intersexualität die Umwandlung des Uncus in paarige Labien bei sonst männ-

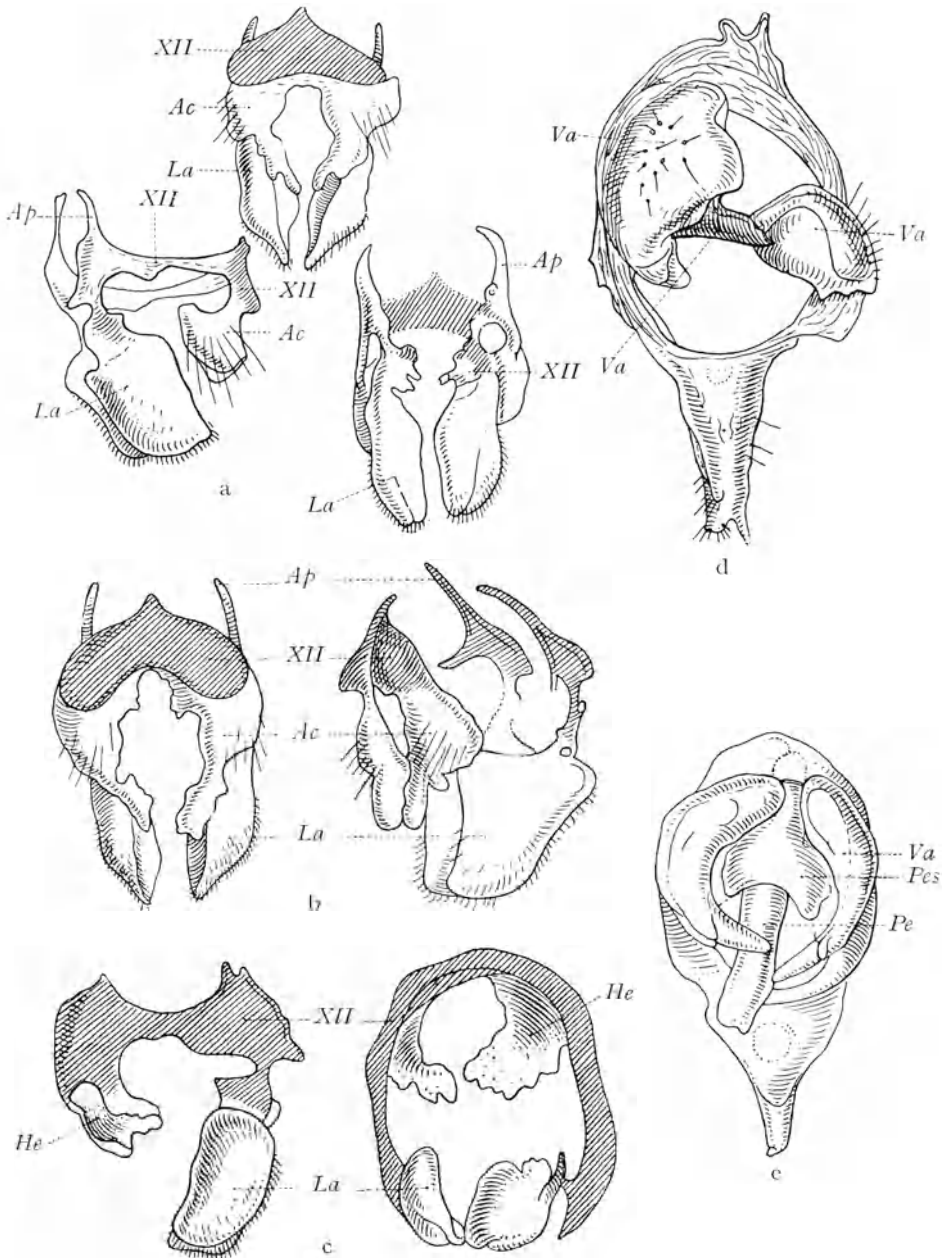


Abb. 13a—e. Fünf Kopulationsapparate intersexueller ♀ von *L. dispar* in aufsteigender Reihe. a von ventral, lateral und dorsal; b und c ventral und lateral. *Ap* Apophyse; *Ac* Analkonus; *He* Stelle von HEROLDS Organ; *La* Labien; *Pe* Penis; *Pes* Penisscheide; *Va* Valven; *XII* Segmentring.

lichem Apparat (s. Abb. 14). Die höchsten Stufen männlicher Intersexualität, die dann das allmähliche Verschwinden von HEROLDS Organ zeigen sollten, fehlen aber, da sie aus genetischen Gründen nur schwer zu erzeugen sind. Es lohnt sich wohl, sich die merkwürdige Differenz in den Umwandlungsstufen weiblicher und männlicher intersexueller Kopulationsapparate klarzumachen, wie die Unmöglichkeit ihres Verstehens ohne das Zeitgesetz der Intersexualität.

*Die Antennen.* Wie die Abb. 15 zeigt, besitzen die Weibchen fadenförmige Antennen mit rudimentären Seitenfiedern (auf denen die Sinnesorgane sitzen), die ♂ aber lange doppelreihige gefiederte Antennen. Eine Serie intersexueller Weibchen aber zeigt eine kon-

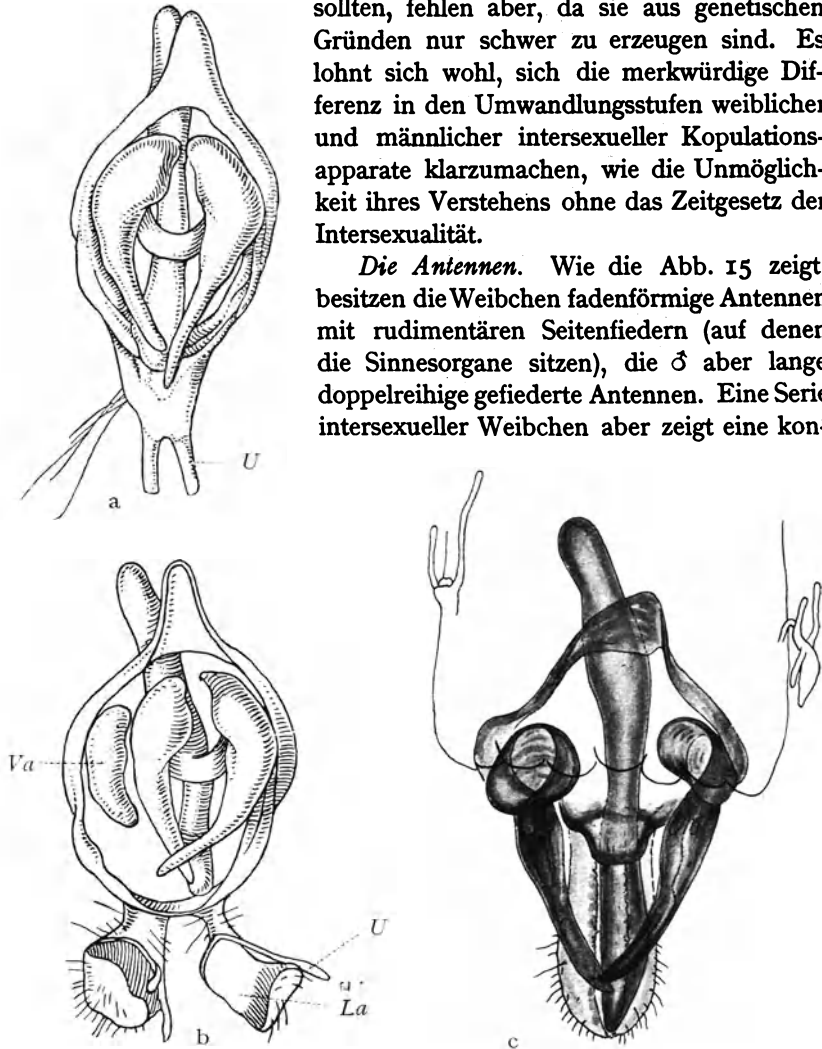


Abb. 14 a—c. Drei Stufen intersexueller Umwandlung des männlichen Kopulationsapparats. In c fangen auch Segmentring und Valven an sich rückzubilden bei völlig weiblichen Labien. *La* Labien; *U* Uncus; *Va* überzählige Valve.

tinuierliche Reihe von Übergängen zwischen beiden, und zwar beginnt die Verlängerung der Fiedern schon in den ersten Stufen weiblicher Intersexualität und steigt dann proportional der Intersexualitätsreihe an (Abb. 15). Intersexuelle ♂ dagegen zeigen normale männliche Antennen

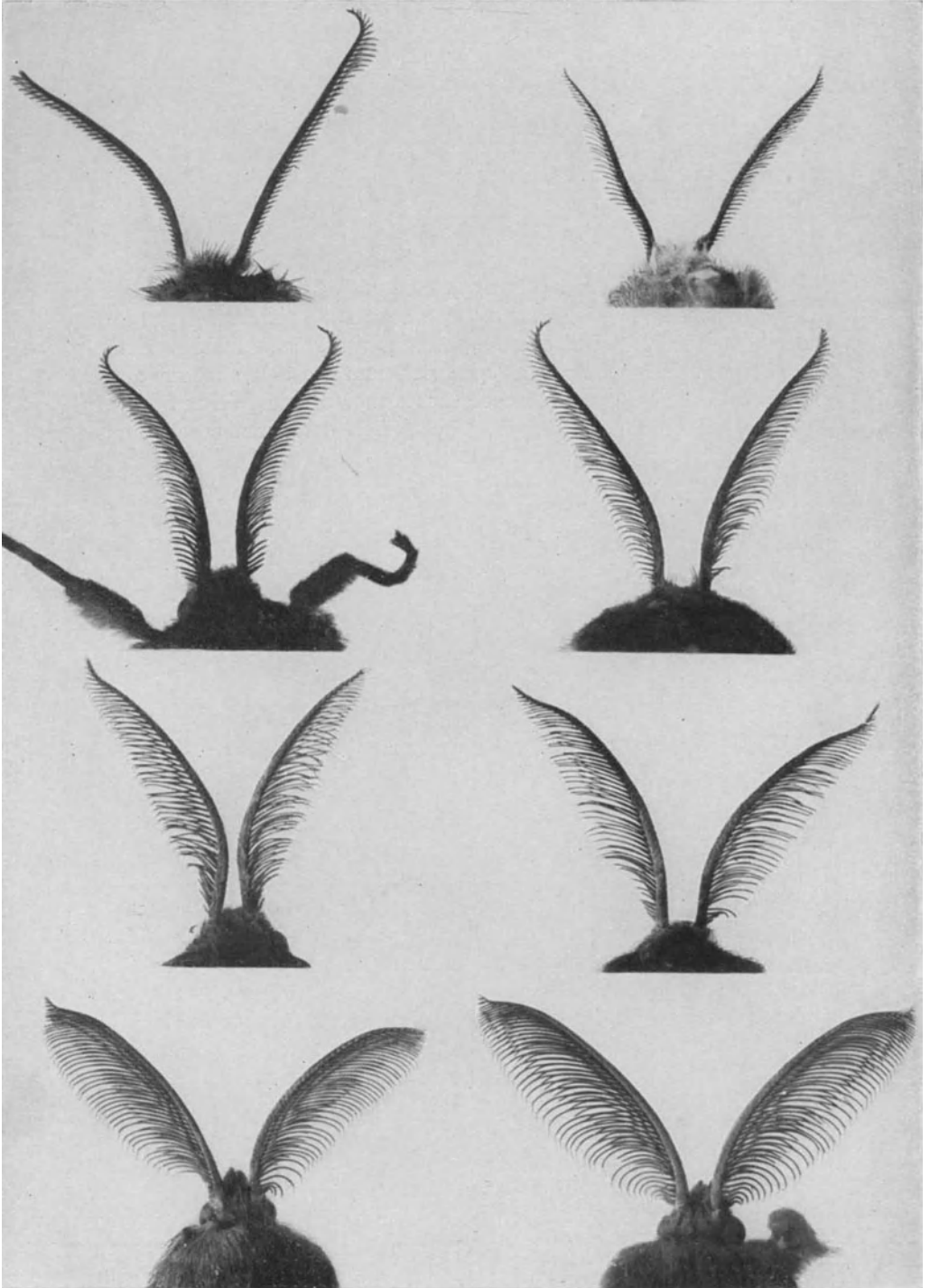


Abb. 15. Serie der intersexuellen Umwandlung der weiblichen Antenne von *L. dispar* in eine männliche. Links oben fast weiblich, rechts unten männlich.

bis in die höchsten Intersexualitätsstufen hinauf. Dann wird teilweise oder ganz die innere Reihe von Fiedern weiblich, die äußere aber bleibt männlich und erst in den allerhöchsten Intersexualitätsstufen werden fast oder ganz weibliche Antennen erreicht (Abb. 16). Dieser höchst merkwürdige Unterschied zwischen den Geschlechtern findet seine völlige Aufklärung durch das Zeitgesetz der Intersexualität, wenn die Entwicklungsgeschichte des Organs studiert wird (Abb. 17). Die ja schon in der Raupe als Imaginalscheiben angelegten Antennen sind zur Zeit der Verpuppung einfache epitheliale Säcke, allerdings bereits von geschlechtlich verschiedener Form. Beim Weibchen legen sich nun die Seitenfiedern durch periphere Einkerbungen des flachen Sackes an, während gleichzeitig durch Zurückziehen und Verdicken des Sackes sich der Antennenschaft ausbildet. Beim Männchen aber bildet sich zuerst die äußere Fiederreihe



Abb. 16. Antennen eines stark intersexuellen ♂ von *L. dispar*. Nur eine Fiederreihe männlich.

aus und wächst durch Vertiefung der Einkerbungen gegen den Sack vor, der sich nicht verengert. Erst dann legt sich die innere Fiederreihe etwa in der Mitte des Sackes an und wächst einmal durch Einkerbung gegen den Schaft vor, andererseits aber auch durch Auswachsen gegen die Peripherie zu. Die beiden Fiederreihen haben also einen ganz verschiedenen Entwicklungsgang (von KOSMINSKY [1924] bestätigt). Nun erklärt sich das merkwürdige Verhalten der Intersexe auf das einfachste. Wenn beim intersexuellen Weibchen der Drehpunkt kommt, haben beide Fiederreihen, wie die Abbildungen zeigen, die mechanische Möglichkeit, peripher auszuwachsen und sie tun dies im Verhältnis der noch verbleibenden Entwicklungszeit; so entsteht die lückenlose einfache Serie der weiblichen Intersexualität<sup>1)</sup>. Bei männlicher Intersexualität hat aber bis in die höheren Stufen hinauf zur Zeit des Drehpunkts die ganz andersartige männliche Entwicklung schon begonnen und kann sich nicht mehr in den weiblichen Typ umändern. Nur wenn der Drehpunkt so früh fällt, daß er den Anfang der nachhinkenden Entwicklung der inneren Fiederreihe noch trifft, bleibt diese nunmehr

<sup>1)</sup> Von einigen Einzelheiten, die sich vor allem auf die Lage des entwicklungsphysiologischen Determinationspunkts beziehen, ist hier abgesehen.

auf ihrer ersten, d. i. weiblichen, Stufe stehen, während die äußere ihre begonnene männliche Entwicklung vollenden muß. So kommt die merkwürdige Antenne der hochgradig intersexuellen Männchen zustande. Und erst wenn der Drehpunkt noch früher fällt, wird die ganze Entwicklung weiblich werden. So haben wir auch hier eine glänzende Illustration des Zeitgesetzes der Intersexualität.

*Die Flügel.* Wegen des Verhaltens der Flügelfärbung sei auf GOLDSCHMIDT (1920/22) hingewiesen. Ihr verwickeltes Verhalten ist nur auf Grund des Studiums der Entwicklungsphysiologie des Zeichnungsmusters zu verstehen, die zu erörtern nicht hierher gehört. Bei richtiger Analyse zeigt auch sie das Zeitgesetz der Intersexualität an der Arbeit.

**ββ) Genetisches.** Die entscheidenden Resultate der genetischen Analyse wurden oben aufgezählt. Folgende Einzelheiten sollen sie ergänzen.

*ααα) Vererbung des Männlichkeitsfaktors M im X-Chromosom.* Weibliche Intersexualität wird erzeugt, wenn innerhalb der weiblichen genetischen Konstitution ( $F$ ) $Mm$  das  $F$  einer schwachen und das  $M$  einer starken Rasse angehört. Daß das weibliche Geschlecht hier wie bei anderen Schmetterlingen das heterogametische ist, geht aus dem Gesamtkomplex der Tatsachen hervor, die sich mit der umgekehrten Annahme nicht darstellen lassen. Cytologisch konnten aber Geschlechtschromosomen nicht nachgewiesen werden, es liegt also sichtlich, wie so oft, eine in der Regel nicht unterscheidbare  $XY$ -Gruppe vor. Da aber bei der nächstverwandten europäischen Species der gleichen Gattung *L. monacha* Geschlechtschromosomen durch SEILER (1914) nachgewiesen wurden und ferner geschlechtsgebundene Vererbung mit weiblicher Heterogametie (GOLDSCHMIDT [1920]), so kann an der weiblichen Heterogametie kein Zweifel herrschen. Daraus ergibt sich, daß ein jedes Weibchen sein  $X$ -Chromosom vom Vater erhält; wenn  $M$  im  $X$ -Chromosom gelegen ist, so können intersexuelle Weibchen nur erzeugt werden, wenn der Vater ein starkes<sup>1)</sup>  $X$ -Chromosom besitzt. Hat der Vater zwei starke  $X$ -Chromosomen, so kann er mit einem Weibchen mit schwachem  $F$  nur weibliche Intersexe erzeugen; ist er derart heterozygot, daß er ein schwaches und starkes  $X$ -Chromosom besitzt, so sind die Hälfte seiner Töchter normal, die Hälfte intersexuell; ist er derart heterozygot, daß er zwei starke  $X$ -Chromosomen besitzt, aber von verschiedener Stärke (= Herkunft von verschiedenen starken Rassen), so sind alle Töchter intersexuell, aber je zur Hälfte verschiedenen Grades. Daß die ersten beiden Erwartungen zutreffen, geht zunächst hervor aus folgender Tabelle (Einzelheiten bei GOLDSCHMIDT [1920]).

<sup>1)</sup> Kurze Ausdrucksweise anstatt „ $X$ -Chromosom einen Faktor  $M$  der starken Rasse enthaltend“.

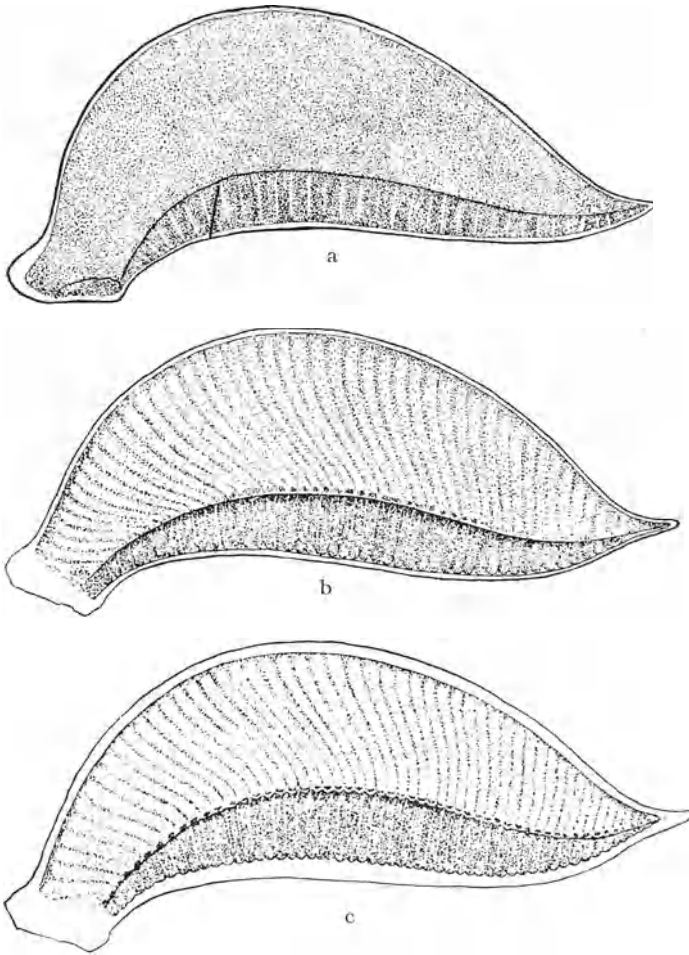


Abb. 17a-c.

Kreuzung	X-Chromosomen d. Vaters		
	$X_1$	$X_2$	
$F_1$ schwach ♀ × stark ♂	stark	stark	alle ♀ intersexuell
$F_2$ (schwach ♀ × stark ♂) <sup>a</sup>	stark	schwach	
<b>Rückkreuzung:</b> schwach ♀ × $F_1$ (schwach ♀ × stark ♂)♂	schwach	stark	♀ $\frac{1}{2}$ intersexuell, $\frac{1}{2}$ normal
schwach ♀ × $F_2$ (stark ♀ × schwach ♂)♂	stark	schwach	
$F_1$ (schwach ♀ × stark ♂)♀ × stark ♂	stark	stark	♀ alle intersexuell

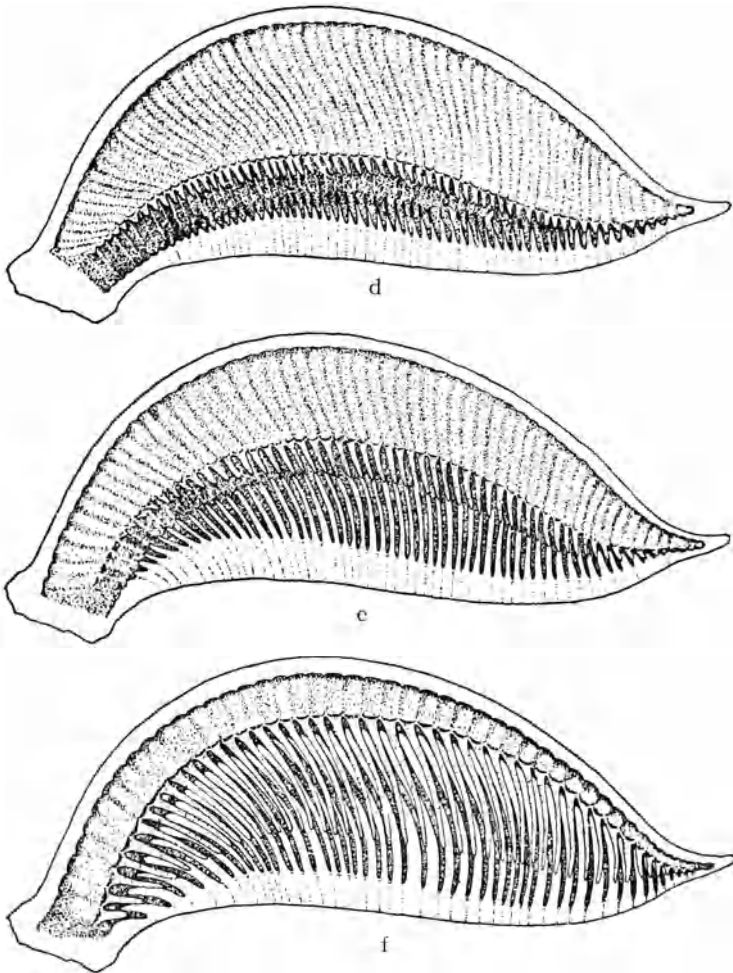


Abb. 17 a—f. Entwicklung der männlichen Antenne von *L. dispar*.

Alle anderen denkbaren  $F_1$ - und  $F_2$ -Kombinationen, mit Ausnahme der Kombination  $F_2$  (schwach ♀ × stark ♂) × (stark ♀ × schwach ♂) ♂, die nicht vorliegt, geben keine intersexuellen ♀.

Der Schluß wird sodann bewiesen durch komplexe Kreuzungen zwischen mehreren Rassen. Wenn wir etwa aus den Rassen  $A B C D$  den folgenden Komplexbastard aufbauen<sup>1)</sup>:

$$(A \times B)^2 \times [(A \times C) \times (C \times D)] \times (B \times C)$$

<sup>1)</sup> Wir schreiben stets das Weibchen an erster Stelle und umgeben jede Kreuzung mit einer Klammer, also  $(A \times B)$  ist ein  $F_1$ -Bastard aus der Mutter  $A$  und dem Vater  $B$ .



und  $A$  und  $B$  schwache,  $C$ ,  $D$  starke Rassen seien, so ist das Resultat so, als ob nur  $A$  (die mütterliche Vererbung von  $F$  siehe später) mit den  $X$ -Chromosomen des Bastards in der großen Klammer kombiniert würde. Das ♂ in der großen Klammer bekommt ein  $X$ -Chromosom von seinem Vater ( $B \times C$ ), kann also ein  $X$ -Chromosom der Rassen  $B$  oder  $C$  haben; sein zweites  $X$ -Chromosom kommt von der Mutter (in der kleinen eckigen Klammer), die ihres wieder von ihrem Vater ( $C \times D$ ) hatte, also entweder  $C$  oder  $D$ . Der Vater (in der großen eckigen Klammer) kann somit an  $X$ -Chromosomen haben und erzeugen:

1.  $CB$  erzeugt als Töchter:  $\frac{1}{2}$  intersexuell vom Typus der  $F_1$ ,  $A \text{ ♀} \times C \text{ ♂} \frac{1}{2}$  normal.
2.  $CC$  alle intersexuell vom Typus der  $F_1$ ,  $A \text{ ♀} \times C \text{ ♂}$ .
3.  $BD$   $\frac{1}{2}$  normal,  $\frac{1}{2}$  intersexuell vom Typus der  $F_1$ ,  $A \text{ ♀} \times D \text{ ♂}$ .
4.  $CD$  alle intersexuell  $\frac{1}{2}$  vom Typus  $A \times C$ ,  $\frac{1}{2}$  vom Typus  $A \times D$ .

In den zahllosen Fällen, in denen solche Kombinationen aufgebaut wurden, wurde stets das berechnete Resultat erhalten.

βββ) *Mütterliche Vererbung des Weiblichkeitsfaktors  $F$* . Weibliche Intersexualität entsteht, wenn das schwache  $F$  mit einem starken  $M$  kombiniert wird. Wenn  $F$  mütterlich vererbt wird, so kann weibliche Intersexualität nur entstehen, wenn die Mutter bzw. mütterliche Ascendenz einer schwachen Rasse angehört, vorausgesetzt, daß der Vater ein starkes  $X$ -Chromosom ( $M$ ) liefert. Bei der oben benutzten Schreibweise steht die mütterliche Linie immer an erster Stelle; also in den einfachen oder komplizierten Bastarden:  $A \times B$ ;  $(A \times B)^2$ ;  $A \times (B \times A)$ ;  $(A \times B) \times (C \times D)$ ;  $[(A \times B^2) \times (C \times D)] \times [(B \times A) \times (E \times F)]$  usw. ist die mütterliche Linie stets die Rasse  $A$ . Ist  $B$  eine starke Rasse, dann gibt jedes der verschiedenen mehr oder minder komplizierten Bastardweibchen, mit einem reinen Männchen der Rasse  $B$  gekreuzt, nur intersexuelle Töchter, genau so, als ob nur ein Weibchen der reinen Rasse  $A$  mit einem Männchen von  $B$  gekreuzt worden wäre. Dies arbeitet so sicher, daß vielfach nach Aussterben einer Rasse in den Versuchen ihr  $F$ -Faktor viele Generationen lang in solchen Bastardverbindungen weitergeführt wurde, um für bestimmte Kombinationen gebraucht zu werden. Männliche Intersexualität entsteht, wenn sich das starke  $F$  einer der starken Rassen mit zwei (beim Sondertypus einem)  $X$ -Chromosom einer schwachen Rasse verbindet. Männliche Intersexualität kann daher, wenn  $F$  mütterlich vererbt wird, nur in der mütterlichen Linie einer starken Rasse entstehen. Niemals wurde eine Ausnahme hiervon gefunden, weder in einfachen noch verwickelten Kreuzungen. Somit ist die mütterliche Vererbung von  $F$  eine feststehende Tatsache. Es sei zugefügt, daß dies vielleicht eine Besonderheit der *Lymantria dispar* ist, die zum Teil mit dazu beiträgt, daß es möglich ist, den komplizierten Fall zu analysieren (siehe später bei triploiden Intersexen).

γγγ) *Männliche Intersexualität.* Das Phänomen der männlichen Intersexualität ist ein wenig verwickelter als das der weiblichen, 1. weil die Wirkung von 2  $M$ -Faktoren gegenüber einem  $F$  in Betracht kommt, 2. weil es weitere mendelnde Hilfsfaktoren gibt, die damit zu tun haben. Sicher ist zunächst, daß das Entscheidende das Verhältnis

von  $\frac{F}{MM}$  ist, da männliche Intersexualität nur in der mütterlichen

Linie der starken Rassen erscheint und nur wenn  $M$  der schwachen Rassen vorhanden ist. Die anderen mendelnden Faktoren beeinflussen unter diesen Voraussetzungen den Grad der entstehenden männlichen Intersexualität, genau wie die bekannten Modifikationsfaktoren den Grad einer Scheckung beeinflussen, vorausgesetzt, daß der Scheckungsfaktor überhaupt Scheckung hervorruft. Bisher sind folgende Typen der Entstehung männlicher Intersexualität analysiert:

1. Das typischste Auftreten männlicher Intersexualität ist: in  $F_2$ , aus der reziproken Kreuzung der weibliche Intersexualität ergebenden, also (stark ♀ × schwach ♂)<sup>2</sup>. In dieser  $F_2$ , aus normaler  $F_1$  erhalten, können intersexuelle ♂ hauptsächlich in den drei Arten auftreten.

a) Die Intersexualität hat die höchste Stufe der Geschlechtsumwandlung erreicht und die Hälfte der genetischen ♂ sind in ♀ umgewandelt;  $F_2$  enthält also 3 ♀ : 1 ♂. Die Formulierung für diesen Fall (Einzelheiten bei GOLDSCHMIDT [1920, 22]) ist, wenn wir die Suffixe  $s$  für stark und  $w$  für schwach den Faktoren anhängen (es ist immer im Auge zu behalten, daß der Zähler, das  $F_s$ , mütterlich vererbt wird, also in der Linie immer so bleibt, wie bei der Stammutter, der Nenner aber die beiden  $X$ -Chromosomen darstellt):

$$\begin{array}{l}
 \text{P.} \quad \text{starkes } \ominus \times \text{schwaches } \omin� \\
 \qquad \frac{F_s}{M_s m} \qquad \frac{F_w}{M_w M_w} \\
 F_1 \quad \ominus \text{ normal} \qquad \omin� \text{ normal} \\
 \qquad \frac{F_s}{M_w m} \qquad \frac{F_s}{M_s M_w} \\
 F_2 \quad \frac{F_s}{M_s m} = \ominus \qquad \frac{F_s}{M_w M_s} = \omin� \\
 \qquad \frac{F_s}{M_w m} = \omin� \qquad \frac{F_s}{M_w M_w} = \text{Umwandlungs-}\ominus.
 \end{array}$$

Die Richtigkeit dieser Formulierung wird bewiesen durch die Rückkreuzung von  $F_1$  ♀ mit ♂ der reinen schwachen Rasse:

$$\begin{array}{l}
 F_1\text{-}\ominus \frac{F_s}{M_w m} \times \text{schwaches } \omin� \frac{F_w}{M_w M_w} \\
 F_2 \text{ } \frac{1}{2} \frac{F_s}{M_w m} = \ominus \qquad \frac{1}{2} \frac{F_s}{M_w M_w} = \text{Umwandlungs-}\ominus.
 \end{array}$$

Hier entstehen also nur ♀, ein stets erhaltenes Resultat bei den betreffenden Rassen.

2. Bei Verwendung einer anderen etwas weniger schwachen Rasse sind die genetischen  $F_2$  ♂ der obigen Formel  $\frac{F_s}{M_w M_w}$  nicht in ♀ umgewandelt, sondern mittelstark intersexuell.  $F_2$  besteht also hier zur Hälfte aus normalen, zur Hälfte aus intersexuellen ♂. In derartigen Kombinationen zeigte es sich nun, daß in  $F_2$  je nach den benutzten Rassen nur wenige Prozent bis etwa zur Hälfte intersexuelle ♂ erscheinen; ferner, daß die Rückkreuzung auf die ♂ der schwachen Rasse nicht nach Erwartung nur intersexuelle ♂ ergibt, sondern nur einen gewissen Prozentsatz davon. Die Analyse zeigte dann, daß hier noch ein Modifikationsfaktor  $T$  im Spiel ist, der einfach mendelt und dessen Anwesenheit nötig ist, männliche Intersexualität hervorzurufen, vorausgesetzt, daß die Individuen die Formel  $\frac{F_s}{M_w M_w}$  haben. Die Formulierung ist also:

P. ♀ starke Rasse	♂ schwache Rasse
$\frac{F_s}{M_s m} tt$	$\frac{F_w}{M_w M_w} TT$
$F_1 \quad \frac{F_s}{M_w m} Tt = \text{normales } \varnothing$	$\frac{F_s}{M_w M_s} Tt = \text{normales } \delta$
$F_2 \quad \left. \begin{array}{l} \frac{F_s}{M_w m} TT \\ \frac{F_s}{M_w m} Tt \\ \frac{F_s}{M_w m} tT \\ \frac{F_s}{M_w m} tt \\ \frac{F_s}{M_s m} TT \\ \frac{F_s}{M_s m} Tt \\ \frac{F_s}{M_s m} tT \\ \frac{F_s}{M_s m} tt \end{array} \right\} = \text{normale } \varnothing \varnothing$	$\left. \begin{array}{l} \frac{F_s}{M_w M_s} TT \\ \frac{F_s}{M_w M_s} Tt \\ \frac{F_s}{M_w M_s} tT \\ \frac{F_s}{M_w M_s} tt \\ \frac{F_s}{M_w M_w} TT = \text{intersexuelle } \delta \\ \frac{F_s}{M_w M_w} Tt \\ \frac{F_s}{M_w M_w} tT \\ \frac{F_s}{M_w M_w} tt = \text{normale } \delta \end{array} \right\} = \text{normale } \delta$

Dies zeigt, daß ein Teil der ♂ in  $F_2$  intersexuell ist. Wieviel, hängt aber von den benutzten Rassen ab, d. h. von der relativen Stärke-spannung zwischen dem starken  $F$  und dem schwachen  $M$ . War diese sehr groß (Fall 1), so wurden ja schon alle  $M_w M_w$  ♂ ohne die Wirkung von  $T$  in ♀ umgewandelt. Wäre sie etwas geringer, so müßten alle  $M_w M_w$  ♂ intersexuell sein, ebenfalls ohne die Wirkung von  $T$ ; dieser Fall (bewiesen durch Rückkreuzungen) ist noch nicht analysiert. Wäre die Spannung noch geringer, dann würde ohne die Wirkung von  $T$  keine Intersexualität mehr erzielt.  $T$  könnte dann schon heterozygot wirken und  $\frac{3}{8}$  der Männchen wären intersexuell; oder es wirkte

nur homozygot, und dann wäre nur  $\frac{1}{8}$  intersexuell. Beide Fälle sind tatsächlich gefunden. Die Richtigkeit wird bewiesen 1. durch Rückkreuzungen, 2. durch  $F_3$  und  $F_4$ , deren Erwartungen leicht abzuleiten sind. Letztere wurden von SCHWEITZER nach Erwartung gefunden. 3. Durch den Typus der männlichen Intersexualität, deren Grad und Variabilität mit dem Prozentsatz der  $F_2$ -Intersexe steigen muß. (Einzelheiten bei GOLDSCHMIDT [1920, 1923] und viel unveröffentlichtes Material.)

Der dritte Typ männlicher Intersexualität erscheint nur bei Kreuzung zweier bestimmter Rassen und zwar sind in  $F_1$  alle  $\delta$  intersexuell, in  $F_2$  erscheinen nur  $\varphi$  und wenige intersexuelle  $\delta$ . Er ist noch nicht völlig geklärt (siehe GOLDSCHMIDT [1920]).

Der vierte Typ gleicht dem vorigen, aber in  $F_2$  erscheint eine komplizierte Spaltung in normale und verschiedenartige intersexuelle  $\delta$ . Hier ist es sicher, daß wenigstens zwei Modifikationsfaktoren,  $T$  und  $D$ , im Spiel sind. Eine vollständige Analyse steht ebenfalls noch aus (siehe GOLDSCHMIDT [1923], LENZ [1923]).

Der fünfte Typ steht zwischen dem dritten und zweiten, indem bei Kreuzung einer neutralen und einer schwachen Rasse in  $F_1$  und  $F_2$  einige intersexuelle  $\delta$  erscheinen. Auch er ist noch nicht völlig analysiert, erklärt sich aber auch im Rahmen der Gesamtheorie (siehe GOLDSCHMIDT [1920]). Die definitive Lösung wird durch Analyse der neutralen Rassen kommen, die im Gange ist.

öðð) *Beweise, daß Stärke der Gene gleich Quantität.* Die theoretische Auswertung der Resultate hat dazu geführt, das, was allgemein als Stärke und Schwäche der Geschlechtsgene bezeichnet wurde, als ihre absolute Quantität zu erkennen. Dazu führt die gesamte Analyse, die durch diese Erkenntnis äußerst einfach wird. Es gibt aber außerdem noch spezielle genetische Tatsachen, die die Richtigkeit der Quantitätstheorie beweisen. Es sind die Tatsachen, die zeigen, daß die beiden  $M$ -Faktoren in der männlichen Formel ihre Wirkung einfach addieren. Abgesehen von allen auf normale und intersexuelle  $\delta$  bezüglichen Tatsachen, die in letzter Linie das gleiche demonstrieren, gibt es den folgenden Beweis. Wir haben verschiedene schwache Rassen, z. B. in aufsteigender Reihe Hokkaido, Berlin, Tessin. Wenn das Suffix  $s$  wieder eine starke Rasse kennzeichnet und die Suffixe  $H$ ,  $B$ ,  $T$  die genannten drei schwachen Rassen, dann sind Individuen der Formeln

$$\frac{F_s}{M_H M_H} = \text{Umwandlungs-}\varphi, \quad \frac{F_s}{M_B M_B} = \text{mittelinters. } \delta, \quad \frac{F_s}{M_T M_T} = \delta.$$

Wir können dann durch Mehrfachkreuzungen Individuen aus drei Rassen aufbauen, die das  $F$  der starken Rasse und je ein  $M$  zweier verschiedener schwacher Rassen haben. Addiert sich die Wirkung der Quantitäten der beiden  $M$  einfach, so läßt sich das Resultat voraussagen. Bringen wir z. B. ein  $M_H$  (deren zwei Geschlechtsumwandlung bedingen) zusammen mit einem  $M_B$  (deren zwei mittlere Intersexualität

bedingen), so sollten solche Individuen von der Formel  $\frac{F_s}{M_H M_B}$  hochgradig intersexuell sein. Tatsächlich wurden auf diese Weise die sonst nicht zu erhaltenden höchstgradig intersexuellen ♂♂ aufgebaut (siehe GOLDSCHMIDT 1925). Von den allgemeinen Beweisen für die Richtigkeit der Quantitätstheorie sei nur der folgende genannt. Weibchen verschiedener schwacher Rassen, z. B. Hokkaido, Berlin, Tessin, geben mit dem Männchen der gleichen starken Rassen, z. B. Tokyo, verschiedene Grade weiblicher Intersexualität in  $F_1$ , d. h. ihr  $F$  Faktor ist von verschiedener Stärke = Quantität. Da innerhalb der reinen Rasse  $F$  und  $M$  richtig aufeinander eingestellt sind, so müssen also auch die  $M$ -Faktoren der gleichen drei schwachen Rassen eine entsprechende Quantitätsreihe bilden. Das ergibt sich aus der  $F_2$  der reziproken Kreuzung, die nun die Quantität der  $M$  an dem gleichen starken  $F$  von Tokyo durch das Maß der männlichen Intersexualität der Formel  $\frac{F_s}{M_w M_w}$  mißt. Wie wir bereits kurz vorher sagten, ergibt sich tatsächlich die gleiche Reihenfolge der Quantitäten.

εεε) *Beweise, daß Umwandlungsmännchen heterogametisch sind.* Nach der Kreuzung sehr schwacher Weibchen mit sehr starken ♂ werden als höchste Stufe weiblicher Intersexualität nur ♂♂, die Umwandlungsmännchen erhalten. Diese müssen also heterogametisch  $XY$  sein, wenn keine Chromosomenregulation vorliegt, die anzunehmen kein Grund vorhanden ist. Solche Umwandlungsmännchen können genetisch geprüft werden. Da sie einzeln nicht von normalen ♂♂ zu unterscheiden sind, so müssen alle ♂♂ einer solchen  $F_1$  gekreuzt werden, und es steht dann zu erwarten, daß die Hälfte etwa sich als homogametisch  $XX$ , die andere Hälfte als heterogametisch  $XY$  erweist (die einfachere Methode des Beweises mit Hilfe geschlechtsgebundener Gene versagt, weil bisher noch keine solche Mutante erhalten wurde). Die folgenden Analysen ergeben das erwartete Resultat:

1. Rückkreuzung aller  $F_1$  ♂♂ (= no ♂ + Umwandlungs-♂) auf ♀♀ der schwachen Rasse.

$$a) \text{ Normales } F_1 \text{ ♂ } \frac{F_w}{M_s M_w} \times \text{ schwaches } \varnothing \frac{F_w}{M_w m}$$

$$\left. \begin{array}{l} F_2 \frac{F_w}{M_s m} = \text{Umwandlungs-♂} \frac{F_w}{M_s M_w} = \text{♂} \\ \frac{F_w}{M_w m} = \varnothing \qquad \qquad \qquad \frac{F_w}{M_w M_w} = \text{♂} \end{array} \right\} \text{ Erwartung } 3 \text{ ♂} : 1 \varnothing.$$

$$b) \text{ Umwandlungs-♂ } \frac{F_w}{M_s m} \times \text{ schwaches } \varnothing \frac{F_w}{M_w m}$$

$$\left. \begin{array}{l} F_2 \frac{F_w}{M_s m} = \text{Umwandl.-♂} \frac{F_w}{M_s M_w} = \text{♂} \\ \frac{F_w}{M_w m} = \varnothing \qquad \qquad \qquad \frac{F_w}{m m} = \text{stirbt (keine X-Chromosomen)} \end{array} \right\}$$

Erwartung 2 ♂ : 1 ♀

2. Rückkreuzung aller  $F_1 \delta$  (= no  $\delta$  + Umwandlungs- $\delta$ ) auf  $\varnothing \varnothing$  der starken Rasse.

a) Normales  $F_1 \delta \frac{F_w}{M_s M_w} \times$  starkes  $\varnothing \frac{F_s}{M_s m}$

$$\left. \begin{array}{l} F_2 \frac{F_s}{M_s m} = \varnothing \\ \frac{F_s}{M_w m} = \varnothing \end{array} \right\} \begin{array}{l} \frac{F_s}{M_s M_s} = \delta \\ \frac{F_s}{M_w M_s} = \delta \end{array} \left. \vphantom{\begin{array}{l} F_2 \frac{F_s}{M_s m} = \varnothing \\ \frac{F_s}{M_w m} = \varnothing \end{array}} \right\} \text{also normales Ge-} \\ \text{schlechtsverhältnis.}$$

b) Umwandlungs- $F_1$ - $\delta \frac{F_w}{M_s m} \times$  starkes  $\varnothing \frac{F_s}{M_s m}$

$$\left. \begin{array}{l} F_2 \frac{F_s}{M_s m} = \varnothing \\ \frac{F_s}{M_w m} = \varnothing \end{array} \right\} \begin{array}{l} \frac{F_s}{M_s M_s} = \delta \\ \frac{F_s}{m m} = \text{stirbt} \end{array} \left. \vphantom{\begin{array}{l} F_2 \frac{F_s}{M_s m} = \varnothing \\ \frac{F_s}{M_w m} = \varnothing \end{array}} \right\} \text{also } 2 \varnothing : 1 \delta.$$

3. Diese Probe beruht auf der Tatsache, daß Hokkaido  $\varnothing \times$  starke  $\delta$  ebenso wie vorher nur  $\delta$  ergeben; ferner aber, daß, wie schon erwähnt, Individuen von der Formel  $\frac{F_s}{M_H M_H}$  Geschlechtsumwandlungsweibchen sind (in  $\varnothing$  umgewandelte  $\delta$ ). Um diese Kombination ausnutzen zu können, werden die Geschlechtsumwandlungsmännchen der Kombination Hokkaido  $\varnothing \times$  starkes  $\delta$  benutzt und sie werden rückgekreuzt auf  $F_1 \varnothing$  der reziproken Kreuzung, nämlich stark  $\varnothing \times$  Hokkaido  $\delta$ .

a) Normales  $F_1$ - $\delta \frac{F_H}{M_s M_H} \times$  reziprokes  $F_1$ - $\varnothing \frac{F_s}{M_H m}$ .

$$\left. \begin{array}{l} F_2 \frac{F_s}{M_s m} = \varnothing \\ \frac{F_s}{M_H m} = \varnothing \end{array} \right\} \begin{array}{l} \frac{F_s}{M_s M_H} = \delta \\ \frac{F_s}{M_H M_H} = \text{Umwandlungs-}\varnothing \end{array} \left. \vphantom{\begin{array}{l} F_2 \frac{F_s}{M_s m} = \varnothing \\ \frac{F_s}{M_H m} = \varnothing \end{array}} \right\} \text{also } 3 \varnothing : 1 \delta.$$

b) Umwandlungs- $\delta \frac{F_H}{M_s m} \times$  reziprokes  $F_1$ - $\varnothing \frac{F_s}{M_H m}$ .

$$\left. \begin{array}{l} F_2 \frac{F_s}{M_s m} = \varnothing \\ \frac{F_s}{M_H m} = \varnothing \end{array} \right\} \begin{array}{l} \frac{F_s}{M_s M_H} = \delta \\ \frac{F_s}{m m} = \text{stirbt} \end{array} \left. \vphantom{\begin{array}{l} F_2 \frac{F_s}{M_s m} = \varnothing \\ \frac{F_s}{M_H m} = \varnothing \end{array}} \right\} \text{also } 2 \varnothing : 1 \delta.$$

4. Diese Probe basiert auf der Tatsache, daß, wie schon besprochen, Individuen mit einem starken  $F$  und je einem  $M$  von Hokkaido und Berlin, also  $\frac{F_s}{M_H M_B}$  stark intersexuell sind (zum Teil auch völlig in  $\varnothing$  umgewandelt). Um sie ebenso wie auch die Umwandlungsweibchen  $\frac{F_s}{M_H M_H}$  zu erhalten, werden  $F_1$ -Weibchen aus der Kreuzung einer starken Mutter und eines Vater der Rasse Berlin, also  $\frac{F_s}{M_B m}$  benutzt, um sie mit den  $\delta$  einer Umwandlungskultur aus Hokkaido  $\varnothing \times$  stark  $\delta$  zu kombinieren.

$$\begin{array}{l}
 \text{a) Normales } F_1\text{-}\delta \frac{F_H}{M_s M_H} \times F_1\text{-}\varphi \frac{F_s}{M_B m} \\
 \left. \begin{array}{l}
 F_2 \frac{F_s}{M_s m} = \varphi \qquad \frac{F_s}{M_s M_B} = \delta \\
 \frac{F_s}{M_H m} = \varphi \qquad \frac{F_s}{M_H M_B} = \text{höchstgr. inters. } \delta
 \end{array} \right\} \begin{array}{l}
 \text{Es erscheinen} \\
 \text{also inter-} \\
 \text{sexuelle } \delta.
 \end{array} \\
 \\
 \text{b) Umwandlungs-}F_1\text{-}\delta \frac{F_H}{M_s m} \times F_1\text{-}\varphi \frac{F_s}{M_B m} \\
 \left. \begin{array}{l}
 F_2 \frac{F_s}{M_B m} = \varphi \qquad \frac{F_s}{M_s M_B} = \delta \\
 \frac{F_s}{M_B m} = \varphi \qquad \frac{F_s}{mm} = \text{stirbt}
 \end{array} \right\} \begin{array}{l}
 \text{Es erscheinen also} \\
 \text{keine intersexuellen } \delta.
 \end{array}
 \end{array}$$

Alle die Proben, deren letzte besonders demonstrativ ist, fielen genau nach Erwartung aus (siehe GOLDSCHMIDT [1923]).

ζζζ) *Beweise, daß Umwandlungs-♀ homozygot sind.* Individuen von der Beschaffenheit  $\frac{F_s}{M_w M_w}$  sind, wenn die  $M$  von der schwächsten Rasse Hokkaido stammen, Umwandlungsweibchen trotz männlicher gametischer Beschaffenheit. Sie werden erhalten aus den Kreuzungen  $F_2$  (stark  $\times$  Hokkaido)<sup>2</sup> = 3 ♀ : 1 ♂ und der Rückkreuzung (stark  $\times$  Hokkaido)  $\times$  Hokkaido = nur ♀. Die genetische Analyse dieser Umwandlungsweibchen erweist sich aber als sehr schwierig, da sie meist nicht existenzfähig sind und daher nur in einem kleinen Prozentsatz erscheinen (tatsächlich ist das  $F_2$ -Verhältnis näher an 2 : 1 als an 3 : 1). Unter diesen wieder sind öfters sterile Individuen. So ist bisher der nächstliegende Beweis noch nicht erbracht worden, nämlich der, daß solche ♀ mit ♂ einer starken Rasse nur Söhne erzeugen können. Dagegen liegen aus einer umfangreichen Analyse kompliziertere Kombinationen vor, deren Erwartungen für homogametische Weibchen erfüllt sind. Näheres siehe GOLDSCHMIDT (1926).

ηηη) *Die Lage von F im Y-Chromosom.* Schon 1912 hatte GOLDSCHMIDT die Möglichkeit diskutiert, daß der Weiblichkeitsfaktor  $F$  hier bei *Lymantria* im Y-Chromosom gelegen sei. Diese Möglichkeit trat näher, als es sich zeigte, daß  $F$  rein mütterlich vererbt wurde, was ja bei weiblicher Heterogametie auch für das Y-Chromosom zutrifft, und ihre Wahrscheinlichkeit wurde bereits 1919 festgestellt, nebenbei gesagt der erste Fall des Nachweises eines genetischen Faktors im Y-Chromosom. Die Möglichkeit eines direkten Nachweises durch Faktorenaustausch zwischen  $X$  und  $Y$  ist bisher noch nicht vorhanden. So bieten sich nur indirekte Beweise. Bei den  $F_1$ -Nur-Männchenzuchten (Kreuzung schwach  $\times$  stark) erscheint gelegentlich einmal ein einziges Weibchen. Es kann wahrscheinlich gemacht werden, daß dieses einer BRIDGESSchen Non-Disjunction seinen Ursprung verdankt. (Dies ist der Punkt, dessen wegen wir immer nur von einer Wahrscheinlichkeit der Vererbung im Y-Chromosom sprechen; die Non-Disjunction ist nur

wahrscheinlich, mangels geschlechtsgebundener Faktoren nicht bewiesen. Alle weiteren Schlußfolgerungen sind nur dann sicher, wenn diese Voraussetzung richtig ist.) Der Vorgang der Non-Disjunction wäre der: durch primäre Non-Disjunction im Ei könnten  $XXY - \delta$  entstehen, die unter anderem auch Gameten mit nur  $Y$  produzierten. Eine solche Spermie eines  $\delta$  der starken Rasse besitzt somit ein  $Y$  der starken Rasse und wenn  $F$  im  $Y$ -Chromosom gelegen ist, somit ein starkes  $F$ . Ein solches Spermium aber erzeugt mit einem  $X$ -Ei (anstatt eines  $Y$ -Eies) eine Tochter, die damit ihr  $Y$  vom Vater, statt von der Mutter bekommt. In Anbetracht der mütterlichen Vererbung von  $F$  müßten alle Kinder aus der Kreuzung schwach  $\times$  starkes  $\delta$  ein schwaches  $F$  besitzen. Das Extraweibchen in solchen Kreuzungen müßte also auch das schwache  $F$  haben, welches auch seine Entstehung sei. Wenn aber  $F$  im  $Y$ -Chromosom liegt, und das Extraweibchen als Folge dieser Non-Disjunction entsteht, also ausnahmsweise das  $Y$ -Chromosom vom Vater erhält, dann muß das Extraweibchen das starke  $F$  der väterlichen Rasse haben. Wenn also die Nachkommen der Extraweibchen zeigen, daß sie das starke  $F$  der ursprünglichen väterlichen Rasse besitzen, so muß das  $F$  im  $Y$ -Chromosom gelegen sein. Drei Proben hierauf ergaben übereinstimmend für die Extraweibchen das starke  $F$  der väterlichen Rasse: 1. Ist die schwache Rasse Hokkaido, so ergibt, wie oben ausgeführt,  $F_2$  (stark  $\times$  Hokkaido)<sup>2</sup> = 3 ♀ : 1 ♂.  $F_2$  aus (Hokkaido  $\times$  stark)<sup>2</sup> wäre, wenn es überhaupt  $F_1$ -♀ gäbe, aber 3 ♂ : 1 ♀. Das erstere Resultat wurde mehrmals in  $F_2$  aus dem Extraweibchen erhalten, beweisend, daß dieses ein starkes  $F$  besitzt. 2. Ist die schwache eine deutsche Rasse, dann treten in  $F_2$  aus (stark  $\times$  schwach)<sup>2</sup> intersexuelle ♂ auf und nur in dieser  $F_2$  (starke mütterliche Linie). In mehreren Proben mit Extraweibchen aus solcher Kombination (deutsch  $\times$  stark) wurden in  $F_2$  männliche Intersexe gezüchtet (GOLDSCHMIDT, SCHWEITZER), beweisend, daß das  $F$  der Extraweibchen das starke  $F$  war. 3. Da schwaches ♀ mit starkem ♂ Intersexualität (bzw. Geschlechtsumwandlung — ♂) ergibt, die umgekehrte Kreuzung aber normale Geschlechter, so entscheidet die Kreuzung eines Extraweibchens mit starkem ♂ darüber, ob das ♀ ein starkes oder schwaches  $F$  hat. Es erwies sich als stark.

Wie erwähnt, scheint es, als ob die Lage von  $F$  im  $Y$ -Chromosom eine Besonderheit der *Lymantria dispar* wäre. Für den Genetiker ist das nicht so befremdlich, da wir jetzt ja Fälle kennen, wo bei nahen Verwandten mendelnde Gene einmal in Autosomen, einmal im  $Y$ -Chromosom gelegen sind (AIDA, WINGE), ebenso in vielen anderen Fällen in Autosomen bzw.  $X$ -Chromosomen.



δ) *Die Interpretation.*

Die Interpretation der genetischen wie der entwicklungsgeschichtlichen Resultate wurde von GOLDSCHMIDT in einer Reihe von Stufen entwickelt, die, von den alten Vorstellungen über Geschlechtsgene ausgehend, zu einer neuen Theorie der Geschlechtsbestimmung schließlich führte. Von Anfang an wurde erkannt, daß die Tatsachen nur verständlich sind, wenn in beiden Geschlechtern Gene für jedes Geschlecht vorhanden sind, die in einem solchen quantitativen Verhältnis zueinander stehen müssen, daß die einen oder anderen überwiegen nach der Formel  $F > M = \varphi$ ,  $F < M + M = \delta$ . Da es zwischen diesen beiden Extremen all die intersexuellen Zwischenstufen gibt, so muß es einen Grenzwert geben für das völlige Überwiegen von  $F$  bzw.  $M$ , das epistatische Minimum. Da die verschiedenen starken und schwachen Rassen sexuell normal sind und bei Kreuzung in bezug auf Intersexualität nur Spaltung nach den  $X$ -Chromosomen zeigen, so müssen ihre Geschlechtsgene  $F$  und  $M$  sich einfach quantitativ voneinander unterscheiden. Wir haben also verschiedene quantitative Zustände der gleichen Gene vor uns, d. h. eine Reihe von multipeln Allelomorphen der Geschlechtsgene. Da  $F$  und  $M$  immer nur einfache Vererbung zeigen, so ist kein Grund vorhanden, sie etwa in eine Serie gekoppelter Faktoren zu zerlegen. Wie auch sonst in der Vererbungslehre reden wir daher von Einzelgenen, hier  $F$  und  $M$ , solange nicht experimentell ein Nachweis vorliegt, daß es sich um eine Gruppe von Genen handelt.

Die verschiedenen Quantitäten von  $F$  und  $M$  wurden ursprünglich, vom Gesichtspunkt ihrer Wirkung aus betrachtet, als Potenzen oder Valenzen bezeichnet und erst später direkt als Quantitäten angesprochen. Die Darstellung der quantitativen Beziehungen blieb dabei die gleiche. Seit 1912 wird dafür der folgende Symbolismus benutzt: Es wird angenommen, daß die respektiven Quantitäten gemessen werden können und ihnen Werte gegeben, die den Gleichungen  $F > M < M + M$  genügen und außerdem der Notwendigkeit des epistatischen Minimums  $F - M$  bzw.  $MM - F = e$  für die normalen Geschlechter genügen. Starke und schwache Rassen aber unterscheiden sich dadurch, daß innerhalb dieser Gleichungen die absoluten Werte von  $F$  und  $M$  hoch bzw. niedrig sind. Als Beispiel diene:

starke Rasse

$$\boxed{F_s}_{120} M_s m = \varphi F_s - M_s = + 40$$

$$\boxed{F_s}_{120} M_s M_s = \delta F_s - 2 M_s = - 40$$

schwache Rasse

$$\boxed{F_w}_{80} M_w m = \varphi F_w - M_w = + 20$$

$$\boxed{F_w}_{80} M_w M_w = \delta F_w - 2 M_w = - 40.$$

Wenn das epistatische Minimum als  $+20$  (♀) bzw.  $-20$  (♂) angenommen wird, dann haben wir in beiden Fällen normale Geschlechter. In  $F_1$  aus schwachem ♀  $\times$  starkem ♂ haben die Töchter die Formel:  $F_1 - \text{♀} \text{ schwach} \times \text{stark} = \left[ \frac{F_w}{80} \right] M_s m$ ,  $F_w - M_s = 0$ , d. h. die Individuen sind intersexuelle ♀, da zwischen  $F - M = +20$  und  $F - MM = -20$  die intersexuelle Reihe liegt. In  $F_2$  aber aus der reziproken Kreuzung stark ♀  $\times$  schwach ♂ entstehen zur Hälfte ♂ von der Formel:  $\left[ \frac{F_s}{120} \right] M_w M_w$ , d. h.  $F - 2M = 0$  und das sind die intersexuellen ♂. Es ist klar, daß in dieser Weise alle Kreuzungen und Rassen einheitlich dargestellt werden können.

Bei dieser Schreibweise wurde das Quantitätsverhältnis von  $F$  und  $M$  als Differenz betrachtet und ebenso das epistatische Minimum.

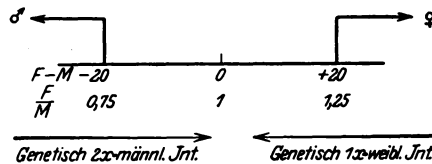


Abb. 18. Schema des epistatischen Minimums.

Natürlich könnte es ebensogut als Quotient betrachtet werden, eine Form, die BRIDGES (siehe später bei triploider Intersexualität) vorzieht. Dann wären die Formeln:

starke Rasse		schwache Rasse	
$\frac{F_s(12)}{M_s(8)} = \text{♀}$	$\frac{F_s}{M_s} = 1,5$	$\frac{F_w(8)}{M_w(6)} = \text{♀}$	$\frac{F_w}{M_w} = 1,33$
$\frac{F_s(12)}{M_s(8) + M_s(8)} = \text{♂}$	$\frac{F_s}{2M_s} = 0,75$	$\frac{F_w(8)}{M_w(6) + M_w(6)} = \text{♂}$	$\frac{F_w}{2M_w} = 0,67$

Wenn das epistatische Minimum als  $\pm 0,25$  angenommen wird, dann sind Individuen mit einem Quotienten von  $0,75$  und kleiner Männchen, solche mit  $1,25$  und größer Weibchen, und zwischen  $0,75 - 1,25$  Intersexe usw. Die Töchter aus der Kreuzung schwach ♀  $\times$  stark ♂ heißen:  $\frac{F_w(8)}{M_s(8)} = 1$ , d. h. sie sind intersexuell. Beide Darstellungsweisen, die jede ihre Vorteile hat, können zu dem Schema Abb. 18 angeordnet werden, in dem die reinen Geschlechter und die Intersexe sowohl aus den Differenzen, wie den Quotienten von  $F$  und  $M$  abgelesen werden können. Dies Schema zeigt in seiner logischen Fortsetzung nach rechts und links zugleich, daß es innerhalb der reinen Weibchen und Männchen auch noch verschiedene Stufen von Weiblichkeit und Männlichkeit geben kann. BRIDGES (siehe später) spricht neuerdings von Übermännchen und Überweibchen, ihre Existenz ist schon in den ersten Ableitungen von GOLDSCHMIDT postuliert.

Es ist klar, daß in dieser Darstellungsweise der Unterschied zwischen intersexuellen Männchen und Weibchen nicht hervortreten kann: ein Individuum  $\frac{F}{M} = 1$  kann ebensowohl ein mittelstark intersexuelles ♀ oder ♂ sein. Tatsächlich sind diese völlig verschieden. In der Tat liegt hier das Ende der rein genetischen Analyse, und wir kommen nur weiter durch die Hereinbeziehung der Entwicklungsgeschichte, die uns ja (das Zeitgesetz der Intersexualität) lehrt, was männliche und weibliche Intersexe sind. Der Unterschied ist ja, daß beide ihre Entwicklung mit ihrem eigentlichen genetischen Geschlecht ( $XY = ♀$ ,  $XX = ♂$ ) beginnen und mit dem entgegengesetzten Geschlecht vollenden. So können wir diesen Unterschied in besagtem Schema nur dadurch ausdrücken, daß wir zufügen, daß es für  $XX$ -Individuen von links nach rechts zu lesen ist, und für  $XY$ -Individuen von rechts nach links. So weit geht die rein genetische Interpretation, die allerdings bereits beträchtlich über die alte rein faktorielle Geschlechtstheorie hinausgeht.

Einen Schritt weiter führt dann die Verbindung der genetischen mit den entwicklungsphysiologischen Tatsachen. Am Ausgang der Entwicklung steht die genetische Situation, nämlich die relative Quantität von  $F$  und  $M$  ( $F - M = e$  bzw.  $\frac{F}{M} = e$ ). Die geschlechtliche Entwicklung findet immer zunächst mit dem genetischen Geschlecht statt, um dann im Fall der Intersexualität mit dem Drehpunkt in das andere Geschlecht umzuspringen. Das Maß der Intersexualität wird also genetisch von der Größe des Wertes  $e$  bedingt, entwicklungsgeschichtlich von der zeitlichen Lage des Drehpunktes. Dem Wert  $e$  ist also die zeitliche Lage des Drehpunktes proportional. Daraus kann kein anderer Schluß gezogen werden, als daß von  $F$  wie von  $M$  entwicklungsgeschichtliche Vorgänge bedingt werden, die nebeneinander ablaufen, und zwar so, daß die geschlechtliche Differenzierung, von dem die größere Quantität am Ausgangspunkt besitzenden Faktor bzw. der von ihm bedingten differenzierungskontrollierenden Reaktion beherrscht wird, und daß die  $F$ - und  $M$ -Reaktionen bei nicht richtig aufeinander gestellten Quantitäten (d. h.  $F - M$  zwischen  $\pm 20$ , bzw.  $\frac{F}{M}$  zwischen  $0,75 - 1,25$  im obigen Beispiel) einen Schnittpunkt zeigen, dessen zeitliche Lage dieser Unstimmigkeit proportional ist. Dieser Schnittpunkt ist der Drehpunkt. Diese Erkenntnis wurde im Kurvenschema Abb. 19 graphisch dargestellt. Die verschiedenen Möglichkeiten solcher Darstellung und ihre logische wie physiologische Bedeutung ist ausführlich bei GOLDSCHMIDT (1926) diskutiert.

Aus dem Kurvenschema folgt, daß es auch eine Möglichkeit geben muß, Intersexualität rein entwicklungsphysiologisch hervorzurufen, nämlich durch experimentelle Verschiebung der  $F$ - und  $M$ -Kurven,

so daß ein Schnittpunkt vor dem Ende der Entwicklung entsteht. Dies wäre vielleicht möglich durch Temperatureinwirkung, wenn die Kurven und die Bestimmungsreaktionen für die Entwicklungszeit verschiedenen Temperaturkoeffizient haben. Solche Versuche wurden zuerst (bevor die Intersexualität bekannt war) von KOSMINSKY (1909) ausgeführt und später ebenfalls erfolgreich von GOLDSCHMIDT (1921), dem es gelang, in solchen Versuchen nach Erwartung das Maß der Inter-

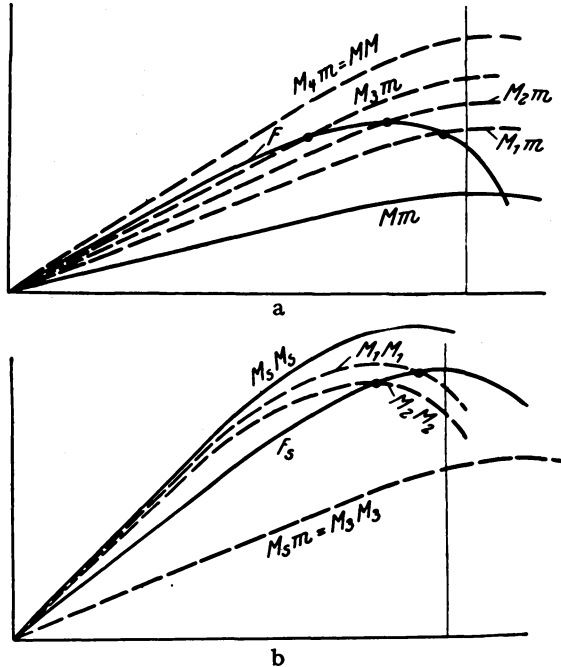


Abb. 19 a, b. Graphische Darstellung der weiblichen und männlichen Intersexualität.

sexualität zu verändern. Neuere Mitteilungen über solche Versuche von KOSMINSKY und EMELJANOW (1924) sind in den bisher vorliegenden Mitteilungen nicht recht verständlich.

ε) Allgemeine Lösung des Geschlechtsproblems.

Aus der Analyse der Intersexualität von *Lymantria dispar* leitete GOLDSCHMIDT eine allgemeine Lösung des Problems der Geschlechtsbestimmung ab, die zugleich die physiologische Erklärung des Geschlechtschromosomenmechanismus ergibt. Sie ist in ihrem genetischen Teil schon in den früheren Arbeiten von GOLDSCHMIDT (1912, 1914) enthalten, in ihrer weiteren physiologischen Ausarbeitung zuerst 1916 angedeutet, 1917 mitgeteilt und 1920 für das Gesamtgebiet ausgearbeitet. Diese Lösung besagt: In jedem zweigeschlechtlichen Organismus finden

sich gleichzeitig die genetischen Faktoren für weibliche und männliche Differenzierung. Von diesen ist der weibliche Faktor  $F$  beim Abraxastyp, der männliche Faktor  $M$  beim Drosophilatyp, in beiden Geschlechtern in gleicher Quantität vorhanden. (Bei *L. dispar* wird dies durch die mütterliche Vererbung erreicht, in anderen Fällen mag es durch homozygot-autosomales Vorhandensein von  $F$  bzw.  $M$  erreicht werden.) Der andere Faktor ( $M$  beim Abraxastyp,  $F$  beim Drosophilatyp) liegt in den  $X$ -Chromosomen, ist somit in den beiden Geschlechtern in einfacher oder doppelter Quantität vorhanden. Wenn die quantitative Abstimmung der Faktoren  $F$  und  $M$  nun so ist, daß  $F > M < 2M$  (Abraxastyp) bzw.  $M > F < 2F$  (Drosophilatyp), so bewirkt der  $X$ -Chromosomenmechanismus, daß am Ausgangspunkt der Entwicklung  $F$  oder  $M$  das quantitative Übergewicht hat. Die Geschlechtsgene sind Substanzen (eine Zusatzhypothese besagt Enzyme, bzw. Autokatalysatoren; neue Diskussion bei GOLDSCHMIDT, 1926), die Reaktionsketten proportional ihrer eigenen Quantität bedingen (katalysieren). Die Produkte dieser Reaktionen sind die spezifischen Determinationsstoffe der geschlechtlichen Differenzierung. (Eine Zusatzhypothese identifiziert diese mit den Geschlechtshormonen der höheren Wirbeltiere, s. GOLDSCHMIDT, 1926). Größere Ausgangsquantität des Gens = schnellere Reaktion = größere Quantität der Determinationsstoffe. Diese Kette erklärt, weshalb die größere Genquantität die Geschlechtsdifferenzierung kontrolliert. Der Geschlechtschromosomenmechanismus dient daher dazu, durch eine einfache Regulierung der relativen Quantitäten von  $F$  und  $M$  am Ausgangspunkt dafür zu sorgen, daß von zwei gleichzeitig ablaufenden, konkurrierenden Reaktionsketten die eine die größere Geschwindigkeit erhält.

#### Literatur über die Intersexualität von *Lymantria dispar*.

- BRAKE, B. (1): Resultate der Kreuzungen zwischen *Lymantria japonica* MOTSCH und *L. dispar*. Entomol. Zeitschr. 1907.  
 — (2): Fortsetzung. Ebenda 1908/10.  
 EMELJANOFF, N.: Intersexualität bei *Lymantria dispar* unter Einwirkung der Temperatur. Biol. Zentralbl. 35. 1924.  
 GOLDSCHMIDT, R. (1): Die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere. Mitt. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Vortrag v. 21. XL. 1911.  
 — (2): Erblchkeitsstudien an Schmetterlingen I. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 7. 1912.  
 — (3): Weitere Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Mitt. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Vortrag v. 8. VII. 1913.  
 — (4): Erblchkeitsstudien an Schmetterlingen II (zus. mit POPPELBAUM). Zeitschr. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 11. 1914.  
 — (5): Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Biol. Zentralbl. 35. 1915.  
 — (6): A preliminary report etc. Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) Washington I.  
 — (7): Genetic factors and enzyme reaction. Science 43. 1916.

- GOLDSCHMIDT, R. (8): Experimental Intersexuality and the sex-problem. *Americ. naturalist* 50. 1916.
- (9): Die biologischen Grundlagen der konträren Sexualität und des Hermaphroditismus beim Menschen. *Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol.* 12. 1916.
- (10): A further contribution to the theory of sex. *Journ. exp. Zool.* 22. 1917.
- (11): Intersexuality and the endocrine aspect of sex. *Endocrinology* 1. 1917.
- (12): Intersexualität und Geschlechtsbestimmung. *Biol. Zentralbl.* 39. 1919.
- (13): Untersuchungen über Intersexualität. *Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre* 23. 1920.
- (14): Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin: Bornträger 1920.
- (15): Zur Entwicklungsphysiologie der Intersexualität. *Naturwissensch.* 9. 1921.
- (16): Untersuchungen über Intersexualität II. *Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre* 29. 1922.
- (17): Die Reifeteilungen der Spermatoocyten in den Gonaden intersexueller Weibchen des Schwammspinners. *Biol. Zentralbl.* 42. 1922.
- (18) und SAGUCHI, S.: Die Umwandlung des Eierstocks in einen Hoden beim intersexuellen Schwammspinner. *Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 65. 1922.
- (19): Über Vererbung im Y-Chromosom. *Biol. Zentralbl.* 42. 1922.
- (20): Untersuchungen über Intersexualität III. *Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre* 31. 1923.
- (21): Einige Materialien zur Theorie der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* 98. 1923.
- (22): Über die Erzeugung der höheren Stufen der männlichen Intersexualität bei *Lymantria dispar*. *Biol. Zentralbl.* 45. 1925.
- (23): Nachweis der genetischen Beschaffenheit der Geschlechtsumwandlungsweibchen. *Ebenda* 46. 1926.
- (24): The quantitative theory of sex. *Science* 64. 1926.
- (27): Physiologische Theorie der Vererbung. J. Springer, Berlin (erscheint gleichzeitig).
- KOSMINSKI, P.: Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge. *Zool. Jahrb. Syst.* 27. 1909.
- (2): Über Erzeugung von Intersexen bei *Stilpnotia salicis* L. *Biol. Zentralbl.* 44. 1924.
- LENZ, F.: Erfahrungen über Erblichkeit und Entartung an Schmetterlingen. *Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol.* 14. 1923.
- SCHWEITZER, A. (1): Über Kreuzungen zwischen *Lymantria dispar* L. und *L. dispar* var. *japonica*. MOTSCH. *Mitt. d. Entomologia* 1. 1915.
- (2): Dasselbe. *Ebenda* 2. 1916.
- (3): Dasselbe. *Ebenda* 4. 1918.
- STANDFUSS, M.: Beiträge zu der vorstehenden Arbeit: Über Kreuzungen zwischen *L. dispar* und *L. dispar* var. *japonica*. *Ebenda*. 1915.

#### b) Diploide Intersexualität bei anderen Lepidopteren.

Ein Fall von diploider Intersexualität, der dem von *dispar* gleiche, ist bis jetzt bei Schmetterlingen noch nicht bekannt geworden, oder richtiger gesagt, analysiert worden. Denn es gibt einige Angaben, die möglicherweise hierher gehören, ohne daß sich eine definitive Entscheidung fällen ließe. Von kasuistischen Angaben, mit denen

meist nichts anzufangen ist, da Intersexualität und Gynandromorphismus nicht unterschieden sind, sei nur eine von COCKAYNE 1922 erwähnt, der das regelmäßige Auftreten von etwa 1 % Intersexen bei *Plebeius argus* einer bestimmten Lokalität beschreibt. Es sind im wesentlichen Weibchen mit oft unilateralen Einstreuungen männlicher Flügelcharaktere. Der gleiche Autor hat zahlreiche solche Fälle bei Lepidopteren zusammengestellt, von denen aber keiner experimentell analysiert ist, auch nie feststeht, welcher Gruppe sexueller Abnormalitäten die Objekte angehören.

Eine andere, ebenfalls noch recht unklare Tatsachengruppe bezieht sich auf Spezieskreuzungen. Es gibt eine Reihe von älteren Angaben (diese und ähnliche Angaben hatten GOLDSCHMIDT zu seinen Versuchen veranlaßt), daß bei Spezieskreuzung die Kreuzung in einer Richtung normale Geschlechter ergibt, die reziproke Kreuzung aber nur Männchen. Dies gibt z. B. STANDFUSS für *Smerinthus ocellata*  $\times$  *populi* an, Tutt für *Tephrosia crepuscularia*  $\times$  *bistorta*. Weitere Beispiele finden sich bei HALDANE (1922), der die Frage speziell vom Gesichtspunkt der eingeschlechtigen Sterilität aus studierte, sowie bei STANDFUSS (1896). Der Gedanke liegt nahe, diese Fälle mit den Kreuzungen stark differenter Rassen von *L. dispar* zu vergleichen, wo reziproke Kreuzungen einer normalen ebenfalls nur Männchen liefern. In diesem Fall ist bewiesen, daß diese Männchen zur Hälfte umgewandelte Weibchen sind. Wie steht es nun bei jenen Spezieskreuzungen damit? Zunächst ist zu bemerken, daß eine genetische Analyse der Beschaffenheit solcher  $\delta\delta$  bisher meines Wissens nicht versucht wurde, so daß sehr wohl andere Möglichkeiten ins Auge zu fassen sind. Und zwar könnte man daran denken, daß hier die Weibchen nicht entwicklungsfähig sind, z. B. weil die Faktoren im Y-Chromosom der einen Rasse nicht mit dem Plasma der anderen Rasse zusammenarbeiten können. Eine Annahme von diesem Typus hat viel aprioristische Wahrscheinlichkeit für sich in Anbetracht der bekannten Resultate von Seeigelkreuzungen (BALTZER usw.), bei denen es auch vorkommt, daß die Kreuzung in einer Richtung normal ist, in der reziproken aber zu Störungen des Chromosomenmechanismus führt. Für eine solche Interpretation spricht es, daß Fälle bekannt sind, wo nach solchen Spezieskreuzungen 1. beide Geschlechter erscheinen, aber die Weibchen steril sind, 2. beide Geschlechter erscheinen, aber mit starkem Überwiegen von  $\delta\delta$ , 3. hauptsächlich  $\delta\delta$  erscheinen, aber auch immer einige Weibchen. Der Schluß auf Geschlechtsumwandlung sollte also immer nur mit größter Vorsicht gezogen werden.

Es gibt nun eine Untersuchungsreihe, in der dieser Schluß gezogen und experimentell geprüft wurde, nämlich J. W. H. HARRISON'S Spezieskreuzungen von Bistonarten. Die Ergebnisse sind aber höchst

widerspruchsvoll und verworren. HARRISON führte Kreuzungen zwischen folgenden Arten dieser Geometride aus. (Die Systematiker teilen die Arten mehreren Gattungen oder Untergattungen zu, nämlich *Poecilopsis*, *Lycia* und *Nyssia*); *P. pomonaria*, *isabellae*, *lapponaria*, *rachelae*, *L. hirtaria*; *A. zonaria*, *graecaria*. Von den Resultaten besprechen wir nur die  $F_1$ -Kreuzungen, da die Rückkreuzungen, wie wir heute wissen, zu triploiden Intersexen führen, die wir später analysieren werden. Die folgende Tabelle, zusammengestellt nach HARRISON (1919) gibt die Resultate:

Kreuzung ♀ × ♂	♀	♂	Intersexualität	Bemerkungen
hirt. × zon. . . . .	50vH	50vH	—	
reziprok . . . . .	—	alle	—	
pom. × zon. . . . .	etwa 50vH	etwa 50vH	—	
reziprok . . . . .	—	alle	—	Nach Inzucht (?) einige ♀
lapp. × zon. . . . .	etwa 50vH	etwa 50vH	—	
reziprok . . . . .	—	alle	—	Nach Inzucht (?) einige ♀
isab. × zon. . . . .	?	?	?	
reziprok . . . . .	—	alle	—	
hirt. × graec. . . . .	?	?	?	
reziprok . . . . .	—	alle	—	
hirt. Schottland × pom. . . . .	wenige	viele	—	
pom. × lapp. . . . .	?	?	?	
reziprok . . . . .	etwa 50vH	etwa 50vH	1	2 Zuchten gleichen Resultats
rach. × zon. . . . .	etwa 50vH	etwa 50vH	—	
reziprok . . . . .	—	meist	viele	

HARRISON glaubt allgemein aus diesen Resultaten herauslesen zu sollen, daß abnorme Geschlechtsverhältnisse dann erscheinen, wenn der Vater einer phylogenetisch älteren Form angehört als die Mutter. Er nimmt als sicher an, daß in den Nur-Männchen-Zuchten die Hälfte der Männchen umgewandelte Weibchen sind; ferner, daß Zuchten, in denen neben normalen Geschlechtern ein Intersex erscheint, Übergänge zu den vorigen sind und ein weiterer Übergang, wenn gar keine Weibchen, nur Intersexe erscheinen. In die gleiche Reihe bringt er auch die in der Tabelle nicht aufgeführten Rückkreuzungsintersexe, die ja als triploide Intersexe ganz wo anders hingehören. Zur Interpretation der Resultate übernimmt er die GOLDSCHMIDTSchen Vorstellungen, wobei die „phylogenetisch älteren“ Formen den starken Rassen von *Lymantria* parallel gesetzt werden. Eine sorgfältige Betrachtung der Tatsachenangaben zeigt, daß die Resultate alles eher wie klar sind. Wenn wir davon absehen, daß HARRISON zu jener Zeit noch Gynandromorphismus und Intersexualität verwechselt, und viele Kombinationen fehlen, so bleiben folgende Tatsachen übrig: 1. Wie auch sonst häufig,



ergeben viele Spezieskreuzungen in einer Richtung normale Geschlechter, in der anderen nur Männchen. In zwei solchen Kombinationen erscheinen aber auch einige Weibchen (nach Inzucht, das heißt wohl, da sich bei *dispar* die ursprünglich angegebene Inzuchtintersexualität als Irrtum herausgestellt hat, bei Verwendung von Eltern anderer Herkunft) ebenso in einer Kombination mit schottischen statt englischen *hirtaria*. Dazu ist noch zu bemerken, daß MEISENHEIMER (wie auch STANDFUSS) zeigte, daß aus mehrfach überwinternden Puppen (wozu solche Kreuzungen neigen) nachträglich noch Weibchen schlüpfen können. So scheint mir die Geschlechtsumwandlung in dieser Tatsachengruppe auf sehr schwachen Füßen zu stehen.

2. In einer Kombination erschien zweimal neben normalen Geschlechtern je ein Intersex. Es steht aber keinesfalls fest, ob dies nicht ein Gynandromorph war. Jedenfalls läßt sich darauf keine Analyse gründen.

3. Es bleibt eine Kombination übrig *zonaria*  $\times$  *rachelae*, die in  $F_1$  Männchen und Intersexe liefern soll, während die reziproke Kreuzung normal ist. Leider gelang es nicht, in HARRISONS Arbeit Informationen über diese Kreuzung zu finden. In den ersten Arbeiten, in denen die Kreuzungen beschrieben werden, sind alle anderen ausführlich analysiert, während diese sich nur in den Tabellen findet, ohne Beschreibung im Text. Hier wie in der späteren Arbeit werden ferner für alle anderen Kombinationen Zahlen gegeben, während diese Kombination immer nur in den Tabellen als „nur ♂ und Gynandromorphe“ (bzw. Intersexe) erscheint. So fehlt jede Möglichkeit, diesen Fall näher zu betrachten. Zusammenfassend können wir also sagen, daß bisher weder durch HARRISON noch sonst diploide Intersexualität nach Spezieskreuzungen von Lepidopteren bewiesen ist. —

#### Literatur.

- COCKAYNE, E. A.: Intersexual forms of *Plebeius argus* L. Trans. Entomol. Soc. London 1922.
- HALDANE, J. B.: Sex ratios and unisexual sterility in Hybrid animals. Journ. of genetics 12. 1922.
- HARRISON, J. W. H.: Studies in the hybrid Bistoninae I-IV. Ebenda 6-9. 1916—1919.
- MEISENHEIMER, J.: Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung III. Zool. Jahrb. (Allg. Zool.) 41. 1924.
- STANDFUSS, M. (1): Jüngste Ergebnisse aus der Kreuzung verschiedener Arten. Mitt. d. Schweiz. Entomol. Ges. 12. 1907.
- (2): Handbuch der palaearktischen Großschmetterlinge. Jena 1896.
- TUTT, J. W.: Recent experiments in hybridising. Trans. Entomol. Soc. London 1898.

#### c) Diploide Intersexualität bei *Drosophila simulans*.

Bei *Drosophila simulans* fand STURTEVANT (1920, 1921) einen Fall von Intersexualität, der von großem Interesse ist. In einer Zucht traten

nach dem Typus einer gewöhnlichen rezessiven Mutation Intersexe auf, deren Beschreibung nach STURTEVANT die folgende Tabelle und Abbildung 20 gibt.

Charaktere	♂	♀	Intersexualität
Geschlechtskämme . . . .	+	—	—
Zahl der abdominalen Tergiten . . . . .	5	7	7
Legeröhren . . . . .	—	+	+ (abnorm)
Spermatheka . . . . .	—	2	2
Penis . . . . .	+	—	—
Erster Genitaltergit . . .	+	—	+ (abnorm)
Analschilder . . . . .	lateral	dorsal und ventral	lateral
Zangen . . . . .	+	—	+
Abdomenspitze . . . . .	schwarz	gebändert	schwarz
Gonaden . . . . .	Hoden	Ovar	rudimentär

Dies zeigt, daß die Intersexe im wesentlichen weiblich sind mit einigen männlichen Zufügungen. Wir können sie etwa als schwache weibliche Intersexe bezeichnen, die somit (*Drosophila*  $XX = \text{♀}$ ) den schwachen männlichen Intersexen von *Lymantria* entsprechen. Die Kreuzungen zeigen, daß Intersexualität durch eine einfache rezessive Mutation entsteht, die normale Mendelzahlen gibt. Durch Einkreuzung geschlechtsgebundener Faktoren wurde dann gezeigt, daß die Intersexe genetisch ♀ sind und ferner mit der gleichen Methode, daß auch die männlichen Körperteile ein väterliches und ein mütterliches *X* besitzen. Es scheint (dieser Punkt ist nicht völlig geklärt), daß Männchen, die die betreffende Mutation homozygot haben, normal aber steril sind. Endlich zeigen die Kreuzungen mit einem Gen im zweiten Chromosom (*plum*), daß die betreffende Mutation im 2. Chromosom gelegen ist. Wir haben also ein Gen im 2. Chromosom, dessen rezessive Mutation in homozygotem Zustand weibliche Individuen, also das homozygote Geschlecht, schwach intersexuell werden läßt.

Dies zeigt ohne weiteres, daß wir hier eine Parallele zu dem Fall von *Lymantria dispar* haben, wo ein solches Gen, GOLDSCHMIDTS Faktor *T* ebenfalls das homozygote Geschlecht, dort das männliche, intersexuell werden läßt. Bei *Lymantria* aber trat das in den Kreuzungen nur ein, wenn es innerhalb der Formel  $F; M_w M_w$  geschieht, während bei *Drosophila* es sich um reine Rassen handelt. Der Unterschied ist aber vielleicht nicht so groß, denn es kommt gelegentlich in der Natur vor, daß in reinen Rassen von *Lymantria* ein paar männliche Intersexe erscheinen, die vielleicht die gleiche Ursache wie bei *Drosophila* haben. Auch bei *Lymantria* wird das heterozygote Geschlecht nicht von dem Faktor *T* beeinflußt; eventuelle Sterilität wie bei *Drosophila* (?) läßt sich aus technischen Gründen nicht feststellen. Wegen der Möglichkeit einer physiologischen Erklärung für die Wirkung von *T* bei *dispar* und somit auch der Mutation Intersex von *Drosophila* siehe GOLDSCHMIDT 1920 (l. c.).

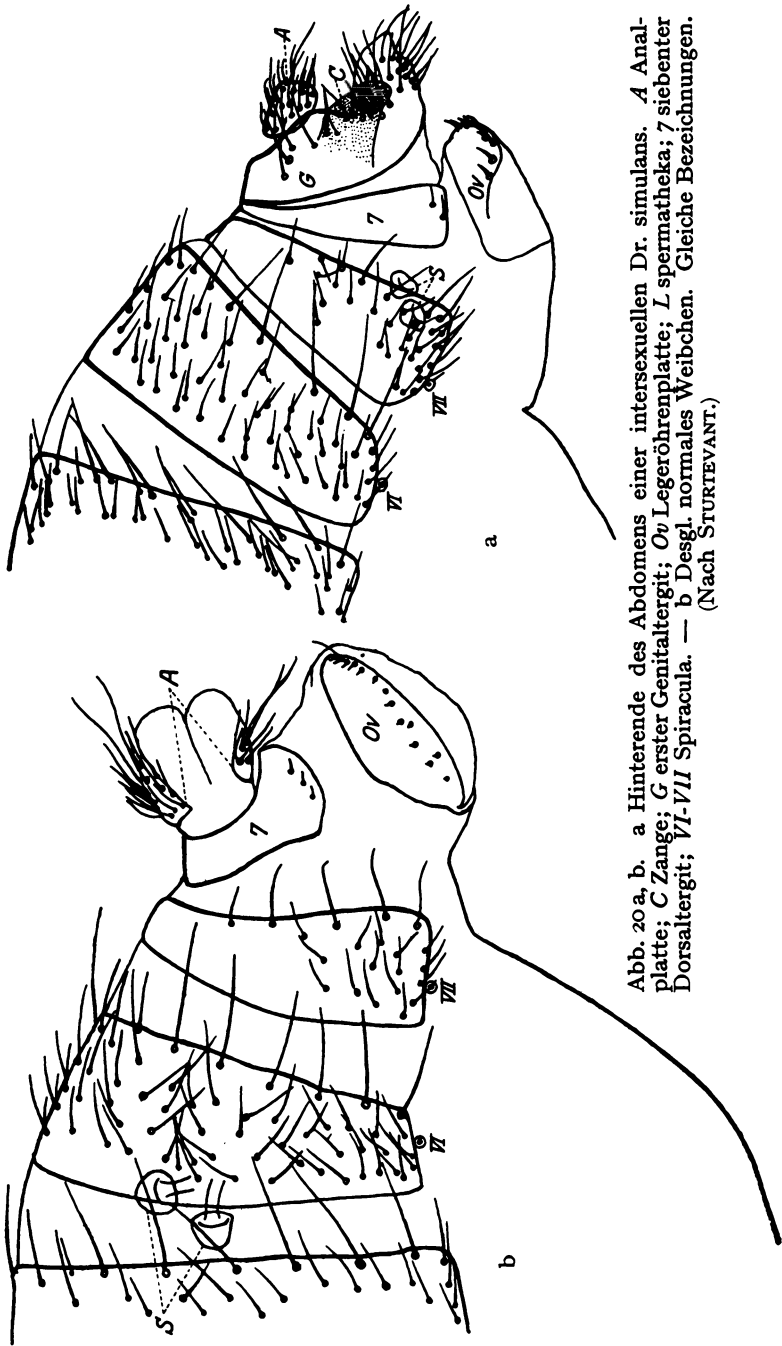


Abb. 20 a, b. a Hinterende des Abdomens einer intersexuellen *Dr. simulans*. A Analplatte; C Zange; G erster Genitalergit; Ov Legeröhreplatte; L spermatheka; 7 siebenter Dorsalergit; VI-VII Spiracula. — b Desgl. normales Weibchen. Gleiche Bezeichnungen. (Nach STURTEVANT.)

## Literatur.

- STURTEVANT, A. H. (1): Intersexes in *Drosophila simulans*. Science 51. 1921  
 — (2): Genetic studies on *Drosophila simulans* III. Genetics 6. 1921.

d) Intersexualität bei *Pediculus*.

Bei der menschlichen Laus, *Pediculus humanus*, wurden sogenannte Hermaphroditen zuerst von SIKORA beschrieben und dann genauer von KEILIN und NUTTALL untersucht. Wenn wir sie hier unter diploider Intersexualität besprechen, so geschieht das mit allem Vorbehalt, denn tatsächlich steht weder fest, daß sie diploid sind, noch können wir mit Bestimmtheit sagen, daß es sich um Intersexualität handele. Wenn wir im folgenden von Intersexen sprechen, so ist also zunächst immer ein Fragezeichen in Gedanken zuzufügen. Die genetischen Tatsachen sind zunächst die folgenden: 1. Intersexe kommen in gesammeltem Material relativ häufig vor. Oft sind große Serien frei von Intersexen. In Anbetracht der sogleich zu besprechenden Tatsachen sind KEILIN und NUTTALL der Ansicht, daß es sich um Kreuzungen zwischen *P. capitatus* × *corporis* handle. 2. Eine typische Serie von Intersexen nach Kreuzung der beiden genannten Arten oder Rassen wurde von BACOT gezüchtet und von KEILIN und NUTTALL untersucht. Die Zuchtresultate sind die folgenden:

Kreuzung	♂	♀	Intersexe
1. $F_1$ <i>capitatus</i> ♀ × <i>corporis</i> ♂ . . . . .	35	23	—
2. $F_1$ <i>corporis</i> ♀ × <i>capitatus</i> ♂ Nr. D . . . . .	59	7	—
3. " " " Nr. G . . . . .	5	15	—
4. " " " Nr. H . . . . .	43	43	5
5. " " " Nr. I . . . . .	75	26	7
6. " " " Nr. J . . . . .	128	16	—
7. $F_2$ ( <i>capitatus</i> ♀ × <i>corporis</i> ♂) <sup>2</sup> aus Nr. 1 . . . . .	143	101	—
8. $F_3$ ( <i>capitatus</i> ♀ × <i>corporis</i> ♂) <sup>3</sup> aus Nr. 7 . . . . .	64	63	—
9. $F_2$ ( <i>corporis</i> ♀ × <i>capitatus</i> ♂) <sup>2</sup> aus Nr. 2 . . . . .	204	199	—
10. $F_3$ ( <i>corporis</i> ♀ × <i>capitatus</i> ♂) <sup>3</sup> aus Nr. 9 . . . . .	112	117	1
11. $F_2$ ( <i>corporis</i> ♀ × <i>capitatus</i> ♂) <sup>2</sup> aus Nr. 6 . . . . .	104	2	20
12. " " " " . . . . .	82	17	31
13. " " " " . . . . .	90	28	10
14. " " " " . . . . .	92	7	10
Summe aus $F_2$ Nr. 11—14 . . . . .	368	54	71
15. $F_3$ aus Nr. 12 . . . . .	22	9	5
16. " " " . . . . .	16	31	15
17. $F_3$ aus Nr. 13 . . . . .	100	17	13
18. " " " . . . . .	52	8	2
19. $F_3$ aus Nr. 14 . . . . .	7	32	4

Ein Studium dieser Tabelle zeigt (KEILIN und NUTTALL haben eine genetische Analyse nicht versucht) 1. in  $F_1$ ,  $F_2$  und  $F_3$  der Kreuzung *capitatus* ♀ × *corporis* ♂ erscheinen keine Intersexe, und die Zahlenverhältnisse der Geschlechter sind ziemlich normal. 2. In der reziproken Kreuzung gibt es eine Zucht (Nr. 2), bei der in  $F_1$  zwar die ♂ stark überwiegen, in  $F_2$  (Nr. 9) aber normale Geschlechtsverhältnisse vorliegen,

ebenso in  $F_3$  (Nr. 10), wo allerdings ein Intersex auftritt. 3. Drei weitere  $F_1$ -Zuchten der gleichen Art sind ganz verschieden. Die erste (Nr. 3) hat zu kleine Zahlen. Die beiden anderen zeigen neben wenigen Intersexen einmal normale Geschlechtsverhältnisse, einmal starkes Überwiegen der ♂. 4. Eine weitere  $F_1$ -Zucht, zu der  $F_2$  und  $F_3$  vorliegt, zeigt starkes Überwiegen der ♂ (Nr. 6), aber keine Intersexe.  $F_2$  hieraus (Nr. 11—14) enthält ♀, ♂ und Intersexe, und zwar liegen bei großer Variation in den 4 Zuchten im Durchschnitt ziemlich genau  $3 \delta : 1 \varnothing + J$  vor, die ♀ und  $J$  im Verhältnis von etwa  $5 : 7$ , was nicht fern ist von  $\frac{3}{8} : \frac{5}{8} \cdot 5 \cdot F_3$  enthält ebenfalls ♀, ♂ und Intersexe in sehr variierenden Proportionen.

Dem mit der Analyse der Intersexualität von *L. dispar* Vertrauten ist es sofort klar, daß eine einfache Interpretation der Tatsachen, die alle diese Verhältnisse deckt, auf Grund des spärlichen Materials nicht gegeben werden kann. Immerhin liegt doch eine gewisse Parallele vor, die wenigstens eine gewisse, vorläufige Orientierung erlaubt. Nehmen wir an, daß bei *Pediculus* der *Drosophila*-Typ vorliegt, also gegenüber *dispar* alle Geschlechter zu vertauschen sind, dann könnte *capitis*, einer schwachen *dispar*-Rasse (richtiger einer neutralen) entsprechen und *corporis* einer starken. Weibliche Intersexualität (bei *dispar* der männlichen entsprechend) könnte dann nur in der mütterlichen *corporis*-Linie entstehen und zwar in  $F_2$ . Daß gelegentlich auch einige Intersexe in  $F_1$  auftauchen neben Männchenüberschuß hat auch eine Parallele bei *dispar*. Die Zahlenverhältnisse in  $F_2$  aber bieten eine Parallele zu den GOLDSCHMIDTSchen Kreuzungen mit der Rasse Fiume (siehe 1920), wo einmal alle Männchen der Formel  $F_s M_w M_w$  in ♀ umgewandelt sind, von den ♂  $F_s M_w M_s$ , aber die mit dem Modifikationsfaktor  $TT$  intersexuell werden.

Der Versuch, die Parallele im einzelnen durchzuführen, gelingt aber vor der Hand nicht, so daß wir ganz allgemein nur sagen können, daß wahrscheinlich sich die genannten Rassen von *capitis* und *corporis* wie starke und schwache Rassen von *dispar* verhalten, und daß weiterhin der Modifikationsfaktor  $T$ , den wir von *L. dispar* und *Drosophila simulans* her kennen, bei manchen Kreuzungen im Spiel ist.

Wir sagten aber schon, daß es keineswegs feststeht, daß diese Intersexe wirklich der Definition für Intersexualität entsprechen, wie KEILIN und NUTTALL, allerdings auch nur mit Vorsicht, annehmen. Die morphologische Beschreibung zeigt eine große Variation von mehr männlichen zu mehr weiblichen Individuen. Aber merkwürdigerweise sind häufig beiderlei Organe nebeneinander vorhanden, ohne daß dies je den Charakter eines bilateralen Gynandromorphismus hätte. Was die Gonaden betrifft, die allerdings nur bei wenigen Individuen untersucht werden konnten, so gibt es Eierstöcke und Hoden nebeneinander, aber auch Ovarien mit männlichen Ausführgängen. Die äußeren Geschlechtsorgane verhalten sich ähnlich, wie die folgende Tabelle der Verfasser zeigt:

	Intersexualitätstyp ♂ Organe	♀ Organe <sup>1)</sup>
1	Vollständig	Fehlend
2	"	Rudimente vorhanden
3	"	Rudimentäre Gonaden, keine Lappenanhänge
4	"	Vollständig, aber reduziert, ohne Lappen
5	"	Vollständig, ohne Lappen
6	Desgleichen, aber deformiert	"
7	Reduziert und deformiert	Vollständig, Lappen rudimentär
8	"	Vollständig
9	Reduziert zu einem unentwickelten Stadium	"
10	Fehlend	"

Diese Morphologie paßt weder zu Gynandromorphismus noch zu Intersexualität. Eher könnte man an ein Gemisch von beiden denken, wie wir es später als Folge von Chromosomenabnormitäten bei der triploiden Intersexualität beschreiben werden. Dieser nähert sich auch der Fall durch die große Variabilität intersexueller Geschwister. So muß denn für eine sichere Interpretation auf die Ergebnisse einer genaueren Analyse gewartet werden.

#### Literatur.

KEILIN, D. and NUTTALL, H. F.: Hermaphroditism and other abnormalities in *Pediculus hominis*. Parasitology 11. 1919.

#### e) Diploide Intersexualität bei Crustaceen.

Bei den Crustaceen bewegen wir uns bereits auf ganz unsicherem Boden. Denn erstens sind wir immer noch nicht genau darüber informiert, ob eine Hormonenproduktion der Gonade, wie bei den Wirbeltieren, existiert<sup>2)</sup>. Denn die bekannten Tatsachen über parasitäre Kastration und den darauf folgenden Geschlechtswechsel sind trotz aller bisherigen Arbeit immer noch nicht eindeutig zu interpretieren (siehe Diskussion bei GOLDSCHMIDT [1920]). Sodann kommen bei Crustaceen auch ohne Parasitenwirkung sehr häufig Fälle von echtem Hermaphroditismus mit allen Übergängen zur Zweigeschlechtlichkeit vor. Und zwar kann es sich dabei um typisches Vorkommen von funktionellem Hermaphroditismus bei allen Individuen einer Art in einer sonst zweigeschlechtlichen Gruppe handeln, oder um einen entwicklungsgeschichtlichen Hermaphroditismus, der als Intersexualität aufgefaßt werden könnte, sodann um Protandrie und endlich um eine Art von Intersexualität unbekanntem Ursprungs. (Allgemeine Diskussion bei GOLDSCHMIDT [1920], neuere Befunde bei RUNNSTRÖM [1925], MORGAN [1923], HUXLEY [1924], TURNER [1925]). Trotzdem ein umfangreiches morpho-

<sup>1)</sup> Die Tabelle ist vom Verfasser ein wenig vereinfacht.

<sup>2)</sup> Anm. b. d. Korr. Neue Mitteilungen von HÄMMERLI-BOVERI Ztschr. vergl. Phys. 4 lassen solches möglich erscheinen.

logisches, biologisches, kasuistisches Material über diese Dinge vorliegt, gibt es bis jetzt noch kein Experiment, das es erlaubte, einzelne oder mehrere dieser Phänomene mit Sicherheit als zygotische Intersexualität anzusprechen oder gar zu analysieren. Daher kann in dieser Besprechung nur auf ihr Vorhandensein hingewiesen werden.

Es ist mir nur ein Fall bekannt, der mit Sicherheit als zygotische Intersexualität betrachtet werden kann, da das Phänomen erblich in einer sonst normalen Linie auftrat. Das ist der Fall von *Gammarus chevreuxi* nach SEXTON und HUXLEY. Aber auch hier wissen wir noch nicht, ob es sich um diploide Intersexualität handelt. Die intersexuellen Individuen sind nämlich viel größer als die normalen Geschlechter, was auf eine triploide Beschaffenheit hindeuten könnte. Die Intersexe sind mehr oder weniger weiblich mit einigen männlichen Beimischungen und erscheinen in kleinen Prozentsätzen in der Hauptsache in einer Zuchtlinie. SEXTON und HUXLEY neigen dazu, sie als echte Intersexe wie die von *Lymantria* zu betrachten und erwägen die Möglichkeit, daß sie so verursacht sein könnten, wie die früher besprochenen von *Drosophila simulans*, also durch ein rezessives Gen (unser Faktor *T*). Bis zu weiterer Aufklärung hat es keinen Zweck, eine weitere Analyse zu versuchen.

#### Literatur.

- GOLDSCHMIDT, R.: Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin: Bornträger 1920.
- HUXLEY, J.: The variation in the width of the abdomen in immature fiddler crabs etc. *Americ. naturalist* 58. 1924.
- MORGAN, Th. H.: Further evidence on variation in the width of the abdomen in immature fiddler crabs. *Ebenda* 57. 1923.
- RUNNSTRÖM, J.: Beitrag zur Kenntnis einiger hermaphroditischer Delapoden *Crustaceen*. *Bergens Mus. Sks.* 3. 1925.
- SEXTON, E. W. und HUXLEY, J. S.: Intersexes im *Gammarus chevreuxi* and related forms. *Journ. marine biol. ass. Un. Kingd.* 12. 1921.
- TURNER, C. L.: Studies on the secondary sexual characters in crayfishes I—IV. *Biol.* 48. 49. 1925.

#### f) Andere Wirbellose.

Aus verschiedenen Gruppen von Wirbellosen sind als mehr oder minder seltene Vorkommnisse sexuelle Abnormitäten beschrieben worden, von denen manche sich sicher als Intersexe erweisen werden. Mangels von irgendwelchen Versuchen zur Analyse hat es keinen Zweck, eine Kasuistik solcher Fälle zu geben. Nur ein Fall sei erwähnt, weil hier eine Art von Intersexualität sichtlich ein sehr häufiges Vorkommnis ist. Bei dem Nematoden *Agamermis albicans* soll nach übereinstimmenden Befunden mehrerer Autoren (genannt in der zusammenfassenden Darstellung von STEINER) Intersexualität so häufig sein, daß STEINER erklärt, daß bisher keine andere Tiergruppe bekannt sei, in der unter normalen Bedingungen das Phänomen gleich häufig sei. Diese Individuen haben alle, abgesehen vom Hinterleibsende, völlig normalen

weiblichen Bau mit normalen Gonaden. Dagegen zeigt das Hinterende, an dem das normale ♀ keine besonderen Differenzierungen besitzt, das ♂ aber die wichtigsten sekundären Geschlechtsorgane zeigt, bei den Intersexen eine fast vollständige Serie der Ausbildung der männlichen Charaktere. Die Serie wird besser als durch eine Beschreibung durch Abb. 21 illustriert, die die normalen Geschlechtstiere und die Hinter-

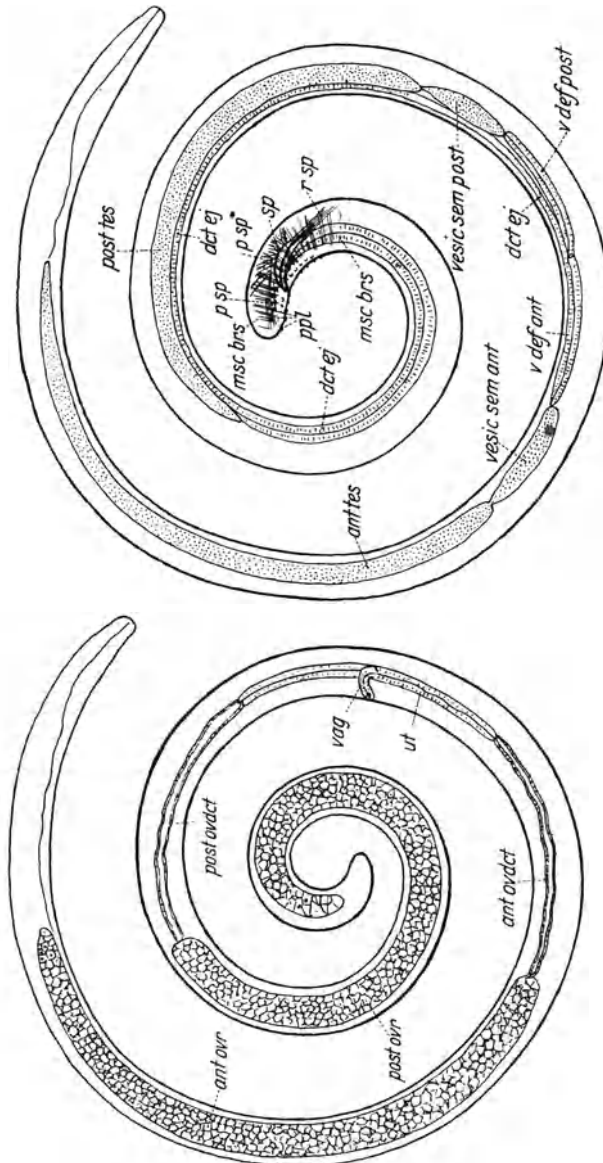


Abb. 21 a. Normale Geschlechter von *Agamermis albicans*. 1. ♀ r. ♂. *ant ovr* Vorderes Ovar; *ant oviduct* vorderer Ovidukt; *post ovr* hinteres Ovar; *post oviduct* hinterer Ovidukt; *ut* Uterus; *vag* Vagina; *ant test* vorderer Hoden; *dcr ej*, *ductus ejaculatorius*, *msc hrs* Bursalmuskeln; *ppl* Kopulationspapillen; *p sp* Protraktoren der *spicula*; *r sp* Retraktoren der *spicula*; *sp* Spiculum; *v def ant* vorderes *vas deferens*; *v def post* hinteres *vas deferens*; *vesic sem ant* vordere Samenblase; *vesic sem post* hintere Samenblase. (Nach STEINER.)



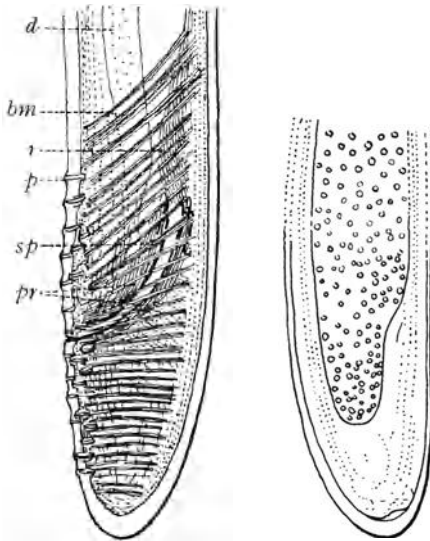


Abb. 21b. Hinterende der normalen Geschlechter von *Ag. decaudata*. *d* ductus efferens; *bm* Bursalmuskeln; *r* Retraktoren; *p* Papillen; *sp* Spiculum; *pr* Protraktoren. l. ♂ r. ♀. (Nach STEINER.)

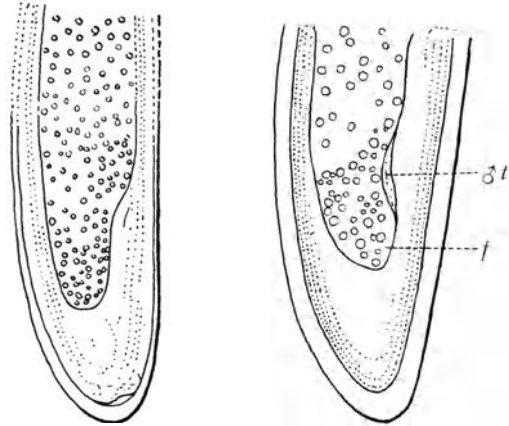


Abb. 21c. Schwach intersexuelles ♀. ♂t männliches Gewebe; f weibliches. (Nach STEINER.)

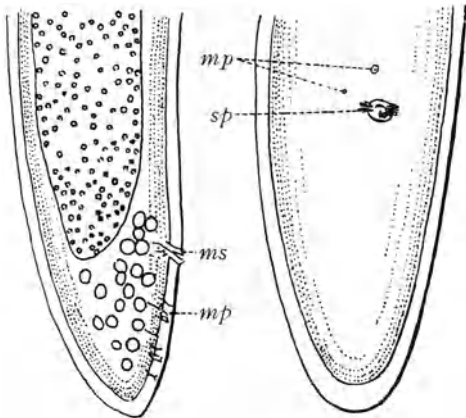


Abb. 21d. Weitere intersexuelle Stufen. *ms* männliche Geschlechtsöffnung; *mp* männliche Papille; *sp* rudiment. *spicula*. (Nach STEINER.)

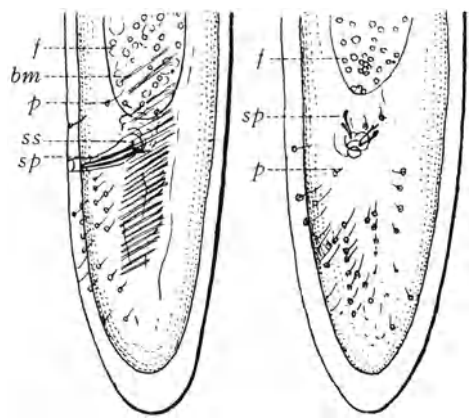


Abb. 21e. Weitere intersexuelle Stufen. *sp* Spicula; *bm* Bursalmuskeln; *p* männl. Papillen; *ss* Spiculascheide. Die außerdem vorhandenen weiblichen Organe sind in allen Abbildungen hinzuzudenken. (Nach STEINER.)

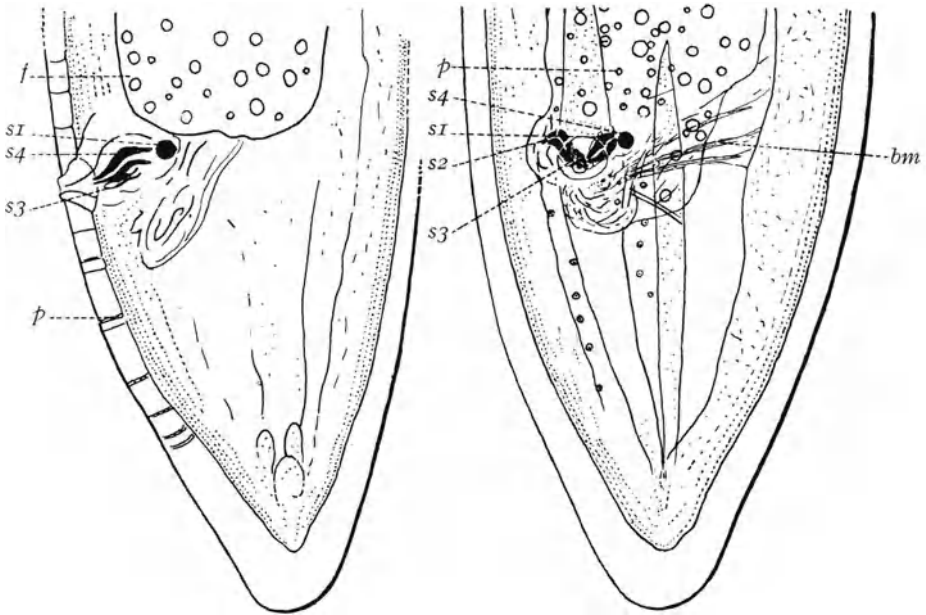


Abb. 21 f. Weitere Stufe weiblicher Intersexualität: 1—4 Spicula; *p* Papillen; *bm* Bursalmuskel; *f* weiblicher Teil. (Nach STEINER.)

enden der Intersexe zeigt. STEINER macht nun darauf aufmerksam, daß die systematischen Unterscheidungsmerkmale gerade dieser Species sehr variabel sind, was die Folge einer Bastardierung nahestehender Formen sein könnte. Wäre das der Fall, so hätten wir hier vielleicht ein Analogon zu den anderen Fällen diploider Intersexualität. Es muß aber bemerkt werden, daß gerade die Nematoden einige Sexualitätsverhältnisse zeigen, die bisher noch nicht im Rahmen der sonst so klaren allgemeinen Theorie völlig erklärt werden können, z. B. die Fälle, in denen ein strukturell typisches Weibchen regelmäßig auch Sperma produziert. Bis eine experimentelle Durcharbeitung all dieser Verhältnisse vorliegt (MAUPAS hat bekanntlich dazu bereits die wichtigste Vorarbeit geleistet), ist es sicherer, mit dem Urteil zurückzuhalten.

#### Literatur.

STEINER, G.: Intersexes in Nematodes. Journ. of heredity 14. 1923.

### B. Die transitorische Intersexualität der niederen Wirbeltiere.

#### a) Die Amphibien.

Nächst dem Fall der *Lymantria dispar* ist der experimentell und theoretisch am besten durchgearbeitete Fall diploider Intersexualität

der Fall der Frösche, den GOLDSCHMIDT (1920) als transitorische Intersexualität bezeichnet hat. Allerdings ist dieser Fall auch zugleich einer der kompliziertesten, so daß zu seiner völligen Klärung immer noch viel zu tun übrig bleibt.

a) *Historisches.*

Die absonderlichen Geschlechtsverhältnisse der Frösche wurden zuerst von PFLÜGER (1881, 1882) bemerkt. Er fand, daß bei verschiedenen Lokalrassen trotz normaler Geschlechtszahlen der erwachsenen Tiere die jungen Individuen ein ganz verschiedenes Verhältnis der Geschlechter mit dem Extrem von nur Weibchen zeigen können. Er fand ferner Zwischenstufen zwischen den Geschlechtern (in der älteren Literatur seitdem als PFLÜGERSche Hermaphroditen bezeichnet) und schloß daraus, daß bei bestimmten Rassen alle Individuen sich zuerst als Weibchen entwickeln, die Hälfte sich dann zu Männchen umwandeln. R. HERTWIG nahm im Anfang dieses Jahrhunderts dies Problem, dessen Bedeutung für die Theorie der Geschlechtsbestimmung er erkannte, wieder auf und leitete zusammen mit seinen Schülern, SCHMITT-MARCELL, KUSCHAKEWITSCH, WITSCHI eine großzügige experimentelle und morphologische Analyse ein. Er stellte das Wesen der Verschiedenheit der Lokalrassen fest, begann mit ihrer Analyse im Kreuzungsexperiment und weiterhin im entwicklungsphysiologischen Versuch durch Einführung der (schon von PFLÜGER begonnenen) Überreife- und Temperaturversuche. Gleichzeitig wurde die schwierige Entwicklungsgeschichte durch seine genannten Schüler, vor allem durch WITSCHI, klargestellt. Ein theoretisches Verständnis der Resultate war bei dem damaligen Stand des Geschlechtsproblems jedoch nicht möglich. HERTWIGS ursprüngliches Bestreben, mit Hilfe der Theorie der Kernplasmarelation zu einer Lösung zu kommen, wurde von ihm selbst später verworfen. Erst die Aufstellung der quantitativen Theorie der Geschlechtsbestimmung durch GOLDSCHMIDT (1912) ergab eine Möglichkeit, die Resultate zu interpretieren. Dies wurde zuerst von GOLDSCHMIDT (1912) näher ausgeführt, in der 2. Auflage seiner Vererbungslehre (1913) wieder ausgeführt und R. HERTWIG schloß sich dann an. WITSCHI (1914) übernahm dann dieses Prinzip und führte die zur Erklärung seiner neuen Experimente notwendigen Änderungen der GOLDSCHMIDTSchen Formulierung durch. Die weitere Analyse der sehr komplizierten Verhältnisse verdanken wir vor allem einer Reihe ausgezeichnete Untersuchungen von WITSCHI, zu denen noch ein wichtiges Experiment von CREW (1921) und eine Erklärung des Überreifeversuchs durch R. HERTWIG (1921) kommt. Ein Versuch von SWINGLE (1921, 1922), die Gesamtergebnisse der HERTWIG-Schüler als Irrtümer zu erweisen, darf wohl als zusammengebrochen gelten und ist sichtlich von ihm selbst aufgegeben.

*β) Die zygotische Konstitution der Geschlechter.*

Für die Analyse des Falls ist es von Wichtigkeit, die zygotische Konstitution der Geschlechter der Amphibien zu kennen. In der älteren Literatur gab es Angaben, daß in der Spermatogenese ein unpaares X-Chromosom existiere (SWINGLE 1917, LEVY 1915), die sich aber als irrtümlich erwiesen. Auf Grund der HERTWIGSchen Überreifeversuche, in denen aus überreifen Eiern nur Männchen entstanden, nahmen HERTWIG wie GOLDSCHMIDT an, daß hier weibliche Heterogametie vorliegen müsse, und die Überreife die Richtung der Reifeteilung in bezug auf das X-Chromosom beeinflusse. GOLDSCHMIDT (1920) glaubte in dem cytologischen Verhalten parthenogenetischer Frösche eine weitere Stütze für diese Ansicht zu finden (siehe auch PARMENTER [1920, 1925]). WITSCHI kam aber auf Grund seiner Experimente zum Schluß, daß das männliche Geschlecht heterogametisch sein müsse. Seitdem ist von CREW (1920) und vor allen Dingen WITSCHI (1923) mit Sicherheit bewiesen, daß das männliche Geschlecht das heterogametische ist (*Drosophila*-Typ  $XX = ♀, XY = ♂$ ). CREW erhielt aus der Paarung eines Weibchens mit einem Männchen mit hermaphroditischem Einschlag 100 vH Töchter. Dies sollte nur möglich sein, wenn der Vater ein genetisches Weibchen und die Mutter homozygotisch war. WITSCHI (1923) konnte einen noch beweisenderen Versuch ausführen. Er erhielt einen fruchtbaren „Hermaphroditen“, der zu Selbstbefruchtung wie auch zu Kreuzung mit einer normalen Rasse (Davos) verwandt werden konnte. (Normal bedeutet hier, was später erklärt wird, eine embryonal differenzierte Rasse, bei der keine Intersexualität vorkommt, sondern eine normale Entwicklung von 50 vH ♀, 50 vH ♂ stattfindet). Ein ♀ der normalen Rasse mit dem Samen des Hermaphroditen ergab 100 vH ♀ wie bei CREW. Eier des Hermaphroditen mit dem Samen der normalen Rasse ergaben 49 vH ♀ und 51 vH ♂. Selbstbefruchtung des Zwitters ergab 45 ♀ und 1 Hermaphroditen. Diese Resultate sind nur möglich, wenn 1. der Hermaphrodit ein genetisches Weibchen war und 2. die Weibchen XX, die Männchen XY sind. Seitdem konnte WITSCHI (1924) auch den cytologischen Beweis erbringen, daß in der Spermatogenese von *Rana temporaria* eine ungleiche XY-Gruppe vorhanden ist.

*γ) Geschlecht und Keimdrüsenhormone.*

Bei den Amphibien treffen wir nun zum ersten Mal auf die innere Sekretion der Gonaden, die Geschlechtshormone, deren Beziehungen zu den sekundären Geschlechtscharakteren bei den höheren Wirbeltieren einesteils so viele interessante Tatsachen ergeben, andernteils aber viele mit den Ergebnissen der Genetik nicht vertraute Autoren veranlaßt hat, durch ausschließliche Berücksichtigung dieses sekundären Verhaltens eine schlimme Verwirrung in der Betrachtung des Geschlechtsbestimmungsproblems anzurichten. Hier bei den Am-

phibien liegt nun die Situation relativ günstig, da die transitorische Intersexualität sich fast ausschließlich auf die Geschlechtsdrüse selbst bezieht, somit eine eventuelle Hormonenproduktion keine Rolle für unser Problem spielt. Nur an zwei Punkten ist die Hormonenproduktion zu betrachten, beim Verhalten der Ausführungsgänge der erwachsenen Intersexe und ferner bei den Ausführungsgängen der Geschlechtsumwandlungskröten (siehe später). So spielen für das Hauptproblem die vielen Widersprüche und Unklarheiten der Versuche von NUSSBAUM, STEINACH, HARMS, MEISENHEIMER, TAKAHASHI, ARON, PONSE, CHAMPY keine Rolle, da es sich hier stets um den Einfluß der Hormone auf zyklische Brunstcharaktere des erwachsenen Tieres handelt.

δ) *Morphologie der transitorischen Intersexualität.*

Die entwicklungsgeschichtliche Grundtatsache ist die, daß es bei den Fröschen, vor allen Dingen bei *Rana temporaria*, an der die meisten Untersuchungen der HERTWIG-Schule ausgeführt wurden, zwei Haupttypen von Rassen gibt, die sogenannten differenzierten und die undifferenzierten; dazwischen gibt es eine Reihe von Übergangsstufen. Die differenzierten Rassen sind solche, bei denen die männlichen und weiblichen Keimdrüsen eine normale Entwicklung durchmachen und die beiden Geschlechter von Anfang an in der jungen Kaulquappe zu erkennen sind. Diese Rassen bieten also nichts Besonderes dar. Bei den sogenannten undifferenzierten Rassen entwickelt sich zuerst bei allen Individuen ein Ovar, das sich normalerweise bei der Hälfte der Individuen dann in einen Hoden umwandelt. Diese Umwandlung kann auf späteren oder früheren Entwicklungsstadien vor sich gehen, und die Individuen durchlaufen dabei eine Art von hermaphroditer Phase. Liegt diese früh, so wird von Juvenilhermaphroditen gesprochen, liegt sie sehr spät, so erscheinen die Adulthermaphroditen. Alle diese „Hermaphroditen“ sind also genetische Männchen, die in ihrer Entwicklung eine weibliche Phase durchlaufen. Die Geschlechtsumwandlung verläuft immer nur in dieser Richtung vom Weibchen zum Männchen. Da wir ein Individuum, das seine Entwicklung mit einem Geschlecht beginnt und mit dem anderen vollendet, ein Intersex nennen, so sind also die männlichen Frösche dieser Rassen intersexuell. Und da die Intersexualität hier nur entwicklungsgeschichtlich sichtbar wird, da es an Organen fehlt, die, wie beim Schwammspinner, noch im ausgebildeten Zustand diesen Entwicklungsgang zeigen, so sprechen wir von transitorischer Intersexualität. Nur die genannten Adulthermaphroditen stellen richtige Intersexe dar, Individuen, die auf einer bestimmten Stufe der Geschlechtsumwandlung stehen. Es wird gut sein, sich über die prinzipiellen Unterschiede zwischen dieser transitorischen Intersexualität und der von *Lymantria* klar zu werden. Bei *Lymantria* beginnt das Intersex seine Entwicklung mit dem gene-

tischen Geschlecht. Hier beginnt das Individuum seine Entwicklung mit dem nicht genetischen Geschlecht (also das XY-Tier beginnt trotz männlicher Heterogamete als Weibchen) und beendet sie mit dem genetischen Geschlecht. Dieser Unterschied wird dann später in der Theorie zum Ausdruck kommen müssen.

Die Entwicklung verläuft nach KUSCHAKEWITSCH und WITSCHI folgendermaßen. In der jungen Kaulquappe entwickelt sich zuerst eine indifferente Gonade. Sie besteht aus einer Lage von Keimzellen, die um einen Hohlraum, die primäre Genitalhöhle, angeordnet sind. Von der Genitalfalte aus wachsen in diese Anlage sogenannte Stränge hinein, die Genitalstränge. Schreitet von hier aus die Entwicklung zu einem Ovar fort, dann vermehren sich die Urgeschlechtszellen und bilden Zellenester, in denen dann die synaptischen Phänomene ablaufen. Bald erkennt man deutlich die Ovocysten und die Dotterbildung beginnt. Die Genitalstränge erhalten dann einen sekundären Hohlraum und werden so zu den charakteristischen Ovarialtaschen. Abb. 22 bis 24 geben Stadien dieser Entwicklung. Die direkte Hodenentwicklung aus der indifferenten Drüse verläuft folgendermaßen:

Hier wandern vor allem die jungen Geschlechtszellen aus dem Keimepithel aus und heften sich den Genitalsträngen an. Es bilden sich Zellgruppen, in denen eine Höhle auftritt, die Ampulle, die dann zum Samenkanälchen wird. Der Beginn der Spermatogenese erfolgt dann bei *R. temporaria* erst im 4. Jahr, bei anderen Arten aber schon früher. Schließlich wird die Verbindung mit der Vorniere durch Auswachsen des Rete hergestellt. Abb. 25 gibt einen Schnitt durch einen jungen Hoden wieder und Abb. 26 ein Schema dazu. Die intersexuelle Entwicklung der undifferenzierten Rassen kann auf verschiedenen Entwicklungsstadien eintreten, zwischen Metamorphose und erwachsenem Frosch, und dementsprechend sind die Einzelheiten verschieden. Diese Entwicklung wird dadurch eingeleitet, daß die Geschlechtszellen aus dem Keimepithel des Eierstocks in die Genitalstränge einwandern. Dann beginnt sich im Zentrum der Gonade von

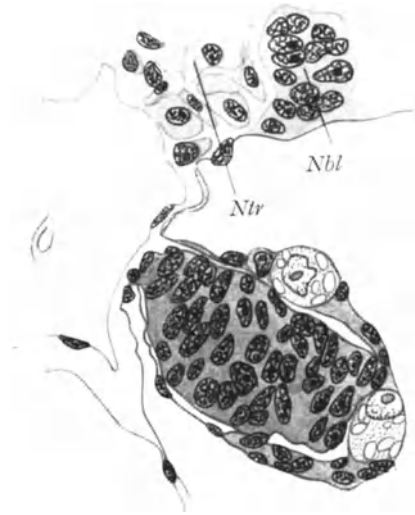


Abb. 22. Junges Stadium der indifferenten Keimdrüse von *Rana temporaria*. *Nbl* Nierenblastem; *Ntr* Nierentrichter. (Nach WITSCHI.)

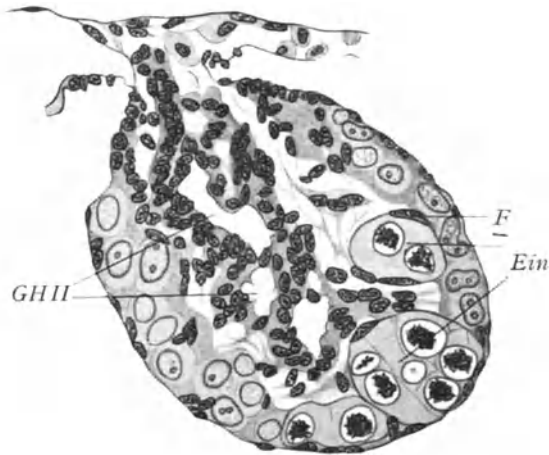


Abb. 23. Junges Ovar von *R. temp.* *Ein* Einest; *F* Folliclelepidel; *GH II* sekundäre Genitalhöhle. (Nach Wrrschl.)

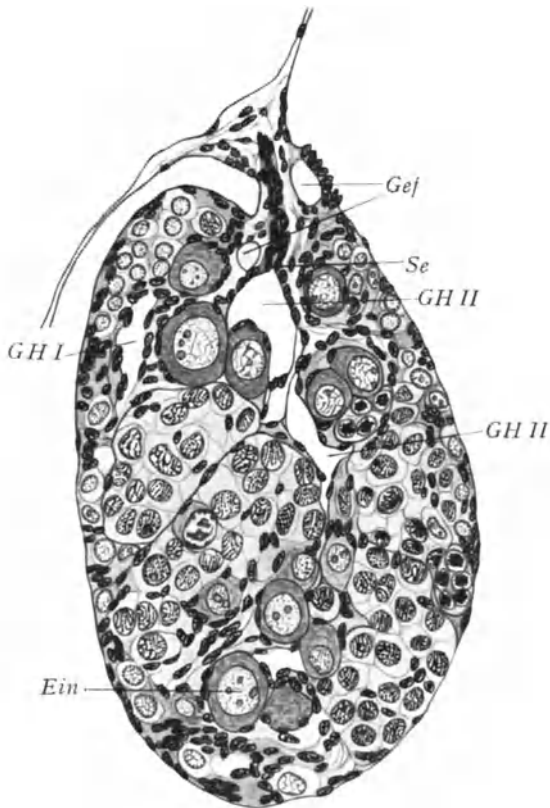


Abb. 24. Ovar etwas älter als Abb. 23. *Ein* Einest; *GH I* primäre, *GH II* sekundäre Genitalhöhle; *Gef* Gefäß; *Se* Sexualstrang. (Nach Wrrschl.)

den Strängen aus ein Hoden zu entwickeln. In diesem Zustand ist die Gonade central ein Hoden, peripher ein Eierstock. Der ovariale Teil degeneriert dann, wobei aber Eier, die eine gewisse Größe schon erreicht haben, dauernd erhalten bleiben können und sich noch im



Abb. 25. Stadium der direkten Hodenentwicklung von *R. temp.* *Gef* Blutgefäß; *H* Harnkanälchen; *N* Nierenblastem; *Ntr* Nierentrichter; *S* Sexualstrang; *V* Hohlvene. (Nach WITTSCH.)

fertigen Hoden finden (das gleiche ist übrigens auch bei *Lymantria* der Fall). Auch zeigt sich häufig, daß die Umwandlung in den aufeinanderfolgenden Segmenten der Drüse verschieden schnell vor sich geht und ebenso auch rechts und links, so daß scheinbare bilaterale Hermaphroditen als Übergangsstufe erscheinen können. Beide Phänomene wurden ebenfalls von GOLDSCHMIDT für *Lymantria* beschrieben. Abb. 27 gibt das Bild einer Umwandlungsdrüse und Abb. 28 ein Schema hierzu.

Diese Darstellung der intersexuellen Hodenentwicklung war von LEVY bestritten worden, der im Hoden Riesenspermatozyten fand und



meinte, die HERTWIG-Schule habe diese mit Eiern verwechselt. Bei Untersuchungen am Ochsenfrosch fand dann SWINGLE in jungen Larven eine Art von rudimentärer frühzeitiger Spermatogenese, und schloß ebenfalls daraus, daß die ganzen Angaben der HERTWIG-Schule auf Irrtum beruhen müßten. Tatsächlich hatte SWINGLE nur differenzierte Rassen untersucht, so daß seine Kritik auf falschen Voraussetzungen beruhte. Seitdem hat nun SWINGLE (1925) selbst auch undifferenzierte Rassen bei *Rana catesbiana* gefunden und die Entwicklung studiert. Abgesehen von den in den Verschiedenheiten des Objekts begründeten Unterschieden ist seine Darstellung nunmehr mit der der HERTWIG-Schule in Übereinstimmung. Er bezeichnet zwar die Drüse, die sich nachher in

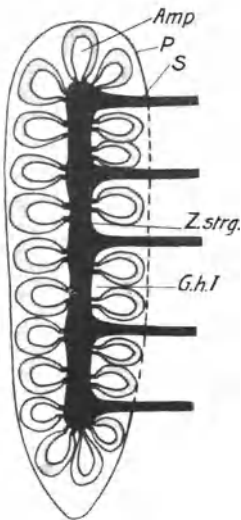


Abb. 26. Schema des jungen Hodens bei direkter Entwicklung; Amp. Hodenampulle; G.h.I. primäre Genitalhöhle; P Peritoneum; Z.strg. Zentralstrang. (Nach WITSCHI.)

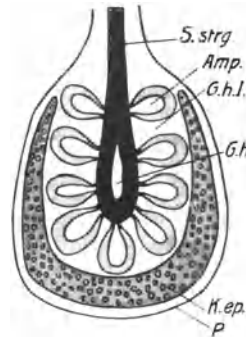


Abb. 27. Schema des jungen Hodens eines Umwandlungsmännchens; K.ep. weibliches Keimepithel, sonst wie Abb. 26. (Nach WITSCHI.)

den Hoden umwandelt, noch als indifferente Drüse und nicht als Ovar. Da er aber auch selbst Fälle verzeichnet in denen er nicht umhin kann, sie als Ovar zu bezeichnen, und da er ferner auch die theoretische Interpretation des Falles annimmt, die aus den Intersexualitätsversuchen folgt, so kann man wohl sagen, daß er sich jetzt im wesentlichen der HERTWIG-Schule angeschlossen hat.

Sehr wichtig ist die Tatsache, daß auch die Ausführungsgänge der Gonaden dem Verhalten der Gonaden folgen. Bei der direkten Hodenentwicklung werden von vornherein keine nennenswerten MÜLLERSchen Gänge angelegt. Bei der intersexuellen Entwicklung aber haben die späteren Männchen in ihrem Weibchenstadium richtige MÜLLERSche Gänge, die erst zur Zeit der Umwandlung rückgebildet werden (WITSCHI 1921) und oft auch noch bei erwachsenen Männchen erhalten bleiben. Wenn, wie erwähnt, die Ovarien der beiden Seiten

sich verschieden schnell rückbilden, so machen die MÜLLERSchen Gänge die gleiche Asymmetrie mit. Ebenso, wenn bei einem Adulthermaphroditen (Intersex), der ja nach WITSCHI und CREW nur ein spätes Umwandlungsstadium ist, solche Asymmetrien vorliegen, erstrecken sie sich meist auch auf die MÜLLERSchen Gänge. Das zeigt, daß die MÜLLERSchen Gänge, genau wie die Gonaden, zygotisch determiniert sind, nicht hormonal, wenn auch die Möglichkeit besteht, daß ihre große funktionelle Entwicklung beim Erwachsenen außerdem noch von den Hormonen der Gonade kontrolliert wird.

Hier muß ein Wort über das BIDDERSche Organ der Kröten zugefügt werden, dessen merkwürdiges Verhalten zwar nicht direkt zu unserem Thema gehört, aber doch in einigen Punkten klargelegt werden muß, in denen sich scheinbar Frösche und Kröten prinzipiell unterscheiden. Bekanntlich ist das BIDDERSche Organ (die gesamte Literatur findet sich bei PONSE [1924]) ein ovarähnliches Gebilde, das am Vorderend des Krötenhodens liegt, aber auch bei gewissen Arten im weiblichen Geschlecht vorkommt. Trotz zahlreicher Experimente, besonders von HARMS, ist seine Funktion noch nicht recht klar. Nach den neuesten sehr sorgfältigen Versuchen von PONSE kann man wohl so viel sagen, daß seine vermeintliche hormonale Beziehung zu den Brunstcharakteren nicht besteht, daß vielmehr bei den Kröten die Brunstcharaktere des Männchens einfach durch die Hormone des Hodens

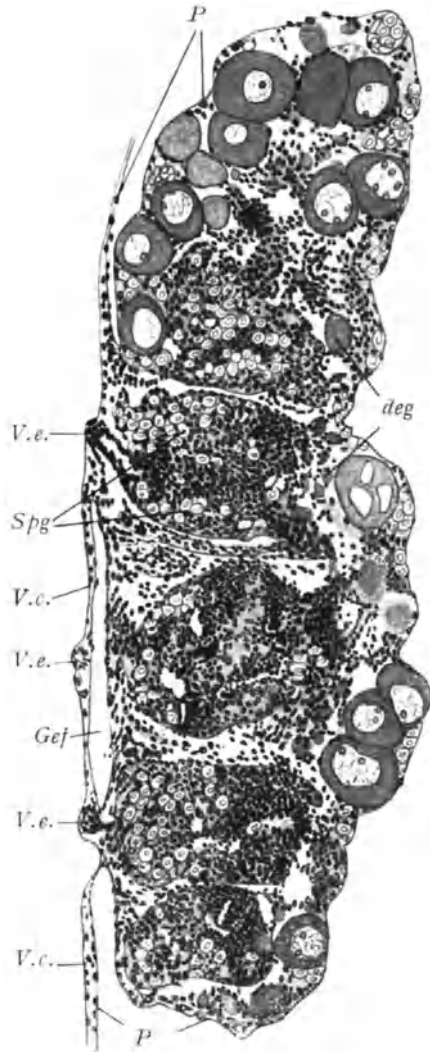


Abb. 28. Keimdrüse eines Umwandlungsmännchens. *deg* degenerierende Elemente; *Gef* Gefäß; *P* Peritoneum; *V.c.* Hohlvenenwand; *V.e.* *Vas efferens*; *Spg* Spermato gonien. (Nach WITSCHI.)

bedingt werden. Morphologisch ist zweifellos das BIDDERSche Organ der vorderste Teil der Urgeschlechtsdrüse. Es steht nun fest, daß in beiden Geschlechtern häufig sich zwischen BIDDERSchem Organ und Gonade ein Abschnitt von einem Ovarcharakter findet. Es steht ferner fest, daß nach Exstirpation des Hodens dieser Abschnitt zu einem richtigen funktionellen Ovar regenerieren kann, so daß das Männchen dann in ein Weibchen umgewandelt wird (HARMS, PONSE). Es steht ferner fest, daß bei den Adulthermaphroditen (= Intersex) der Frösche Hoden und Ovar die gleichen topographischen und morphologischen Verhältnisse zeigen wie im letztbesprochenen Fall. Endlich haben wir bei Fröschen mit indirekter Entwicklung den Fall, wo eine Gonade vorn noch Ovar und hinten schon Hoden ist. So scheint mir (im Gegensatz zu WITSCHI) der Schluß unvermeidlich, daß das BIDDERSche Organ samt dem ovarialen intermediären Abschnitt der Vorderteil einer primären Ovaranlage ist, die den *Bufo*-Männchen ebenso zukommt, wie den Umwandlungsfröschen. Während hier aber der Ovarialteil mehr oder minder aufgelöst wird, bleibt bei den Kröten sein Vorderabschnitt erhalten, möglicherweise im Gefolge eines Funktionswechsels. Soweit also bietet das BIDDERSche Organ keine Schwierigkeiten.

Eine Schwierigkeit erhebt sich erst, wenn wir das erwähnte Experiment von HARMS, Regeneration eines Ovars mit MÜLLERSchen Gängen nach Hodenexstirpation, betrachten. Bei den Fröschen geht die Umwandlung immer nur vom nicht genetischen zum genetischen Geschlecht, also vom Weibchen zum Männchen; wie oben ausgeführt, im Gegensatz zu *Lymantria*. Wir müssen auf Grund des Vorhergehenden unbedingt annehmen, daß das gleiche in der Entwicklung der Krötenmännchen stattfindet. Hier nun sehen wir nachher noch einmal eine Umwandlung in der entgegengesetzten Richtung, also in der gleichen wie bei der *Lymantria*-Intersexualität. Vielleicht ist die Erklärung die: Wir wissen von *Lymantria* und den Fröschen, daß von einem gewissen Entwicklungsstadium ab Eier nicht mehr rückgebildet werden können. Wenn die Eier der Krötenmännchen dies Stadium überschritten haben, dann werden sie an weiterem Wachstum nur durch den Einfluss des Hodens verhindert. Wird dieser hemmende Einfluß durch Kastration aufgehoben, so wachsen die Eier wieder weiter, obwohl das Tier in seiner männlichen Phase ist. Wir werden auf das gleiche Problem bei der Theorie und später bei den Vögeln nochmals zurückkommen.

#### e) Die geographischen Rassen.

Schon PFLÜGER hatte festgestellt, daß die Differenzen im sexuellen Verhalten der Frösche auf geographische Lokalrassen verteilt sind. HERTWIG hatte dies bestätigt und zuerst durch Kreuzungsversuche be-

wiesen, daß diese Unterschiede tatsächlich auf Erbanlagen beruhen, genetischer Natur sind. Für den Grasfrosch *R. temporaria* lauten die neuesten Angaben WITSCHIS (1923) so, wie die folgende Tabelle angibt. Zu ihrer Erklärung ist zu bemerken, daß nur die neueren Angaben auf Untersuchungen beruhen, die mit modernen Methoden ausgeführt sind. In der letzten Spalte sind nur die Weibchenprozente angegeben. Der Rest besteht in Gruppe I aus Männchen, in Gruppe V aus Intersexen, und in Gruppe II—IV aus Männchen und Intersexen. Gruppe I enthält also die differenzierten Rassen, Gruppe V die undifferenzierten und Gruppe II—IV Übergänge zwischen beiden. Die Tabelle zeigt, daß es zunächst kaum möglich ist, eine sichere Beziehung zwischen geographischer Lage und Sexualitätstypus herzustellen, wenn es auch auffällt, daß die Gruppe I der differenzierten Rassen kalte Gegenden mit späterem Frühjahr bewohnt.

Gruppe	Lokalität	Autor	♀ vH
I	Ursprungtal (Bayrische Alpen)	WITSCHI	50
	Davos (Rätische Alpen) . . . . .	"	50
	Grimsel (Berner Alpen) . . . . .	"	52
	Riga . . . . .	"	44,5
	Königsberg . . . . .	PFLÜGER	51,5—53
II	Elsaß . . . . .	WITSCHI	51
	Berlin . . . . .	"	52
	Bonn . . . . .	V. GRIESHEIM	43
	Bonn . . . . .	V. GRIESHEIM u. PFLÜGER	64
	Wesel . . . . .	V. GRIESHEIM	62,5
	Rostock . . . . .	WITSCHI	59
III	Glarus (Schweiz) . . . . .	PFLÜGER	78
IV	Lochhausen bei München . . . . .	WITSCHI	83
	Dorfen bei München . . . . .	SCHMITT	85
	Utrecht . . . . .	PFLÜGER	87
V	Freiburg i. B. . . . .	WITSCHI	83
	Breslau . . . . .	??	95
	Breslau . . . . .	WITSCHI	91
	Elsaß I . . . . .	"	100
	Isartal bei München . . . . .	"	100

Die neuen Resultate von SWINGLE (1925) sind für *R. catesbeyana* in Amerika, soweit veröffentlicht, den Angaben WITSCHIS parallel. Auch hier liegen entsprechende Lokalrassen vor, die zum Teil dieselbe Region, ja denselben Teich bewohnen (siehe WITSCHI-Elsaß). Eine vollständige Analyse wäre sehr wünschenswert, da Amerika viel klarere klimatische Regionen aufweist als Europa.

#### ζ) Die genetische Analyse.

Die genetische Analyse basiert auf einem Grundversuch von RICHARD HERTWIG, der einmal Weibchen von einer Lokalrasse mit Männchen verschiedener Rasse kreuzte, sodann das gleiche Männchen Weibchen

verschiedener Rasse befruchten ließ. Es ist das also die gleiche Methode, die auch der Analyse der Intersexualität von *Lymantria* zugrunde liegt. Es zeigte sich dabei, daß das Resultat in bezug auf die Sexualität, also frühzeitige Männchendifferenzierung oder mehr oder minder späte Geschlechtsumwandlung aus Weibchen, eine Funktion der genetischen Beschaffenheit der beiden Eltern ist. Daraus schloß GOLDSCHMIDT (1912, 1913), daß auch hier das Entscheidende die quantitative Relation zwischen gleichzeitig vorhandenen Männlichkeits- und Weiblichkeitsfaktoren ist. Ist innerhalb der männlichen Formel die Quantität von  $M$  um das epistatische Minimum größer als die von  $F$ , so entstehen sofort reine Männchen (die differenzierten Rassen); ist die Differenz unterhalb des epistatischen Minimums, so findet früher oder später proportional der Unstimmigkeit die Geschlechtsumwandlung statt. Dieser Grundgedanke wurde seitdem von WITSCHI in folgender Weise ausgebaut: WITSCHI erbrachte, wie oben bereits berichtet, den Beweis, daß die Frösche dem *Drosophila*-Typ folgen. Da bisher kein Anhaltspunkt dafür vorliegt, daß bei *Rana* mütterliche Vererbung des  $M$ -Faktors vorkommt (so wenig wie bei *Drosophila*), so muß ein homozygotes  $M$  angenommen werden, das also wohl in einem Autosomenpaar liegt (bzw. aus mehreren homozygoten autosomalen Faktoren besteht, was sich nicht weiter beweisen läßt). Die Geschlechtsformeln sind also  $MM FF = \text{♀}$   $MM Ff = \text{♂}$ .  $M$  und  $F$  müssen im Normalfall, d. h. bei den differenzierten Rassen so abgestimmt sein, daß  $MM < FF > Ff$ . WITSCHI faßt nun abweichend von GOLDSCHMIDT die intersexuelle Situation so auf, daß bei den undifferenzierten Rassen die Quantitäten von  $F$  und  $M$  einander so nahe stehen, daß keine von ihnen die sexuelle Differenzierung kontrollieren kann, die nur durch physiologische Faktoren sekundär ermöglicht wird (siehe nächsten Abschnitt). Es handelte sich also um eine Art von Zwittern mit metagamer Geschlechtsbestimmung. WITSCHI nimmt nun an, daß bei allen Rassen der  $M$ -Faktor quantitativ immer gleich ist. Die verschiedenen Typen und Kreuzungsergebnisse müssen also durch quantitative Verschiedenheiten der  $F$ -Faktoren allein erklärt werden (im Gegensatz zu GOLDSCHMIDT). Ein Männchen bildet nun zwei Sorten von Spermien, nämlich mit  $F$  (weibchenbestimmende) und mit  $f$  (männchenbestimmende). Bei den differenzierten Rassen muß also  $f$  einen sehr geringen Wert haben, bei den undifferenzierten aber einen sehr hohen, im Extrem einen ebenso hohen wie  $F$ . Der extremste Fall der Undifferenziertheit wäre also  $F = f = M$ , in der Formel  $FfMM$  halten sich  $Ff$  und  $MM$  die Wage und  $Ff$  wäre auch gleich  $FF$ , so daß es keine zwei Geschlechter gäbe. Die möglichen Zwischenstufen stark differenzierter Rassen sind dann durch die verschiedenen Zwischenwerte für  $f$  gegeben. WITSCHI schließt ferner aus den HERTWIGSchen Versuchen,

daß die Eier des Weibchens differenzierter Rassen eine stärkere weibliche Tendenz haben als die undifferenzierten Rassen. Wenn erstere also durch Abschwächung von  $f$  charakterisiert sind, so muß gleichzeitig  $F$  verstärkt sein, und so wird angenommen, daß in der ganzen Serie Abschwächung von  $f$  und Verstärkung von  $F$  Hand in Hand geht, und zwar glaubt er, erschließen zu können, daß die Verstärkung von  $F$   $\frac{1}{3}$  der Schwächung von  $f$  bedeutet. Wenn nun bestimmte Werte für  $F$  und  $f$  und  $M$  nach dem Vorgang GOLDSCHMIDTS angenommen werden, so müssen diese bei dem Extrem, dem Zwitter, völlig gleich sein.  $F=f=M$ , daher  $MMFF$  und  $MMFf$  identisch und Zwitter. Bei der differenziertesten Rasse, also dem reinen, zweigeschlechtigen *Drosophila*-Typ, aber muß  $f=0$  sein. Wird als Ausgangspunkt für  $F$  und  $M$  der Wert 15 angenommen, dann ergibt sich für verschiedene Rassen die folgende mögliche Reihe (siehe nebenstehende Tabelle):

Die Grenze zwischen differenzierten und undifferenzierten Rassen, also das epistatische Minimum, wird willkürlich mit 3,5 zwischen Gruppe II und III angenommen. Das Übergewicht der  $F$ - oder  $M$ -Faktoren in jeder Kombination ist in der untersten Reihe angegeben, also  $MM - FF = 2$  ist geschrieben  $M_2$ .

Es wird gut sein, sich an diesem Punkt über die Unterschiede dieser Interpretation und der GOLDSCHMIDTSchen für *Lymantria* klar zu werden, besonders da WITSCHIS Schreibweise nicht ganz leicht zu lesen ist. Wir sehen dabei ab von den Unterschieden, die durch *Abraxas*-Typ hier und *Drosophila*-Typ dort gegeben sind, und ferner durch die mütterliche Vererbung von  $F$  (=  $Y$ -Chromosom) bei *Lymantria*; ferner wird die Differenz der entwicklungsphysiologischen Interpretation erst im nächsten Abschnitt besprochen. 1. In beiden Fällen ist das Resultat von der relativen Quantität von  $F$  und  $M$  abhängig. 2. Bei den *Lymantria*-Rassen ist nachgewiesen, daß es sowohl  $F$  als  $M$  verschiedener Quantität gibt (starke und schwache Rassen). Hier bei WITSCHI

I		II		III		IV		V		VI	
♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
15F 15M	15F 15M	16F 15M	16F 15M	17F 15M	17F 15M	18F 15M	18F 15M	19F 15M	19F 15M	20F 15M	20F 15M
15F 15M	15f 15M	16F 15M	12f 15M	17F 15M	9f 15M	18F 15M	6f 15M	19F 15M	3f 15M	20F 15M	—f 15M
—	—	$F_2$	$M_2$	$F_4$	$M_4$	$F_6$	$M_6$	$F_8$	$M_8$	$F_{10}$	$M_{10}$
Undifferenzierte Rassen (I und II)						Differenzierte Rassen (III—VI)					
Epistatisches Minimum = 3,5.											

wird  $M$  immer die gleiche Quantität beigemessen, während  $F$  verschieden stark sein kann. 3. Bei *Lymantria* gibt es nur die quantitative Beziehung von 2  $X$ -Faktoren bzw. 1  $X$ -Faktor. (Wir sagen jetzt  $X$ -Faktor, um die Verwirrung von *Drosophila*-Typ und *Abraxas*-Typ zu vermeiden. Bei ersterem ist  $F$  der  $X$ -Faktor, bei letzterem  $M$ . Dementsprechend wäre beim *Drosophila*-Typ = Frosch  $f$  der  $Y$ -Faktor, beim *Abraxas*-Typ  $m$  der  $Y$ -Faktor; der  $Y$ -Faktor ( $m, f$ ) ist nicht vorhanden, also null, und die verschiedenen Quantitäten der  $X$ -Faktoren spielen also nur als  $X$  bzw.  $2X$  eine Rolle. Wieder abgesehen von der Lage des  $F$  im  $Y$ -Chromosom bei *Lymantria*.) In WITSCHIS Annahme wirkt aber der  $Y$ -Faktor (hier  $f$ ) mit, dem Realität und eine bestimmte Quantität zugesprochen wird, die dazu umgekehrt proportional der Quantität von  $F$  wächst. 4. Bei *Lymantria* steht also (abgesehen von der eventuellen Lage von  $F$  im  $Y$ -Chromosom) das  $Y$ -Chromosom den  $X$ -Chromosomen als etwas ganz anderes gegenüber. In WITSCHIS Annahme gibt es aber überhaupt kein  $Y$ , sondern auch im heterogametischen Geschlecht  $2X$ , von denen das eine nur einen schwächeren  $F$ -Faktor enthalten kann als das andere, eigentlich gibt es also gar nicht die Formel  $Ff$  hier, sondern nur  $FF_1$ , wobei  $F_1$  das schwache  $f$  wäre. 5. In allgemeiner Form könnte man sagen, daß es nach WITSCHI bei den Fröschen überhaupt keine zwei genetischen Geschlechter gibt, sondern nur Zwitter mit mehr weiblicher Tendenz, bei denen sich aber bei bestimmten Rassen durch Abschwächung eines der Weiblichkeitsfaktoren eine Trennung in die genetischen Geschlechter entwickelt hat. Wir werden auf diese Auffassung zurückkommen, die in Abb. 29 in einem Schema WITSCHIS illustriert ist.

Nach WITSCHI folgt nun diese Formulierung in der Hauptsache aus den Kreuzungen von R. HERTWIG, da seine eigenen noch nicht veröffentlicht sind. Diese Versuche sind aber alle nur  $F_1$ -Kreuzungen, es fehlt also die definitive Analyse, die erst durch  $F_2$  und Rückkreuzungen möglich wäre. Die Resultate eines solchen Versuchs gibt die folgende Tabelle:

	Klasse II $\delta^a$	Klasse III $\delta^b$	Klasse III $\delta^c$	Klasse IV $\delta^d$
Klasse II .	$\varphi\alpha$ (1 ♀) 64 I. (3 ♂)	69 I. 54 ♂	(1 ♀) 71 I. 54 ♂	50 3 52 ♂
Klasse III .	$\varphi\beta$ 109 I.	34 ♀ 52 ♂	97 ♀ 112 ♂	142 ♀ 140 ♂
	$\varphi\gamma$ 41 I. (1 ♂)	114 ♀ (21.) 162 ♂	114 ♀ (41.) 162 ♂	68 ♀ 67 ♂

$\alpha\Omega$  und  $a\delta$ ,  $\beta\Omega$  und  $b\delta$ ,  $\gamma\Omega$  und  $c\delta$ ,  $\delta\Omega$  und  $d\delta$  sind Tiere von vier Rassen, nämlich einer undifferenzierten  $a\alpha$ , zwei schwach differenzierten  $b\beta$ ,  $c\gamma$  und einer differenzierten  $d\delta$ , die in der obigen Tabelle von WITSCHI seinen Klassen II, III, IV eingeordnet sind. In

den Kombinationen wurden immer die Eier derselben ♀♀ künstlich mit Sperma der vier Männchensorten befruchtet. Die Tabelle zeigt nach WITSCHIS Interpretation, daß das undifferenzierte ♀ mit seinesgleichen nur Intersexuelle liefert, mit schwach differenzierten Männchen  $\frac{1}{2}$  Intersexuelle,  $\frac{1}{2}$  ♂♂; mit gut differenzierten ♂♂ aber normale Geschlechter. Parallel dazu liefern die schwach differenzierten

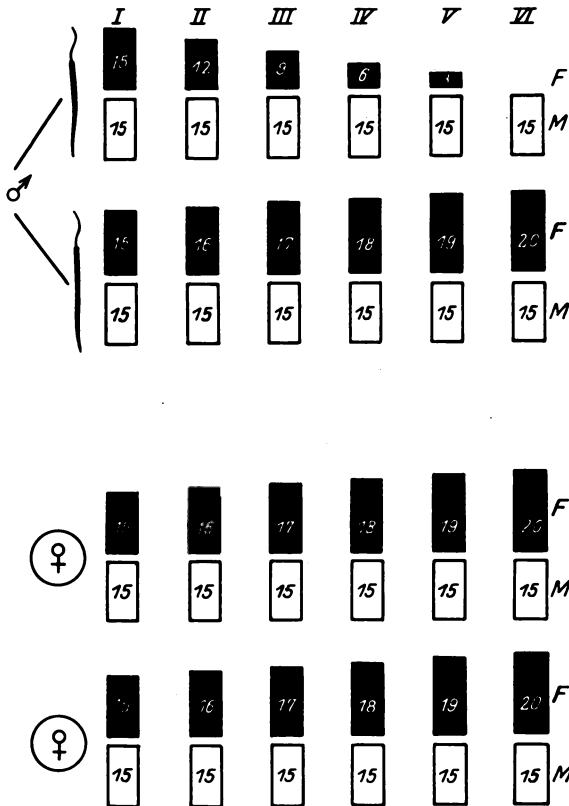


Abb. 29. Schema der Quantitätsverhältnisse der Geschlechtsfaktoren der Frösche. (Nach WITSCH.)

♀  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  mit undifferenzierten ♂ nur Intersexuelle, mit den differenzierten aber normale Geschlechter. Es muß dazu aber bemerkt werden 1. daß die Intersexuellen der Kreuzung  $\alpha \times \alpha$  bei HERTWIG als ♀ bezeichnet sind, allerdings mit besonders gestalteten Ovarien. 2. daß die Intersexuellen Weibchen mit retardierter Ovarienentwicklung einschließen und Individuen, die später zu ♂ werden. Die Kreuzungen zeigen, daß die differenzierten Männchen, d. h. die zwei Spermienarten dieser ♂, Gonochorismus bedingen (letzte Kolumne), sowohl mit differenzierten wie undifferenzierten ♀; daß schwach differenzierte ♂



zwar mit schwach differenzierten Weibchen das gleiche Resultat erzielen, mit undifferenzierten aber normale ♂ und intersexuelle ♀ (wozu aber zu bemerken ist, daß dies nicht Intersexe sind, sondern Weibchen mit retardierter Ovarienentwicklung!). Undifferenzierte ♀ ebenso wie schwach differenzierte erzeugen aber mit undifferenzierten ♂ nur intersexuelle, d. h. wieder ♀ mit retardierter Ovarientwicklung und Umwandlungsmännchen. Der Einfluß der beiden Typen von Vätern ist also klar. Daß auch die Mutter Einfluß hat, zeigen die Kreuzungen mit dem Weibchen  $\alpha$ , aber nur dann, wenn man ♀ mit retardierter Ovarientwicklung auch als Intersexuelle bezeichnet und somit dies und die Umwandlung in ♂ als das gleiche Phänomen behandelt. Dies scheint mir der schwache Punkt in WITSCHIS Ableitung zu sein.

Um Klarheit über die Sachlage zu erhalten, wird es gut sein, diese Resultate noch einmal anders zu betrachten. Wenn wir die Weibchen mit retardierter Ovarientwicklung als ♀ 1 bezeichnen, und diejenigen, die sich später in Männchen umwandeln, als ♀ I (Intersexe), und ferner, um eine Parallele mit *Lymantria* herstellen zu können, die nicht differenzierten Rassen als schwache, die differenzierten als starke und die schwach differenzierten als mittlere, so erhalten wir folgende Tabelle, in der leider die Kombinationen mit den starken ♀ nicht vorhanden sind:

	× schwache ♂	mittlere ♂	starke ♂
schwache ♀	♀ 1 + ♀ I	♀ 1 + ♂	♀ + ♂
mittlere ♀	♀ 1 + ♀ I	♀ + ♂	♀ + ♂

Dies zeigt, daß die Resultate in mehrfacher Beziehung von denen bei *dispar* verschieden sind, nämlich 1. je stärker der Vater, um so reinere Geschlechter der Kinder. 2. Je schwächer der Vater, um so mehr Intersexualität. 3. Die Besonderheit der Weibchen 1. 4. Daß die Intersexe nicht das genetische Geschlecht sind, das sich in das andere umwandelt, sondern umgekehrt. Daraus folgt in der Tat die Berechtigung von WITSCHIS erster Annahme, daß es sich hier um Hermaphroditen handelt ( $FF = MM =$  schwache Rassen), in denen allmählich ein  $F$  abgeschwächt wird (bei den stärkeren Rassen); darin läge der Übergang von Hermaphroditismus zu Gonochorismus. WITSCHIS zweite Annahme, daß mit der Abschwächung des zweiten  $F$  sich das andere verstärkt, folgt aus der ebenfalls hier sichtbaren Erhöhung der weiblichen Differenzierungsgeschwindigkeit ( $\text{♀ 1} - \text{♀}$ ) in den stärkeren Rassen. Ist WITSCHIS sehr interessante Analyse des Falls richtig, dann ist natürlich die transitorische Intersexualität etwas ganz anderes, als die von *dispar*; gemeinsam ist nur, daß beide zu derselben generalisierten, quantitativen Theorie der Geschlechtsbestimmung führen. Zweifellos muß aber die Kreuzungsanalyse noch sehr viel weiter gefördert werden, bis der Fall als in den Einzelheiten geklärt betrachtet werden kann.

Das theoretische wie auch das entwicklungsphysiologische Verständnis des Falls wird vielleicht gefördert, wenn wir versuchen, ihn uns an einem ähnlichen Kurvenschema klarzumachen, wie wir es für *L. dispar* benutzten (Abb. 30). Wir nehmen also wieder an, daß den relativen Quantitäten der *F*- und *M*-Gene die Geschwindigkeit einer geschlechtsdifferenzierenden Reaktion proportional ist, die durch die Steilheit der Kurve (ihre Erhöhung) ausgedrückt ist. Die Abszisse gibt die Entwicklungszeit, auf der drei Zeitabschnitte markiert sind, nämlich 1. der Moment der Gonadenentwicklung, an dem bei den differenzierten Rassen männliche und weibliche Entwicklung auseinander gehen. 2. Der Zeitpunkt der Metamorphose. 3. Ein etwa zwei- bis dreijähriges Fröschchen. Um die verschiedenen Differenzierungsgeschwin-

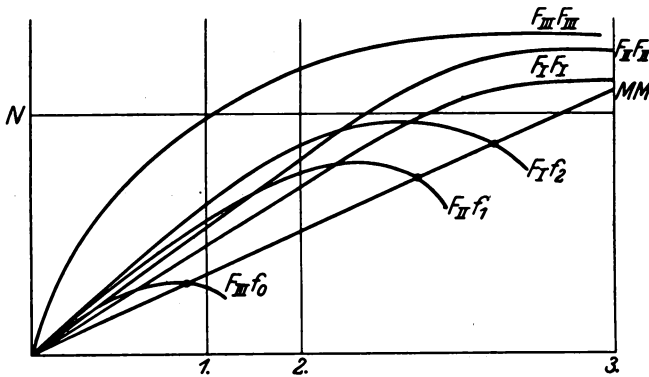


Abb. 30. Kurvendarstellung der Froschexperimente.

digkeiten des Ovars ablesen zu können, geben wir mit der Höhe der Ordinate *N* die Schwelle an, auf der beim Weibchen das Ovar aus dem jugendlichen Zustand, den HERTWIG als indifferent bezeichnete, in das eigentliche Eierstockwachstum übergeht. *MM* ist die Kurve für die Männlichkeitsfaktoren, die bei allen Rassen und beiden Geschlechtern identisch ist. Die Kurven der Weiblichkeitsfaktoren für das homogametische Weibchen sind die *FF*-Kurven. Je differenzierter die Rasse, desto höher der Wert von *F*, nämlich  $F_I - F_{III}$ . *FF* ist also die Kurve der *F*-Faktoren für die Weibchen differenzierter Rassen,  $F_I F_I$  undifferenzierter und  $F_{II} F_{II}$  schwach differenzierter. Ihre Schnittpunkte mit der Linie *N* geben dann die verschiedenen Zeitpunkte, zu denen bei diesen Rassen das Eierstockwachstum beginnt, früher bei den differenzierten, später bei den undifferenzierten Rassen. Die *Ff*-Kurven sind die Kurven der *F*-Faktoren bei den heterozygoten ♂.  $f_o, f_1, f_2$  sind wieder Quantitätsstufen des *f*-Faktors, der am höchsten ist bei den undifferenzierten Rassen. Die Schnittpunkte dieser Kurven mit der *M*-Kurve sind die Drehpunkte, von denen an die Gonade mit weiblicher Differenzierung aufhört und mit männlicher beginnt.

Die Kurven zeigen auch, daß die Bezeichnung starke und schwache Rassen hier in zwei verschiedenen reziproken Bedeutungen gebraucht werden können, nämlich für die Quantität von  $F$  und  $f$ , deren Quantitäten reziproke Werte darstellen. Aus der Kurve kann man auch die Differenz zwischen WITSCHIS und SWINGLES Auffassung ablesen, unter der Voraussetzung, daß SWINGLE, wie es scheint, der genetischen Interpretation zustimmt und nur die Entwicklungsgeschichte anders interpretiert. Die  $Ff$ -Kurven würden nach dieser Auffassung links von den Drehpunkten nicht weibliche Differenzierung induzieren, sondern nur die einer ovarähnlichen Progonade.

#### η) Die Modifikabilität.

Wir hatten bereits bei *L. dispar* aus dem Kurvenschema abgelesen, daß es möglich sein muß, innerhalb der normalen genetischen Konstitution der reinen Geschlechter, Intersexualität dadurch zu erzielen, daß durch direkte experimentelle Bewirkung, z. B. durch Temperaturwirkung bei differentem Temperaturkoeffizient der Kurven, Intersexualität erzielt werden kann, und wir hatten den positiven Erfolg solcher Versuche verzeichnet. Die obige Kurve zeigt nun, daß das gleiche hier bei den Amphibien in erhöhtem Maße möglich sein sollte. Tatsächlich liegt denn auch hier das meiste Material für nicht zygotische Umstimmung des Geschlechts vor. Die folgenden Typen sind bisher bekannt geworden: 1. Geschlechtsverschiebung bei Fröschen durch Überreife der Eier, 2. desgleichen durch Temperatureinwirkung bei *Triton*, 3. Verschiebung durch Einfluß von Gefangenschaft und Hunger, 4. Geschlechtsumstimmung durch Regeneration bei Kröten.

1. Der Einfluß ovarialer Überreife bei Fröschen wurde zuerst von PFLÜGER festgestellt, dann von der HERTWIG-Schule genauer untersucht. Es liegen mehrere Fälle vor, in denen es feststeht, daß bei starker Überreife nur ♂ entstehen, und zwar durch Umwandlung der genetischen ♀ in ♂. Das einwandfreieste Experiment, in dem alle Fehlerquellen vermieden sind, stammt von KUSCHAKEWITSCH, nämlich:

	♂	♀		Summa	Sterblichkeit
Kontrolle . . . . .	58	53	—	111	6vH
Überreife . . . . .	299	—	I	300	4vH

Ursprünglich glaubten HERTWIG und andere, dies durch gerichtete Reifeteilung bei weiblicher Heterogametie erklären zu können. Diese Erklärung wurde aber hinfällig durch Nachweis der männlichen Heterogametie; ferner durch den entwicklungsgeschichtlichen Befund (WITSCHI), daß in Überreifekulturen zuerst noch Weibchen vorhanden sind, die sich nachträglich in ♂♂ umwandeln, und schließlich hat HERTWIG (1921) gezeigt, daß bei einer indifferenten Rasse, die in einer Kontrollzucht zur Zeit der Metamorphose 100vH Weibchen lie-

ferte, Überreife ein normales Geschlechtsverhältnis hervorbrachte. Dies zeigt alles meines Erachtens, daß die Überreifewirkung einfach darin besteht, die Reaktionskurve von *MM* stark zu beschleunigen, ohne daß wir sagen können wieso. Bei einer indifferenten Rasse bedeutet das, daß die Männchen den Entwicklungstyp einer differenzierten bekommen, bei einer differenzierten aber, daß die genetischen ♀ in ♂ umgewandelt werden. Dies wäre dann also echte intersexuelle Geschlechtsumwandlung wie bei *dispar* nach Kreuzungen.

2. Die Temperaturversuche stammen hauptsächlich von WITSCHI. Sie zeigten, daß bei differenzierten Rassen unter Kälteeinwirkung (10°) der Entwicklungstyp der undifferenzierten Rassen erzielt wird. Bei hoher Temperatur (27°) verwandelten sich ♀ nach der Metamorphose in ♂, also ähnlich wie bei Überreifewirkung. Ebenso wird durch hohe Temperatur die Ausdifferenzierung der Männchen undifferenzierter Rassen beschleunigt. Auch diese Resultate lassen sich am Kurvenschema bei Annahme differenter Temperaturkoeffizienten der *M*- und *F*-Kurven ablesen.

In allen diesen Fällen ging die Geschlechtsumwandlung immer vom ♀ zum ♂, denn die Angabe eines entgegengesetzten Falles von seiten von WAGNER (1923) scheint nach WITSCHI (1924) nicht beweiskräftig zu sein. Die beiden folgenden Fälle, die an anderen Amphibiengruppen gefunden wurden, gehen aber in der umgekehrten Richtung. CHAMPY (1922) gibt an, daß durch Hungern von *Triton*-Männchen eine völlige alimentäre Kastration erzielt werden könne; und ein solches Männchen regenerierte dann zu einem Weibchen bzw. wurde in einem Stadium getötet, das eine weit vorgeschrittene Umwandlung zeigte. Eine Diskussion dieses Falles ist zunächst zwecklos, da nur ein Individuum vorliegt, von dem nicht feststeht, ob es nicht vielleicht von Haus aus ein mehr männlicher Hermaphrodit war. Man kann auch nicht umhin, anlässlich des kürzlich erschienenen Buches des gleichen Verfassers (1924), seine kritischen Fähigkeiten nicht allzu hoch einzuschätzen, da er in diesem Buch eine heutigentags schwer vorstellbare Geringschätzung und Unkenntnis der gesamten genetischen Seite des Geschlechtsproblems demonstriert. Es sei aber darauf hingewiesen, daß prinzipiell bei Tritonen, die ja keine transitorische Intersexualität zeigen, für die also das gewöhnliche Schema des *Drosophila*-Typs gilt, eine Geschlechtsumwandlung durch Regeneration bei erwachsenen Männchen durchaus möglich ist (siehe die spätere Erörterung für Vögel, die unter Umdrehung der Geschlechter auch für diesen Fall passen würde).

Der vierte Typus der Modifikation der Geschlechter war die schon oben erwähnte Geschlechtsumkehr erwachsener Krötenmännchen nach Kastration. Hier regeneriert von dem ovarähnlichen Verbindungsstück zwischen BIDDERSchem Organ und Hoden aus ein Eierstock, der

zur vollen Reife heranwächst, und auch die MÜLLERSchen Gänge entwickeln sich wie bei einem normalen Weibchen (HARMS, PONSE). Es geht also eine Umbildung von Männchen zum Weibchen, nicht umgekehrt wie bei der transitorischen Intersexualität. Nach den von GOLDSCHMIDT (1920) allgemein entwickelten Ideen ist dies etwas für den *Drosophila*-Typ zu Erwartendes. Es wurde dort ausgeführt, daß eine der Konsequenzen der Physiologie der Geschlechtsbestimmung, wie sie graphisch in dem Kurvenschema (s. S. 597, Abb. 19) wiedergegeben ist, die ist, daß auch im Normalfall bei Insekten sich die *F*- und *M*-Kurven schneiden sollten, wenn es möglich wäre, die Entwicklung über ihr normales Ende hinaus fortzuführen. Tatsächlich haben diese

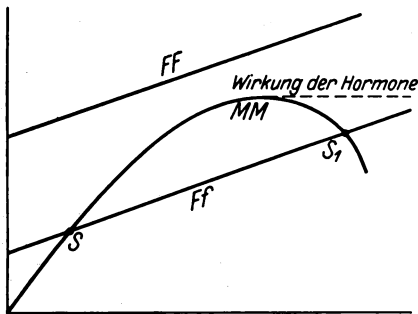


Abb. 31. Kurvenschema zu der Geschlechtsumkehr der Kröten.

Insekten nur eine kurze Lebenszeit als Imago, die außerdem nicht mehr sich weiter differenzieren kann. Deshalb tritt die theoretisch geforderte Geschlechtsumwandlung von ♀ zu ♂ nicht ein. Bei den Wirbeltieren aber, die als geschlechtsreife Tiere lange leben und weiteren Wachstums fähig sind, müßte deshalb jedes heterogamete Individuum (bei den Vögeln das ♀, sonst das ♂) früher oder später sein Geschlecht wechseln, wenn nicht die Hormonenproduktion der einmal gebildeten Gonade die Organe des anderen Geschlechts unterdrückte. Sobald aber diese Hormonenproduktion aufhört, muß Geschlechtsumwandlung eintreten, vorausgesetzt, daß die histologischen Voraussetzungen für eine Differenzierung der entgegengesetzten Gonade gegeben sind. Dies ist aber bei den Krötenmännchen der Fall, da das Ovarrudiment hinter dem BIDDERSchen Organ hier vorhanden ist (bei Kröten bestimmter Regionen wenigstens), und, wie früher ausgeführt, nicht wie bei den Fröschen unter dem Einfluß der männlichen Phase zerstört wird. Der Erfolg dieser Experimente sowie der an Vögeln, ist in der Tat ein schönes Beispiel für die Richtigkeit der Geschlechtstheorie von GOLDSCHMIDT. Es kommt aber noch etwas hinzu. Denn hier bei den Kröten haben wir ja das BIDDERSche Organ, das im Vergleich mit den Fröschen als ein dauernd gewordener Zustand der dort transitorischen Intersexualität betrachtet werden muß. Das Kurvenschema muß also dieser Besonderheit auch gerecht werden. Abb. 31 zeigt, wie dies möglich ist. Die Kurve der männlichen Reaktion *M* steigt steil an und fällt dann ab, während die der weiblichen Reaktion, nämlich *Ff* beim ♂, *FF* beim ♀, gleichmäßig ansteigt. Beim Männchen wird

nach dem Schnittpunkt  $S_1$  zwischen  $MM$  und  $Ff$  das männliche Geschlecht durch die Hormone des Hodens erhalten. Kastration nach dem Schnittpunkt bedeutet daher Geschlechtsumkehr. Sind diese beiden Kurven so wie im Bild beschaffen, dann durchläuft aber das Männchen bis zum ersten Schnittpunkt  $S$  eine weibliche Phase, die Ausbildung des BIDDERSchen Organs.

In diesem Zusammenhang sollten schließlich die interessanten Experimente von BURNS erwähnt werden, der junge Amblystomenembryonen paarweise zusammenheilte und aufzog. Die entstehenden parabiotischen Zwillinge waren zur Hälfte zwei Weibchen, zur Hälfte zwei Männchen. Da kein Grund vorliegt, anzunehmen, daß die fehlenden Kombinationen von Männchen und Weibchen durch selektive Sterblichkeit ausgefallen sind, so muß in einem Teil der Fälle das genetische Geschlecht durch die Parabiose umgestimmt worden sein. Mehr läßt sich wohl im Augenblick nicht sagen.

#### Literatur zu B. a).

- ARON, M.: Sur le conditionnement des caractères sexuels secondaires chez les batraciens urodèles. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 95. 1921.
- BURNS, R. R.: The sex of parabiotic twins in Amphibia. Journ. of exp. zool. 42. 1925.
- CHAMPY, Chr. (1): Etude expérimentale sur les différences sexuels chez les tritons. Arch. de morph. gén. et exp. 1922.
- (2): Sexualité et hormones. Paris: Doin 1924.
- CREW, F. H. E. (1): A description of certain abnormalities etc. Proc. of the roy. phys. soc. of Edinburgh 20. 1921a.
- (2): Sex reversal in frogs and toads. Journ. of genetics 11. 1916.]
- FUHRMANN, O.: L'hermaphrodisme chez Bufo vulgaris. Rev. suisse zool. 21. 1913.
- GOLDSCHMIDT, R. (1): Erblchkeitsstudien an Schmetterlingen I. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre 7. 1912.
- (2): Einführung in die Vererbungslehre. 2 Aufl. Leipzig: Engelmann 1913.
- (3): Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin: Bornträger 1920a.
- (4): Die Spermatogenese eines parthenogenetischen Frosches. Arch. f. Zellforsch. 15. 1920b.
- HARMS, W. (1): Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen. Jena: Fischer 1914.
- (2): Untersuchungen über das BIDDERSche Organ der männlichen und weiblichen Kröten. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 62. 1921a.
- (3): Dasselbe II. Ebenda 69. 1923.
- (4): Weitere Mitteilungen über die physiologische Geschlechtsumstimmung. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges. 29. 1924.
- HERTWIG, R. (1): Über den derzeitigen Stand des Sexualproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Zentralbl. 32. 1912.
- (2): Über den Einfluß der Überreife der Eier auf das Geschlechtsverhältnis von Fröschen und Schmetterlingen. Sitzungsber. d. bayr. Akad. d. Wiss. München 1921.

- KUSCHAKEWITSCH, S.: Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Festschr. R. HERTWIG. Jena 1910.
- LEVY, F.: Über die sogenannten Ureier im Froschhoden. Biol. Zentralbl. 40. 1920.
- MEISENHEIMER, J.: Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung II. Jena: G. Fischer 1912.
- NUSSBAUM, M.: Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen VI. Arch. f. mikroskop. Anat. 80. 1912.
- PONSE, K.: L'organe de BIDDER et le déterminisme des caractères sexuels secondaires du crapaud (*Bufo vulgaris* L.). Rev. suisse zool. 31. 1924.
- SCHMIDT-MARCELL, W.: Über Pseudohermaphroditismus bei *Rana esculenta*. Arch. f. mikroskop. Anat. 72. 1908.
- SWINGLE, W. W. (1): Neoteny and the sexual problem. Americ. naturalist 54. 1920.
- (2): The germ cells of *Anurans* I. Journ. of exp. zool. 32. 1921.
- (3): Is there a transformation of sex in frogs. Americ. naturalist 56. 1922.
- (4): Sex-differentiation in the bull-frog. Ebenda 59. 1925.
- TAKAHASHI, N.: Über die Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere. Mitt. d. med. Fak. d. Univ. Tokyo 22. 1919.
- WITSCHI, E. (1): Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana temporaria*. Arch. f. mikroskop. Anat. 85. 1914 a.
- (2): Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Ebenda 86. 1914 b.
- (3): Der Hermaphroditismus der Frösche und seine Bedeutung für das Geschlechtsproblem usw. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 49. 1921 a.
- (4): Development of gonads and transformation of sex in the frog. Americ. naturalist 55. 1921 b.
- (5): Vererbung und Cytologie des Geschlechts nach Untersuchungen an Fröschen. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre 29. 1922.
- (6): Über die genetische Konstitution der Froschzwitter. Biol. Zentralbl. 43. 1923 a.
- (7): Ergebnisse der neueren Arbeiten über die Geschlechtsprobleme bei Amphibien. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre 31. 1923 b.
- (8): Über bestimmt gerichtete Variation von Erbfaktoren. Studia Mendeliana Brünn 1923 c.
- (9): Über geographische Variation und Artbildung. Rev. suisse zool. 30. 1923 d.
- (10): Die Beweise für die Umwandlung weiblicher Jungfrösche usw. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech. 102. 1924.
- WAGNER, K.: Experimentelle Untersuchungen über die Umwandlung des Geschlechts beim Frosch. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. 52. 1923.

#### b) Die Fische.

Wir haben die Amphibien zuerst behandelt, da hier experimentelle Arbeiten vorliegen, die einigermaßen erlauben, die Verhältnisse zu verstehen. Das trifft aber für die Fische bisher nicht zu, so daß nur ein kurzer Hinweis darauf genügen möge, daß hier vielleicht auch eine

typische transitorische Intersexualität vorkommt. Es wird ja relativ häufig sogenannter Hermaphroditismus bei den Fischen beobachtet. In einem solchen Fall, dem von MYXINE, zeigte SCHREINER (1904), daß es sich hier um das Auftreten von Individuen handelt, die alle Übergänge zeigen können zwischen Hoden, in deren vorderem Abschnitt sich ein Ei findet, bis zu Ovarien, hinter denen sich ein kleiner Hodenabschnitt findet. Stets funktioniert aber nur einer von beiden. Den Amphibien noch ähnlicher scheinen die Verhältnisse der Petromyzonten zu sein (OKKELBERG [1921], CHAMPY [1924]). Hier scheinen alle Individuen eine Art von protandrischem Hermaphroditismus zu zeigen, und erst ziemlich spät degenerieren die Zellen des einen Geschlechts auf Kosten des anderen, wobei nach OKKELBERG das zufällige Vorhandensein einer größeren Zahl der einen Sorte das zukünftige Geschlecht entscheidet. Nach MRŠIĆ (1925) wären die Verhältnisse der Forelle sogar direkt mit denen des Frosches zu vergleichen, indem alle Gonaden sich zunächst in weiblicher Richtung differenzieren, nachher aber die Hälfte sich in Hoden umwandelt. Der gleiche Autor gibt auch an, daß durch Überreife der Eier der Prozentsatz der Individuen, die sich in Männchen umwandeln, erhöht wird. Bei den Xiphophoriden endlich scheint die Umwandlung eines Teils der jungen ♀ in ♂ ein ganz normales Phänomen zu sein. Nach ESSENBERG (1923) — und damit stimmen zahlreiche Erfahrungen der Amateurzüchter überein — kann die Umwandlung in jedem Stadium von 16 mm Größe an vor sich gehen, also auch noch beim Erwachsenen, und mag schließlich zu lauter Männchen führen (siehe auch HUXLEY [1920]). Recht ähnlich sind die Angaben, die GRASSI (1919) für den Aal macht. Einer weiteren Analyse der Verhältnisse bei Fischen darf man somit mit großem Interesse entgegensehen<sup>1)</sup>.

#### Literatur zu B. b).

- ESSENBERG, J. M.: Sex-differentiation in the viviparous Teleost *Xiphophorus*. Biol. bull. of the marine biol. laborat. 45. 1923.
- GRASSI, B.: 1919. Nuove ricerche su la storia naturale dell'anguilla. R. com. talassograf. Ital. 47.
- HUXLEY, J. S.: Note on the alternating preponderance of males and females in fish and its possible significance. Journ. of genetics 10. 1920.
- MRŠIĆ, W.: Die Spätbefruchtung und deren Einfluß auf Entwicklung und Geschlechtsbildung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech. 98. 1923.
- OKKELBERG, P.: The early history of the germ-cells in the Brook-Lamprey. Journ. of morphol. 35. 1921.
- SCHREINER, K. E.: Über das Generationsorgan von *Myxine glutinosa* L. Biol. Zentralbl. 24. 1904.

<sup>1)</sup> Anm. b. d. Korr. Während des Drucks dieser Arbeit erschienen wichtige neue Mitteilungen von HARMS und BLACHER, die nicht mehr berücksichtigt werden konnten.



### C. Intersexualität bei höheren Wirbeltieren.

Mit den höheren Wirbeltieren begeben wir uns auf schwieriges Gebiet, da hier zwei verschiedene Dinge zusammenarbeiten, nämlich die genetische Konstitution und die innere Sekretion der Gonade. Diese mit völliger Klarheit voneinander zu trennen, ist bis jetzt nicht gelungen, so daß für das Folgende im voraus bemerkt werden muß, daß neuere Ergebnisse die Betrachtungsweise ändern mögen.

#### a) Die Vögel.

Da wir hier nur von zygotischer Intersexualität reden, also einer solchen, die durch die genetischen Verhältnisse im Moment der Befruchtung bedingt ist, so ist zunächst festzustellen, ob solche Intersexualität in einwandfreier Weise überhaupt nachgewiesen ist. Meines Wissens gibt es nur die Arbeiten von RIDDLE, zum Teil auf Ergebnissen von WHITMAN fußend, in denen Anspruch darauf erhoben ist, genetische Intersexe experimentell durch Kreuzung erzeugt zu haben. RIDDLE gibt zwei solche Typen an, nämlich die Erzeugung intersexueller Weibchen und die Verursachung völliger Geschlechtsumkehr. Wir beginnen mit dem ersten.

#### α) Intersexualität.

Wir finden oft in der amerikanischen Literatur die Angabe, daß es RIDDLE gelungen sei, eine Serie von Intersexen zu erzeugen, und es scheint, daß ein Autor dies dem andern abschreibt, ohne die Originalarbeiten zu konsultieren. Die Angaben beziehen sich auf  $F_1$ -Bastarde zwischen der Turteltaube *Turtur orientalis* und der weißen Ringtaube *Streptopelia alba*. Bei diesen Bastarden schlüpfen im Frühjahr mehr Männchen, im Herbst mehr Weibchen und, wie wir unten sehen werden, glaubt RIDDLE dies auf eine Geschlechtsumwandlung zurückführen zu müssen. Alle diese Tiere sind aber morphologisch entweder reine ♂ oder ♀, und meines Wissens ist keinerlei morphologische Intersexualität an ihnen nachgewiesen, jedenfalls nicht veröffentlicht. RIDDLE nahm nun die weiblichen Bastarde, isolierte sie paarweise und beobachtete ihre Sexualinstinkte und fand dann, daß manche Weibchen sich dem anderen gegenüber wie Männchen verhielten, zu treten suchten. Die gleichen Weibchen aber benahmen sich Männchen gegenüber wie normale Weibchen. Je nach ihrer Neigung, sich in dieser Situation wie Männchen zu benehmen, bezeichnet RIDDLE die Tiere als von verschiedenem Grade von Weiblichkeit. Im einzelnen findet RIDDLE: „1. Die dunkelfarbigen Weibchen der Kreuzung *orientalis* × *alba* sind in ihrem sexuellen Benehmen männlicher als die weißgefärbten Weibchen der reziproken Kreuzung. 2. Weibchen aus früh in der Zuchtsaison gelegten Eiern benehmen sich mehr männlich als ihre spät in der Saison gebrüteten

Schwestern. So kann eine Serie verschiedener Grade von Weibchen aufgestellt werden, je nach der Brutsaison. 3. Ein Weibchen aus dem ersten Ei eines Eipaars ist in den meisten Fällen männlicher als seine Schwester aus dem zweiten Ei. In fast allen Fällen der Vereinigung zweier solcher Weibchen ist der männliche Vogel so ausgesprochen männlich, daß er in vollen 100 vH der Fälle wie ein Männchen mit seiner Schwester kopuliert.“ Durch Einspritzung von Ovarial- bzw. Hodenextrakt soll das Verhalten entsprechend abgeändert werden. Dies ist aber das soweit veröffentlichte Material, auf dem die Behauptung einer intersexuellen Serie beruht.

Ohne im geringsten die Richtigkeit der Tatsachenangaben anzweifeln zu wollen und ohne zu übersehen, daß RIDDLE diese Befunde im Gesamtrahmen der weiteren Ergebnisse interpretiert, und ohne ferner den Wert von RIDDLES physiologischen Arbeiten zu unterschätzen, bin ich nicht imstande, so viel Optimismus aufzubringen, hier einen Beweis für Intersexualität zu sehen. Bevor irgendwelche morphologischen Intersexualitätsstufen nachgewiesen worden sind, möchte ich glauben, daß die sogenannte Intersexualität der Tauben besser aus der Literatur verschwinde.

#### β) Die zygotische Geschlechtsumkehr.

Die zweite Versuchsserie von RIDDLE und WHITMAN führte zu der Annahme, daß durch Kreuzung Geschlechtsumkehr zu erzielen ist, und zwar sowohl von genetischen Weibchen in Männchen wie umgekehrt. Ganz allgemein erscheinen um so mehr Männchen, je weiter entfernt im System die Bastardeltern sind; Kreuzungen zwischen Familien ergeben nur männliche Nachkommenschaft. Aus Gattungskreuzungen erscheinen im Frühling fast nur Männchen. Wenn man die gleiche Mutter übermäßig Eier legen läßt (durch Wegnehmen der Gelege), dann erzeugen sie im Spätsommer fast nur noch Weibchen. Je älter die Vögel werden, um so früher in der Saison erscheinen die Weibchen. Das gleiche Weibchen aber würde mit einem Männchen der eigenen Art normale Geschlechtsverhältnisse ergeben. Daraus schließt RIDDLE, daß im Anfang der Saison weiblich determinierte Eier (XY) zu Männchen sich entwickeln und später männlich determinierte Eier (XX) zu Weibchen. Es sei sogleich bemerkt, daß irgendein genetischer Beweis, wie er für die Geschlechtsumwandlungstiere von *Lymantria* (GOLDSCHMIDT) und *Rana* (CREW, WITSCHI) erbracht wurde, nicht vorliegt. RIDDLE glaubt, diese Geschlechtsumwandlung aber auf andere Weise beweisen zu können. Der erste Beweis ist, daß normalerweise bei wilden Taubenarten das erste Ei männlich und das zweite weiblich ist, bekanntlich ein viel diskutiertes und immer noch nicht geklärtes Problem. RIDDLE (1925) gibt in seiner neuesten Mitteilung zu dieser Frage die folgende Tabelle publizierter Fälle:

Gruppe	Nr.	Art	Anzahl der Fälle von:	
			1. Ei = ♂, 2. Ei = ♀	umgekehrt
1	1	<i>Turtur orientalis</i> . . . . .	23	9
	2	<i>Turtur turtur</i> . . . . .	4	2
	3	<i>Zenaidura carolinensis</i> . . . . .	5	2
	4	<i>Zenaida vinaceo-rufa</i> . . . . .	5	0
	5	<i>Spilopelia suratensis</i> . . . . .	5	3
	6	<i>Phaps chalcoptera</i> . . . . .	4	0
	7	<i>Stigmatopelia senegalensis</i> . . . . .	2	0
	8	<i>Streptopelia humilis</i> . . . . .	4	1
		Summa	52	17
2	9	<i>Streptopelia risoria</i> . . . . .	38	20
	10	" <i>alba</i> . . . . .	13	6
	11	" <i>douraca</i> . . . . .	1	2
		Summa	52	28
3	12	Haustaube . . . . .	10	9

Die 1. Gruppe enthält nach RIDDLE reine Arten, die 2. solche, in denen manchmal vielleicht Bastarde vorkommen, die 3. die stark bastardierte Haustaube. Aus diesen Daten soll also geschlossen werden, daß das erste Ei von den stets gelegten zwei Eiern männlich determiniert ist, das zweite weiblich. Wenn also in den genannten Artkreuzungen beide Eier Männchen ergeben, so ist eines ein genetisches Weibchen und ebenso umgekehrt. Noch in seinen neuesten Arbeiten erklärt RIDDLE dies für eine bewiesene Tatsache. In den Tabellen kommen aber Gelege mit 2 ♂, 2 ♀ und ♂ ♀ vor.

Es kann niemand verweigert werden, aus einem Vergleich der Tabellen WHITMAN-RIDDLES für reine Arten und Bastarde zu schließen, daß in den Kreuzungen Geschlechtsumwandlung stattfand. Daß sie durch diese Daten *bewiesen* würde, kann aber kein Genetiker annehmen. WHITMAN-RIDDLE stellen übrigens an einer Stelle selbst fest, „daß sie vielleicht nicht ganz beweisend sind“, und RIDDLE glaubt wohl, daß der Beweis erst durch die Betrachtung allen Tatsachenmaterials bindend wird. Diese weiteren Beweispunkte sind nun die folgenden:

1. Die Taubeneier sind dimorph, das erste Ei ist gewöhnlich kleiner als das zweite und das kleinere Ei ist männchenbestimmend. Ebenso wie es vorkommt, daß aus beiden Eiern zwei Männchen bzw. zwei Weibchen schlüpfen, kommen auch zwei kleine bzw. große Dotter vor. Vom Frühjahr zum Sommer werden die Eier allmählich größer, parallel mit der angenommenen weiblichen Tendenz. Ebenso werden sie mit dem Alter des Vogels und mit übermäßiger Legetätigkeit größer, parallel mit dem Ansteigen der weiblichen Tendenz.

2. Die Neigung der Eier, sich nicht zu entwickeln, nimmt zu, bzw. anders ausgedrückt, ihre Entwicklungsenergie nimmt ab mit der an-

steigenden Größe der Eier, also sowohl vom ersten zum zweiten Ei wie vom Anfang zum Ende der Saison.

3. Parallel zu der vorigen Serie geht eine kürzere Lebensdauer der Vögel aus größeren Eiern.

4. Eine weitere parallele Serie bietet die Speicherung von Reservematerial. Das erste Ei hat weniger, das zweite mehr, und im Verlauf der Saison steigert sich seine Menge parallel der zunehmenden Weiblichkeit. RIDDLE scheint dies übrigens für den entscheidenden Punkt für die Geschlechtstheorie zu halten, indem er das Stoffwechsellniveau für das Entscheidende bei der Geschlechtsdifferenzierung hält. Warum dann das Ei mit mehr Reservestoffen, das deshalb weiblich ist, bei Befruchtung mit dem Spermia einer anderen Gattung sich männlich entwickelt, wie behauptet wird, wird nicht erklärt. Dies ist übrigens nur einer der logischen Widersprüche.

5. Eine weitere Parallele betrifft den Wassergehalt, der wenigstens meistens bei den frühen Eiern höher ist als bei den späteren. Höheren Wassergehalt identifiziert RIDDLE mit erhöhtem Stoffwechsel, der männchenbestimmend ist. Der innere Widerspruch ist wie bei Nr. 4 und wird wohl kaum durch die anschließende Behauptung aus dem Weg geräumt, daß die Kreuzung den Stoffwechsel erhöht.

6. Die Männchen sind normalerweise schwerer als die Weibchen. Mit steigender Weiblichkeit (nach den gemachten Annahmen) werden auch die Männchen mehr weiblich im Gewicht und ebenso umgekehrt.

7. Die siebente Parallele betrifft die bereits charakterisierte sogenannte Intersexualität.

8. Bei Injektionen von Ovarial- und Hodenextrakten sterben mehr Männchen bei den ersteren und Weibchen bei den letzteren.

9. Es wurde die Verbrennungswärme der Dotter bestimmt. Diese steigt wieder genau mit der Serie von Männlichkeit zu Weiblichkeit, was also ein anderer Ausdruck für Punkt 4 und 5 ist.

10. Normalerweise fehlt den Vögeln der rechte Eierstock. Er fand sich besonders häufig anwesend in Vögeln des Herbstes, aus überarbeiteten (sexuell) Zuchten und aus zweiten Eiern, die also alle am meisten weiblich sein sollen; das Vorhandensein dieses Ovars wäre also ein Ausdruck verschiedener Weiblichkeit. Wozu zu bemerken ist, daß wir jetzt wissen, daß gerade das rechte Ovar sich besonders leicht in einen Hoden umwandelt.

Daraus nun schließt RIDDLE noch 1924, wie in den früheren Arbeiten, „daß es praktisch sicher ist, daß das Geschlecht zahlreicher Tauben im frühesten Stadium, d. h. Gametenstadium, im Eistadium umgewandelt wurde“. Diese Schlußfolgerung hat bisher bei den Genetikern wenig Anklang gefunden, und wir müssen uns bei aller Wertschätzung des interessanten Tatsachenmaterials und der Fülle mühsamer Arbeit, dem anschließen. Denn 1. fehlt bis jetzt der genetische

Beweis; 2. steht die Grundvoraussetzung, daß das erste Ei genetisch männlich, das zweite weiblich ist, auf schwachen Füßen; 3. steht sie für die Kreuzungen in Widerspruch mit den Angaben und Theorien über den Stoffwechsel und wird nur durch eine *Petitio principii* (Stoffwechselerhöhung bei Kreuzung) gerettet; 4. ist auch das Tatsachenmaterial der Kreuzungen nicht genügend beweisend; 5. beruht einer der Beweispunkte Nr. 7 auf einer mehr als gewaltsamen Deutung, und 6. ist ein weiterer (Nr. 10) nach den neuesten Entdeckungen eher das Gegenteil beweisend. So können wir eine zygotische Geschlechtsumwandlung bei den Tauben nicht als bewiesen betrachten, bevor Resultate vorliegen, die sie wirklich demonstrieren.

γ) *Indirekte Schlüsse.*

Wir wiesen schon darauf hin, daß wir hier nicht Intersexualitätserscheinungen behandeln wollen, die rein hormonischer Natur sind. Aber einige der hierher gehörenden Tatsachen scheinen uns doch auch auf die genetische Situation Licht zu werfen. Die meisten Forscher, die sich mit Sexualhormonen beschäftigen, vernachlässigen vollständig die genetische Seite des Problems, die ihnen sichtlich ganz unbekannt ist. Dies macht den theoretischen Teil solcher Untersuchungen meist wertlos. Denn ein Verständnis ist nur zu erzielen, wenn der Anteil des Genetischen und der späteren Modifikabilität durch Hormone oder sonstiges klar abgegrenzt ist. Daß bei den Vögeln eine enge Beziehung zwischen sekundären Geschlechtscharakteren und Gonadenhormonen besteht, ist wohl bekannt. (Ich verweise auf die Arbeiten von GOODALE, PÉZARD, ZAWADOWSKY, MORGAN usw.; neue Zusammenfassungen bei LIPSCHÜTZ, CHAMPY und STROHL.) Das Zusammenspiel mit der genetischen Geschlechtsbestimmung ist aber noch nicht restlos geklärt, wenn man auch jetzt bereits sagen kann, daß die Experimentatoren meist den Anteil der Hormone sehr überschätzten, während schon aus der Tatsache, daß echter Gynandromorphismus bei Vögeln vorkommt (nicht zu verwechseln mit dem, was PÉZARD so nennt und gar nichts damit zu tun hat), die überragende Bedeutung der genetischen Seite des Problems folgt. GOLDSCHMIDT hat daher bereits 1920 eine Darstellung der Situation bei Vögeln gegeben, die sich nach den neuesten Ergebnissen wohl als richtig erweist. Diese Ergebnisse sind die folgenden.

In der Klärung des relativen Anteils der genetischen Konstitution und der Hormonenwirkung ist meines Erachtens FINLAY (1925) am weitesten gekommen. Er findet: Es gibt bei Hühnern eine ganze Anzahl primärer Unterschiede zwischen den Geschlechtern, die rein genetisch verursacht sind, hauptsächlich Größe, Sporenbildung, Ausbildung des Ovidukts bei der Henne, Stimme. Diese primären genetischen Geschlechtsunterschiede können durch Hormonenwirkung nicht völlig

unterdrückt, wohl aber modifiziert werden. Außerdem gibt es andere sekundäre Geschlechtscharaktere, die weitgehend von den Hormonen abhängig sind. Kastraten beider Geschlechter sind in diesen Eigenschaften, nämlich Gefieder und Kopfschmuck, neutral. Ist ein Hoden vorhanden, dann entwickeln sich in beiden Geschlechtern diese Charaktere rein männlich, ebenso umgekehrt, wenn ein Ovar vorhanden ist. Sind beide Geschlechtsdrüsen im gleichen Individuum vorhanden, so neutralisieren sie sich nicht. Der Hoden bedingt dann in jedem Fall einen Hahnenkamm, das Ovar verhindert das Gefieder, völlig männlich zu werden. Im Gegensatz dazu werden die genannten primären Charaktere bei Maskulinisierung bzw. Feminisierung nur leicht modifiziert. „Mit anderen Worten, hier gibt es eine bestimmte Sexualität des Soma.“ Die Bildung der Gonade ist natürlich von der genetischen Konstitution bedingt; deren Wirkung aber erstreckt sich nur auf die Embryonalperiode. Später entstehende Geschlechtsstränge sind immer männlich, auch wenn sie im Ovar entstehen. Was die Ausführgänge betrifft, so erhalten sich in beiden Geschlechtern die WOLFFschen Gänge und werden beim Männchen unter Hormoneneinfluß zu den *Vasa deferentia*, dementsprechend vergrößern sie sich auch bei maskulinisierten Weibchen. Ebenso wird die volle Entwicklung der MÜLLERSchen Gänge durch das Eierstockhormon bedingt. Die Anwesenheit eines Hodens verhindert dies aber nicht<sup>1)</sup>.

Die weitere Klärung dieser Situation kommt von den Fällen der Geschlechtsumwandlung, die bei Vögeln beobachtet sind. CREW fand als erster eine Henne, die, nachdem sie längere Zeit als Henne funktioniert hatte, sich in einen funktionsfähigen Hahn umwandelte, und zwar im Gefolge eines Ovarialtumors. Ein ganz analoger Fall bei Tauben wurde von RIDDLE analysiert. Durch Experimente von ZAWADOWSKY und vor allem BÉNOIT und FINLAY sind wir nun gut über diesen Fall orientiert. Wird jungen Hennern der Eierstock entfernt (bekanntlich ist nur der linke wohlentwickelt), so beginnt der rudimentäre rechte Eierstock zu einem Hoden zu regenerieren. Ist aber schon differenziertes Ovarialgewebe (der Determinationspunkt) vorhanden, so wächst dies zu einem Eierstock aus und nur das neue Regenerat wird zum Hoden (FINLAY). Ist eine Möglichkeit der Regeneration vom linken Ovar aus vorhanden, so entsteht ebenfalls ein Hoden, und wenn noch Ovarialgewebe vorhanden ist, ein Ovotestis (FINLAY, RIDDLE, CREW). Damit ist es auch klar, daß die vielen Fälle von Hermaphroditen oder Intersexen, die bei Hühnern beschrieben sind (siehe PEARL und BORING), Umwandlungsstadien von Weibchen in Männchen sind, worin alle genannten Autoren übereinstimmen. Noch eine wichtige Tatsache kommt

<sup>1)</sup> Versuche von MINOURA, die Rolle der Hormone in der embryonalen Differenzierung aufzuzeigen, konnten von GREENWOOD nicht bestätigt werden.

hinzu. Nach FINLAY können gelegentlich auch junge Ovarien, die in Männchen transplantiert werden, Hoden regenerieren.

Natürlich gehört diese Geschlechtsumwandlung in das Gebiet der Intersexualität, aber sie ist ja nicht genetisch. Trotzdem ist sie auch für das genetische Problem entscheidend, da die Umwandlung meines Erachtens auf Grund der genetischen Situation erfolgt. GOLDSCHMIDT hat dies, bevor die genannten Tatsachen bekannt waren, so ausgedrückt (1920, S. 106): „Bei den Vögeln ist die genetische Situation ebenso wie bei den Insekten. Jede Zelle enthält von Beginn der Befruchtung an die beiden Geschlechtsenzyme, die innerhalb jeder Zelle die Produktion der Hormone<sup>1)</sup> der sexuellen Differenzierung ihrer Quantität proportional beschleunigen. Aber es besteht ein prinzipieller Unterschied zwischen Schmetterlingen und Vögeln. Das Insekt beendet seine Entwicklung mit einer einmaligen kurzen Geschlechtsperiode und stirbt dann, der Vogel aber erreicht langsam die sexuelle Reife und behält sie dann für Jahre. Wäre nun alles bei Vögeln und Insekten in Bezug auf die Geschlechtsbestimmung gleich, so müßte jeder Vogel (soll heißen ♀) im Laufe seines Lebens sein Geschlecht wechseln, bzw. intersexuell werden, nämlich im Moment, in dem die Kurve der langsamen Reaktion des anderen Geschlechts die der schnelleren Reaktion schneidet. Dies aber wird dadurch verhindert, daß die Geschlechtsdrüse hemmende Hormone produziert. Sobald ihre Produktion aufhört, tritt Intersexualität ein, soweit es die Physiologie der Differenzierungsprozesse noch gestattet.“ CREW, einer der wenigen Experimentatoren auf diesem Gebiet, der genetisch denkt und die genetische Literatur beherrscht, schloß sich diesem Gedankengang an zur Erklärung seines Falles. RIDDLE dagegen, der auch hier eine Erklärung durch Erhöhung des Stoffwechsels vorzieht, meint, daß die Erklärung von GOLDSCHMIDT und CREW vollständig versage bei Geschlechtsumkehr im Gametenstadium in beiden Richtungen, die er ja glaubt bewiesen zu haben. Er bemerkt dabei gar nicht, daß die Theorie genau für diesen Fall bei *Lymantria*, also zygotische Intersexualität, entwickelt ist, und die Anwendung auf vorliegenden Fall gerade eine Konsequenz dessen ist, was er für damit unvereinbar hält. So bleibt als Einwand nur der mystische Satz übrig, den er zufügt: „It (nämlich die Theorie) fails in still other cases.“

Wir können somit die ganze Situation wie früher in einem einfachen Kurvenschema darstellen (das auch CREW bereits benutzte) (Abb. 32). Wir haben für den weiblichen Vogel, genau wie bei *Lymantria*, die *FF*- und *Mm*-Kurven in der gleichen Anordnung. Die Kurven müssen sich nach bestimmter Zeit schneiden, was beim Insekt

---

<sup>1)</sup> Hormone hier = Determinationsstoffe, nicht zu verwechseln mit den Gonadenhormonen.

erst nach Schluß der Entwicklung im Normalfall eintreten würde, beim Vogel nach Schluß der Embryonalperiode. Der weibliche Vogel ist daher von diesem Zeitpunkt an in der männlichen Phase. Das Ovarialhormon hindert jedoch, daß sie sich auswirkt. Wird dieses Hormon durch Kastration, Involution, Krankheit entfernt, so findet jeder

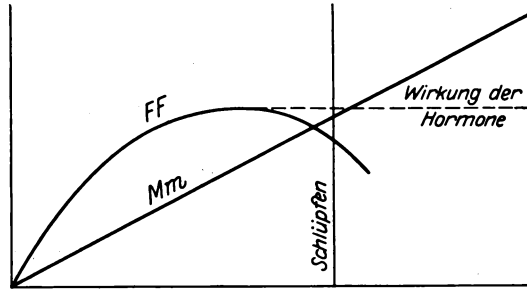


Abb. 32. Kurvenschema zum Verständnis der Beziehungen zwischen genetischer Konstitution und Hormonenwirkung bei Vögeln.

weitere Differenzierungsprozeß, der eintritt, z. B. Gonadenregeneration bzw. Neuwucherung, als männliche Differenzierung statt, soweit nicht das betreffende Gewebe schon seinen definitiven Determinierungspunkt (im Sinne der Entwicklungsmechanik) überschritten hat. In letzter Linie ist also diese Umwandlung nebst eventuellen Zwischenstufen auch eine zygotische Intersexualität nach Aufhebung einer sie verhindernden Hemmung.

#### Literatur.

- BÉNOIT, J.: Transformation expérimentale du sexe etc. Cpt. rend hebdom. des séances de l'acad. des sciences. 177. 1923.  
 CHAMPY, Ch.: Sexualité et hormones. Paris: Doin 1924.  
 CREW, F. A. E.: Studies in intersexuality II. Proc. of the roy. soc. of London, B. 95. 1923.  
 FELL, H. B.: Histological studies on the gonads of the fowl. Brit. journ. of exp. biol. 1. 1923.  
 FINLAY, C. F.: Studies on sex-differentiation in fowls. Ebenda 2. 1925.  
 GOLDSCHMIDT, R.: Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin: Bornträger 1920.  
 GREENWOOD, A. W.: Gonad grafts in the fowl. Brit. journ. of exp. biol. 2. 1925.  
 LIPSCHÜTZ, A.: The internal secretions of the sex glands. Baltimore: William and Wilkins 1924.  
 MINOURA, T.: A study of testis and ovary grafts on the hen's egg and their effects on the embryo. Journ. of exp. zool. 33. 1921.  
 PEARL, R. and BORING, A.: Hermaphrodite birds. Ebenda 25. 1918,  
 RIDDLE, O. (1): The determination of sex and its experimental control. Bull. of the Amer. acad. of med. 15. 1914.  
 — (2): Sex control and known correlations in pigeons. Americ. naturalist 50. 1916.



- RIDDLE, O. (3): Control of the sex-ratio. Journ. of Washington acad. science. 7. 1917.  
 — (4): Sex in the right and left sides of the birds body. Proc. of the Americ. phil. soc. 63. 1924.  
 — (5): A case of complete sex reversal in the adult pigeon. Americ. naturalist 58. 1924.  
 — (6): The comment on sex in pigeons contained in GEROULD'S paper on butterflies. Ebenda 59. 1925.  
 — (7): On the sexuality of the right ovary of birds. Anat. record 30. 1925.  
 STROHL, J.: Les Sécrétions internes. Rev. gén. Sciences 1921.  
 WHITMAN, C. O.: Posthumous works; ed. by OSCAR RIDDLE. Carnegie inst.-publ. 257. 1919.

### b) Die Säugetiere.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß bei Säugetieren echte zygotische Intersexualität vorkommt. Ebenso sicher ist, daß enge Beziehungen zwischen den sekundären Geschlechtscharakteren und den von den Gonaden produzierten Hormonen bestehen, ferner, daß bei den Säugetieren der Mechanismus der Geschlechtsverteilung dem *Drosophila*-Typus folgt. Es besteht also wie bei den Vögeln zunächst die Aufgabe, das Gebiet des Genetischen und des Hormonischen zu trennen. Das ist wiederum nicht ganz leicht, da bei der Mehrzahl der Untersuchungen auf diesem Gebiet das Genetische unberücksichtigt bleibt.

Für unser Problem der zygotischen sexuellen Zwischenstufen kommt die ganze ungeheure Literatur über Kastrations- und Transplantationsversuche nur ganz indirekt in Betracht. Nämlich nur insofern eine Möglichkeit besteht, daß zygotische Zwischenstufen auf dem Umweg über eine Hormonenwirkung erzeugt werden. Denn wir wissen durch die Versuche von MORGAN und PUNNETT an den Sebright-Bantamhühnern, daß es mendelnde Erbfaktoren gibt, die einen spezifischen Typ von Hormonenproduktion der Gonade bedingen. Natürlich muß zuerst eine Gonade da sein, um Hormone zu produzieren, und so ist natürlich jede Produktion von Gonadenhormonen auch genetisch bedingt. Der Unterschied zwischen den durchsichtigen Verhältnissen der Insekten und den abgeänderten der Wirbeltiere ist ja der (wie GOLDSCHMIDT schon 1916 klarlegte), daß dort die genetischen Faktoren direkt alle geschlechtlichen Differenzierungen verursachen, hier aber noch eine Zwischenstation hinzukommt, die Hormonenproduktion. Unter diesen Umständen wäre es natürlich möglich, daß zygotische Zwischenstufen auf einem besonderen Erbfaktor beruhen, der unabhängig vom Geschlechtsbestimmungsmechanismus die Hormonenproduktion beeinflußt.

Aus den bekannten Maskulinisierungs- und Feminisierungsexperimenten geht zwar die Bedeutung der Gonadenhormone für die spezifische Sexualisierung von Soma und Psyche hervor, sie haben aber

bisher noch nicht abzugrenzen vermocht, wie dies mit der zygotischen Festlegung des Geschlechts zusammenarbeitet. Immerhin seien die Versuche erwähnt, jede Intersexualität bei Säugetieren, auch die sicherlich primär zygotisch verursachte, auf dem Umweg über Gonadenhormone zu erklären. Dieser am konsequentesten von LIPSCHÜTZ (1924) vertretene Standpunkt basiert auf den Experimenten über sogenannten experimentellen Hermaphroditismus (eine meines Erachtens unglückliche Bezeichnung). Es werden Säugetieren Gonaden des anderen Geschlechts in die eigene Gonade hineintransplantiert (STEINACH, SAND, LIPSCHÜTZ, MOORE). In diesem Fall zeigten die Individuen einige der äußeren sekundären Geschlechtscharaktere beider Geschlechter (Penis und Milchproduktion) und wechselten im psychischen Verhalten ab zwischen männlichem und weiblichem Benehmen (Literatur bei LIPSCHÜTZ [1924]). LIPSCHÜTZ schließt daraus, daß alle intersexuellen Säugtiere durch das Vorhandensein (gleichzeitig oder konsekutiv) beider Hormonenarten bedingt sind. Für zygotische Intersexualität würde das (unausgesprochen) bedeuten, daß die genetische Situation irgendwie zur Produktion beider Hormonenarten führt. Dieser Auffassung wäre die gegenüberzustellen, daß Geschlecht wie Intersexualität zygotischer Natur (im Gegensatz zu nur hormonischer Intersexualität durch Eingriff an Individuen eines Geschlechts) durch die genetische Situation im Augenblick der Befruchtung bedingt sind, wobei die spätere Hormonproduktion als eine weitere entwicklungsphysiologische Bedingung in beschränktem Maßstab hinzukommen kann, genau wie die Thyreoidea-hormone noch zu den genetischen Wachstumsfaktoren hinzukommen. Betrachten wir somit das vorliegende Material und beginnen mit dem klarsten Fall hormonischer Intersexualität, der indirekt auf unser Problem Licht wirft.

*α) Die hormonische Intersexualität der Zwicke.*

Bekanntlich haben KELLER u. TANDLER und LILLIE unabhängig voneinander den Fall der Zwicke geklärt. Es handelt sich darum, daß bei Rinderzwillingen, die verschiedenen Geschlechtes sind, das Männchen normal, das Weibchen aber intersexuell ist. Beide Autoren stellen fest, daß dies deshalb und nur dann eintritt, wenn in frühen Embryonalstadien eine Blutgefäßanastomose zwischen den Zwillingen ausgebildet wird, so daß das gleiche Blut durch beide fließt. Da die männliche Gonade früher differenziert ist, so ist anzunehmen, daß ihre Hormone zuerst erzeugt werden und die Geschlechtsdifferenzierung der genetischen Schwester in männliche Bahnen zwingen, so daß ein Individuum entsteht, das die Entwicklung mit weiblicher Differenzierung begonnen und mit männlicher vollendet hat, also ein intersexuelles Weibchen. Im einzelnen schwanken die intersexuellen Mischungen beträchtlich. Die Gonade kann alle Stufen zwischen einem

Ovar und einem unterentwickelten Hoden zeigen, der sogar mit Spermio-genese beginnt. Die MÜLLERSchen Gänge bilden sich parallel dazu zurück und die WOLFFSchen Derivate entwickeln sich. Die äußeren Genitalien sind mehr weiblich, manchmal mit penisartiger Vergrößerung der Clitoris und die Brustdrüsen erscheinen weiblich. Was den Rahmen der Variation im Vergleich zu den reinen Geschlechtern betrifft, so macht LILLIE (1923)<sup>1)</sup> die folgende wichtige Feststellung: Wenn man sich eine Serie von Stufen der Geschlechter vorstellt, etwa von 1—20, wobei 1—3 das reine Weibchen und 18—20 das reine Männchen darstellt, dann werden die bekannten Zwicken in die Stufen 8 bis maximal 15 fallen. Dies ist nun wichtig für die rein hormonale Theorie. LILLIE (1923, S. 71) drückt die Schlußfolgerung so aus (ganz ähnlich auch von KELLER [1922] gezogen): „Die großen und wichtigen Fortschritte, die das Studium der Geschlechtshormone in den letzten Jahren erreicht hat, haben manche Autoren zu einem extremen Standpunkt in bezug auf die Bedeutung der Hormone für den Organismus geführt. LIPSCHÜTZ (1919, S. 390) ist am weitesten gegangen in seiner Theorie, daß das embryonale Soma primär asexuell ist und daß die Geschlechtscharaktere ihm erst sekundär aufgeprägt werden durch die Differenzierung einer männlichen oder weiblichen ‚Pubertätsdrüse‘. Bei der Erörterung dieser Behauptung kommt es natürlich auf klare Begriffsbestimmungen an. Es ist nicht ganz klar, ob sie die zygotische Geschlechtsdeterminierung als gegeben voraussetzt. Ist dem so, dann bezieht sie sich nur auf die Geschlechtsdifferenzierung. Die primäre Differenzierung, die ja selbst eine Klärung verlangt, würde daher wohl die der falsch bezeichneten ‚Pubertätsdrüse‘ sein. Das ist aber nachweislich nicht der Fall (LILLIE und BASCOM [1922]). Wenn es außerdem keinen anderen Faktor für die Determinierung der Geschlechtsdifferenzierung von Embryonalanlagen gäbe, als das spezifische Geschlechtshormon, wäre es schwer zu verstehen, warum die Zwicke, die nur männliche Hormone erhält, nicht vollständig männlich wird. Es ist klar, daß das männliche Hormon im weiblichen Soma Widerstand findet; außerdem ist dieser Widerstand nicht der von schon differenzierten Teilen<sup>2)</sup>, denn das Hormon tritt über vor der geschlechtlichen Differenzierung; es ist vielmehr ein konstitutioneller Widerstand des genetischen Geschlechts. Die Phänomene können nur verstanden werden unter der Annahme, daß die zygotischen geschlechtsbestimmenden Faktoren bei Säugetieren genau so wie bei Insekten auch die geschlechtsdifferenzierenden Faktoren sind. Diese Faktoren werden verstärkt, sehr früh beim Säugermännchen durch die Hodenhormone, relativ spät aber beim Weibchen.“

<sup>1)</sup> Hier auch die gesamte Literatur, deren Einzelheiten für das uns hier beschäftigende Problem nicht in Betracht kommen.

<sup>2)</sup> Siehe dazu die Bemerkung am Schluß. R. G.

Ich stimme dieser Schlußfolgerung LILLIES vollkommen zu, die wohl ein jeder mit der genetischen Seite des Problems Vertraute ziehen muß. Ich möchte dem noch zufügen, daß die Entwicklungsmechanik uns lehrt, daß die definitive Determinierung einer embryonalen Zellgruppe, z. B. einer Extremitätenknospe, lange vor ihrer sichtbaren Differenzierung stattfinden kann, so daß weiterhin die Möglichkeit besteht, gewisse Erscheinungen des Widerstandes gegen die männlichen Hormone auf bereits stattgehabte Determinierung zurückzuführen, was die vorhergehenden Schlußfolgerungen noch konkreter machen würde.

β) *Gynandromorphismus.*

Für die Trennung des zygotischen und des hormonalen Anteils an der Geschlechtsdifferenzierung der Säugetiere wäre es von großem Interesse, zu wissen, ob echter Gynandromorphismus vorkommt. Denn Gynandromorphismus ist ja ausschließlich genetisch durch abnorme Verteilung der Geschlechtschromosomen bedingt. Tritt also Gynandromorphismus (meist bilateraler) ein, trotzdem die gleichen Hormone durch das Individuum kreisen, so zeigt dies die entscheidende Bedeutung der genetischen Beschaffenheit. Bei Vögeln gibt es nun mit Sicherheit Gynandromorphe (Fälle von BOND, POLL, MACKLIN) in Übereinstimmung mit den übrigen Resultaten, die die überragende Bedeutung der zygotischen Situation zeigen. Auf Grund der Ergebnisse an der Zwicke sollte man glauben, daß es auch bei Säugern Gynandromorphe geben könne, wobei allerdings zu erwarten wäre, daß die weibliche Körperhälfte intersexuell sei; es sei denn, daß im Gegensatz zur Zwicke die weibliche Hälfte auch zur Hormonenproduktion kommt. Dann wäre es möglich, daß bei Anwesenheit beider genetischen Beschaffenheiten und beider Hormonensorten jede nur mit dem ihr gleichsinnigen Soma reagiert. Meines Wissens ist aber ein einwandfreier Gynandromorphismus beim Säugetier nicht nachgewiesen, wenn es auch einige Fälle gibt, die so gedeutet werden könnten (sogar ein Fall beim Menschen von MACKLIN [1923] erwähnt). Wir werden aber später sehen, daß eine Bilateralität des Sexualapparates allein auch Intersexualität sein kann. Ein echter Gynandromorph (falls er bilateral ist) muß in seinem ganzen Körper im großen Ganzen sexuell gehälftet sein.

Mehr der Kuriosität halber sei hier nochmals erwähnt, daß PÉZARD glaubt, experimentell Gynandromorphe von Vögeln erzielt zu haben, indem er maskulinisierten Hennen eine Körperhälfte rasierte. Die neu regenerierenden Federn waren männlich, während die alten noch weiblich waren, ein an sich sehr schönes Experiment. CHAMPY meint, daß damit der Gynandromorphismus seine Erklärung gefunden habe! Man sollte doch wohl verlangen können, daß Autoren, die die hormonale Seite des Problems bearbeiten und, wie PÉZARD, in vorzüglicher Weise bearbeiten, wenigstens so viel von den genetischen Resultaten wissen,

daß sie solche elementaren Fehler der Interpretation vermeiden, die dazu führen müssen, daß an Stelle der mühsam erreichten Ordnung heillose Verwirrung entsteht.

γ) *Die zygotische Intersexualität der Ziegen.*

Die sichersten Fälle zygotischer Intersexualität bei Säugetieren kennen wir von den Ziegen. Denn hier ist es allgemein bekannt, daß es Böcke gibt, die regelmäßig Intersexe erzeugen und daß speziell die Toggenburger Ziegen zu dieser erblichen Intersexualität neigen. Ich selbst habe auf den weltabgeschiedenen Ryukyuinseln eine solche Ziege gesehen, deren Vater ein eingeführter Toggenburger Bock war, und in den Nachkriegsjahren, als es in Deutschland überall Ziegen gab, konnte man wohl in jeder Herde solche „Zwitter“ finden. Es gibt auch Fälle (z. B. bei PRANGE [1925]), in denen der gleiche Bock gelegentlich auch intersexuelle Zwillinge erzeugte, während die Mutter mit einem normalen Bock nur normale Junge gab. So kann an der Erblichkeit, also zygotischen Beschaffenheit, dieser Intersexe kein Zweifel sein, und ebenso ist es — genaue genetische Analysen fehlen — wahrscheinlich, daß es eine genetische Beschaffenheit des Vaters ist, die die Intersexe bedingt.

Mehr oder weniger vollständige Beschreibungen dieser Intersexe finden sich in den Arbeiten von DAVIES, CREW (1925), KREDIET, PRANGE, STEINACH. Sie zeigen eine ziemlich große Variabilität in den Mischungen männlicher und weiblicher Charaktere. Als ein häufiger Typus sei Fall I von PRANGE illustriert (Abb. 33). Äußerlich unterscheiden sich die Tiere von gleichaltrigen Weibchen durch eine hypertrophische Klitoris, männlichen Geschlechtstrieb, gedrungenen Körperbau, unterentwickelte Milchdrüse und männliche Behaarung. Innerlich finden sich unentwickelte Hoden mit Nebenhoden, Vas deferens und Samenblasen. Dazu ein rudimentärer Uterus bicornis, nebst Vagina, die in die Urethra mündet, auf die ein Sinus urogenitalis mit weiblichem Orificium folgt. Von KREDIET sind aber außer ähnlichen Typen auch Fälle beschrieben, in denen in einem sonst weiblichen Genitale sich ein Ovotestis fand. In einem Fall fand er sogar bei Kastration einen Ovotestis, und als er nach wenigen Monaten auch die andere Gonade entfernte, war dies ein Ovotestis, in dem der Hodenteil degenerierte. Er meint, daß dies Tier später sicher zu einem richtigen Weibchen geworden wäre. Auch PRANGE ist der Ansicht, daß es sich in seinen Fällen um intersexuelle Männchen handele, also ursprünglich, d. h. gametisch männliche Tiere, die im Begriff stehen, sich in Weibchen umzuwandeln. Er überträgt die Interpretation der *Lymantria*-Intersexe direkt auf diese Formen und macht konsequenterweise für die verschiedenen Stufen die zeitliche Lage des Drehpunktes verantwortlich. CREW allerdings faßt die Formen als weibliche Intersexe

auf (näheres bei dem Abschnitt Schweinezwitter). GOLDSCHMIDT (1920) hat bereits bei der Diskussion der menschlichen Zwitter darauf hingewiesen, wie schwer es ist, ohne entwicklungsgeschichtliches Material zu entscheiden, ob ein gegebenes Intersex ein stark intersexuelles Männchen oder ein schwach intersexuelles Weibchen ist.

In Anbetracht der großen Lückenhaftigkeit der Kenntnisse kann man vor der Hand nur sagen, daß es hier sicher zygotische Intersexe gibt, so daß zweifellos, genau wie bei Insekten, Intersexualität wie

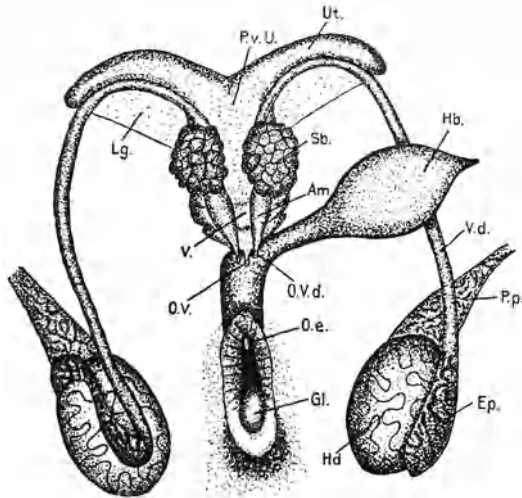


Abb. 33. Intersexuelles Genitale einer Ziege. *Hd* Hoden; *Ep* Epididymis; *V.d.* vas deferens; *Hb* Harnblase; *Ut* Uterus; *P.v.U.* Portio vag. ut; *Sb* Samenblase; *Am* Ampulle; *V* Vagina; *O.V.* Orificium vaginae; *Lg* Ligamentum; *Gl* Glans; *O.e.* Orificium externum; *P.p.* Plexis pampiniformis; *O.V.d.* Orificium vasis deferentis. (Nach PRANGE.)

das Geschlecht zygotisch determiniert wird. Wie weit diese Determinierung eine direkte ist oder eine indirekte auf dem Umweg über eine Determinierung der Hormonenproduktion, kann nicht sicher entschieden werden, wenn nun auch die Wage nach der Seite der direkten Determinierung, wie sonst bei zygotischer Intersexualität, auszuslagen scheint (siehe auch die Diskussion im folgenden Abschnitt).

#### δ) Zygotische Intersexualität der Schweine.

Auch für die Schweine steht fest, daß der so häufig beschriebene „Hermaphroditismus“ zygotischer Natur ist, und wahrscheinlich zygotische Intersexualität darstellt. Beweisende Daten dafür gibt hauptsächlich BAKER. Er berichtet, daß auf den Neuen Hebriden diese Intersexe sehr häufig seien, und da die Eingeborenen sie für gewisse religiöse Zeremonien benutzen, züchten sie sie. Auf einer Insel züchten sie von Säuen, die schon Intersexe geboren haben, mit Ebern, die

solche erzeugt hatten. Auf andern Inseln werden nur die Säue als verantwortlich betrachtet. Eine Untersuchung in England zeigte dann, daß auch hier die Intersexualität erblich ist, und zwar immer auf den gleichen Eber zurückgeht. Es ist aber bemerkenswert, daß ein solcher Eber nicht mit jeder Sau Intersexe erzeugt; wenn es aber der Fall ist, dann wiederholt es sich in jedem Wurf. Es dürfte also, wie bei *Lymantria*, ein genetischer Zustand beider Geschlechter verantwortlich sein.

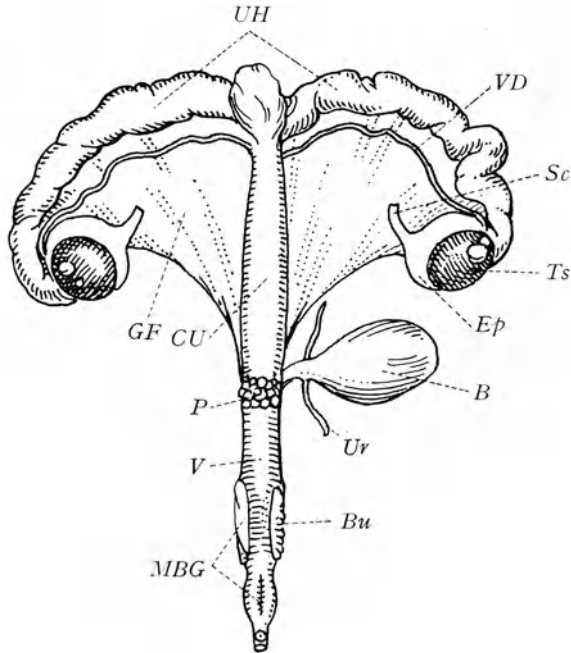
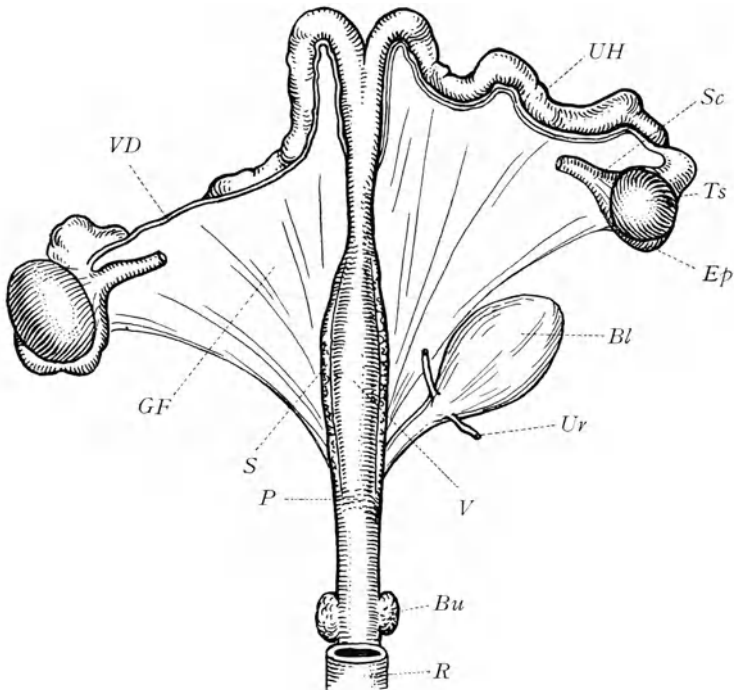


Abb. 34. Genitalien eines intersexuellen Schweines. UH Uterushörner; VD *vas deferens*; Ts Hoden; Sc Samenstrang; Ep Nebenhoden; B Blase; Ur Ureter; Bu Bulbourethraldrüsen; MBG Orificium; V Vagina; P Prostata; CU Corpus Uteri; GF ligamentum. (Nach CREW.)

Anatomisch sind diese (von PICK, CREW [1924] und BAKER) untersuchten Zwitter, wie es scheint, mehr oder minder den Ziegenzwittern ähnlich. CREW teilt die Formen in zwei Hauptgruppen ein, von denen die erste Hoden besitzt, die zweite aber Ovotestis. Die erste Klasse besaß also paarige Hoden ohne richtigen Descensus, gleichzeitig die Derivate von MÜLLERSchen und WOLFFSchen Gängen in verschiedener Mischung und äußere Genitalien variierend vom normalen Weibchen bis zu einem unvollkommenen Männchen. Drei solcher Typen sind in Abb. 34—36 abgebildet. Die zweite Gruppe ist der ersten in jeder Beziehung ähnlich, außer daß beide Geschlechtsdrüsen anwesend sind, und zwar links Ovar, rechts Hoden — oder links Ovar, rechts Ovo-

testis — oder beiderseits Ovotestis, stets mit dem Ovarteil vorn (Abb. 37 bis 39). CREW gibt für diese Fälle eine sehr interessante Theorie, die die Folgerungen aus der Theorie der Intersexualität bei Insekten mit den hormonalen Verhältnissen der Säugetiere zu kombinieren sucht.

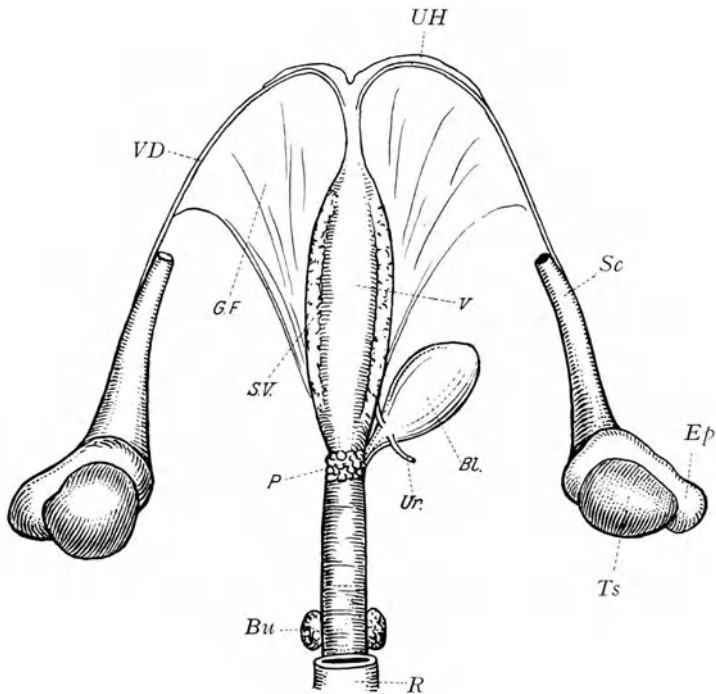
Er nimmt also die wohlbekanntenen Verhältnisse der relativen Quantitäten der *F*- und *M*-Faktoren an, die das Geschlecht entscheiden. In einer bestimmten Entwicklungszeit fällt diese Entscheidung. Zu



dieser Zeit sind beim Säugetier vorhanden: indifferente Gonaden, MÜLLERSche und WOLFFSche Gänge, undifferenzierte äußere Genitalien. Daraus differenzieren sich dann die definitiven Verhältnisse in der einen oder anderen Richtung. Diese Differenzierungen haben bestimmte zeitliche Beziehungen, nämlich zuerst die Gonade, dann die äußeren Genitalien, dann die Ausführgänge. Für ihre vollständige Entwicklung sind aber die Gonadenhormone nötig, und zwar reagieren die Entwicklungsvorgänge auf den hormonalen Reiz erst von einer bestimmten Höhe ab, die zu verschiedener Zeit erreicht werden kann. Für die 1. Gruppe (nur Hoden) ergibt sich daraus folgende Erklärung. Alle hier gefundenen Typen sind verschiedene Stufen eines Vorganges, bei dem ein Zeitfaktor eine Rolle spielt. Es wird also angenommen, daß



es sich um genetische Männchen handelt, die intersexuell werden. Weiter wird angenommen, daß auf frühen Entwicklungsstadien die Gonadenhormone die Weiterentwicklung der andersgeschlechtlichen



Teile verhindern, die sich sonst ruhig weiter entwickeln würden. Für die männliche Entwicklung werden nun drei sich überschneidende Phasen angenommen (abgesehen von der Gonade), nämlich 1. die

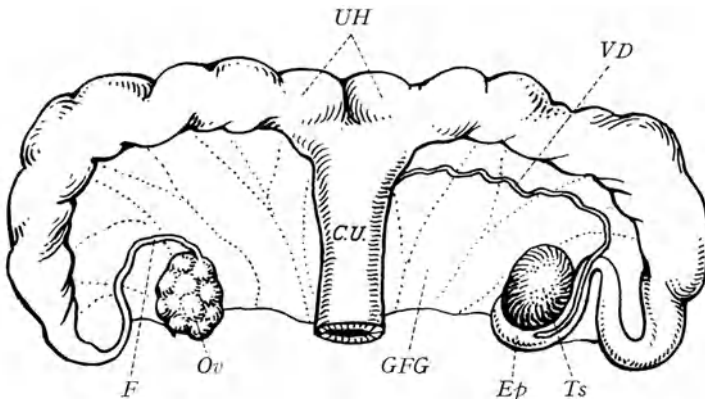


Abb. 37. Wie vorhergehende. *Ov* Ovar; *F* Tube. (Nach CREW.)

Bildung der äußeren Genitalien, 2. die Atrophie der MÜLLERSchen Gänge, 3. die Weiterdifferenzierung der WOLFFSchen Gänge. Der Einfachheit halber wird für alle drei der gleiche Minimalreiz durch die männlichen Hormone angenommen. Und schließlich wird angenommen,

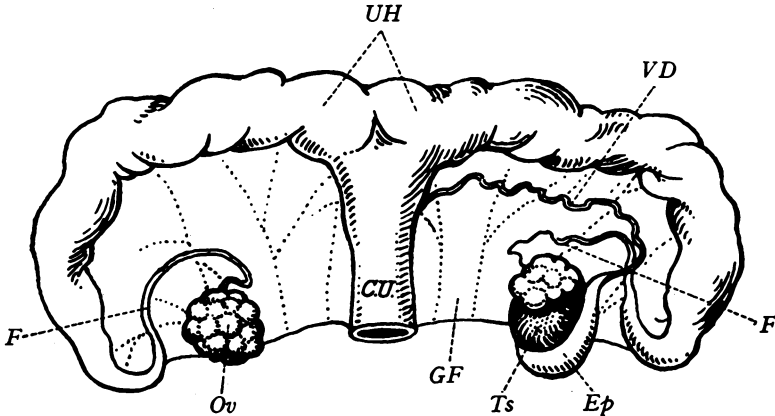


Abb. 38. Wie vorige, aber links Ovar; rechts Ovotestis. (Nach CREW.)

daß ein Organ, das bis zu einem gewissen Punkt sich ohne den spezifischen Hormonenreiz entwickelt hat, auf diesen nicht mehr reagiert. (Das ist also der Determinationspunkt der Entwicklungsmechaniker, der uns schon öfters begegnete.) Dann läßt sich die Gesamtsituation

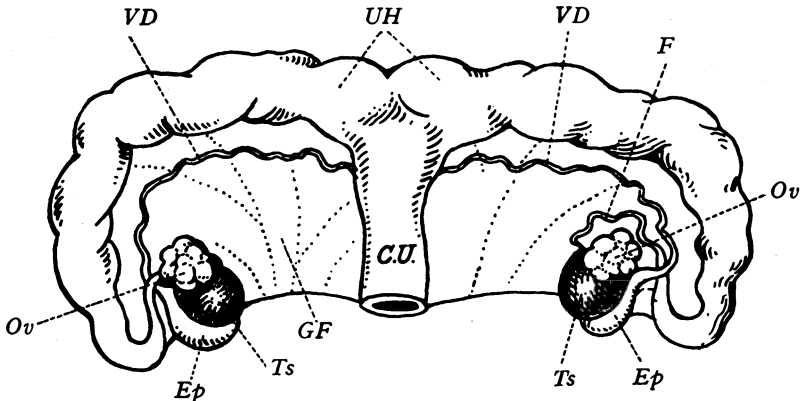


Abb. 39. Wie vorige, aber beiderseits Ovotestis. (Nach CREW.)

in dem Kurvenschema Abb. 40 darstellen. Die Kurve *A* bezieht sich auf ein normales Männchen (frühzeitiges Eintreten des minimalen Wirkungsquantums der Hormone). *B—E* sind die verschiedenen intersexuellen Formen, deren Typ ohne weiteres aus den Kurven abzulesen ist; das letzte *E* stellt die ausgewachsene Embryonalform dar, in der das minimale Wirkungsquantum nie erreicht wird. Diese Erklärung von

CREW macht also die genetisch bedingte relative Geschwindigkeit der Hormonenproduktion für die Intersexualität verantwortlich und ist dadurch interessant, daß sie in einfacher Weise die an *Lymantria* gewonnenen Vorstellungen auf Fälle mit hormonaler Kontrolle überträgt.

Was nun den zweiten Typ betrifft (mit beiderlei Gonaden), so muß er im Prinzip ähnlich erklärt werden, da ja außer den Gonaden alles identisch ist, und diese Individuen in den gleichen Würfen wie die anderen vorkommen. Für diesen Fall wird daher weiterhin angenommen, daß die anwesenden Geschlechtsfaktoren schnell arbeitende

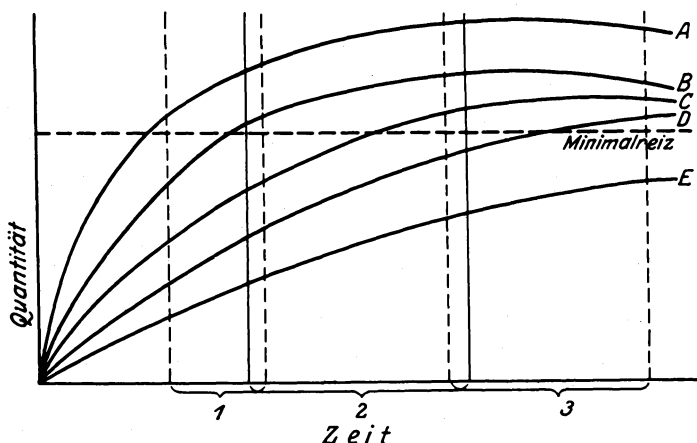


Abb. 40. Kurvenschema zur Erklärung der Intersexualität beim Schwein. Erklärung im Text. (Nach CREW.)

weibliche und langsam arbeitende männliche Faktoren waren. Ferner, daß die Differenzierung der Gonaden erst links, dann rechts, und ferner von vorn nach hinten erfolgt. In diesem Fall werden also zuerst die schnellen weiblichen Gene ein Ovar erzeugen, und später die langsameren männlichen Gene in der genannten Ordnung einen Hoden. Es werden also hier, genau wie bei *Lymantria*, Kurven mit verschiedenem Schnittpunkt angenommen, also ein Drehpunkt. Diese Idee ist in den Kurven (Abb. 41) wiedergegeben (nach CREW).

CREW selbst ist sich darüber klar, daß diese Interpretation nur eine vorläufige ist, und daß eine definitive nur aus experimentellem wie genetischem Material kommen kann. BAKER stimmt denn auch nicht mit CREW überein und neigt dazu, die Intersexe als genetische Weibchen anzusprechen. Dies brauchte allerdings an der Theorie prinzipiell nichts zu ändern, da ja männliche und weibliche Intersexe auf der gleichen Basis erklärt werden. Als bedeutsam für eine Theorie sei schließlich sein Befund erwähnt, daß die Intersexe ungefähr  $\frac{1}{8}$  der Individuen ihrer Würfe darstellen. Es wäre also möglich, daß sie nicht, wie bei *Lymantria*, durch abnorme Genquantitäten bedingt

werden, sondern durch einen rezessiven Modifikationsfaktor (analog *Drosophila simulans*). Hier ist zweifellos also noch viel Arbeit zu leisten, wenn auch aus dem bisher vorliegenden Material schon so

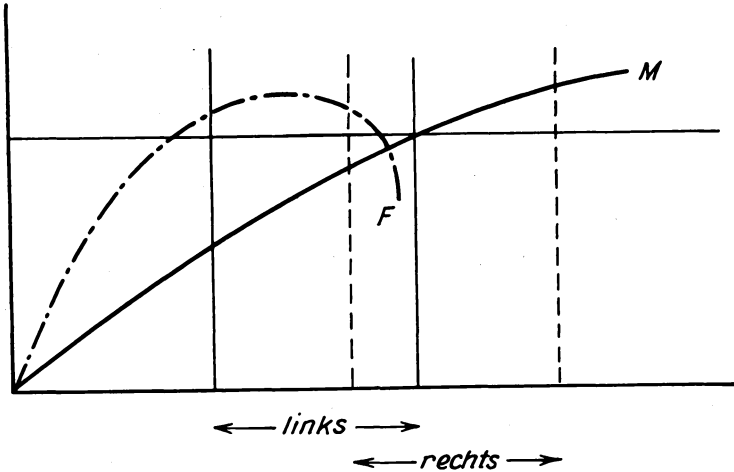


Abb. 41. Kurve zur Erklärung des Ovotestistyp der Intersexualität beim Schwein. (Nach CREW.)

viel geschlossen werden kann, daß im Prinzip die Verhältnisse der Säugetiere nicht anders sein werden, als die der Insekten, natürlich unter Zufügung der Wirkung der Gonadenhormone.

#### e) Die schildpattfarbigen Katzen.

Die dreifarbigigen, sogenannten schildpattfarbigen Katzen sind stets weiblich; die zugehörigen Kater aber sind gelb. Als ganz seltene Ausnahmen treten aber auch schildpattfarbige Kater auf, die mit Ausnahme eines Falles immer steril waren. Für die Genetik der Farbvererbung dieses Falles gibt es eine Reihe verschiedener Formeln (WRIGHT, WHITING, DONCASTER, LITTLE<sup>1)</sup>). In jedem Fall wird aber damit gerechnet, daß schildpatt nur auftreten kann, wenn zwei Chromosomen vorhanden sind, in denen der betreffende Faktor heterozygot liegt. Das Auftreten gelegentlicher Männchen und ihre Sterilität hat verschiedene Erklärungsversuche hervorgerufen, die nicht hierher gehören. Darunter findet sich aber auch die Hypothese, daß diese Kater genetische Weibchen seien, die durch Intersexualität in Männchen umgewandelt seien, zuerst von WRIGHT (1918) ausgesprochen. Neuerdings hat sich BONNEVIE (1925) für diese Interpretation eingesetzt. Sie fand nämlich eine weibliche sterile schildpattfarbige Katze, und die Untersuchung des Genitales zeigte einen Zustand, der als Stehenbleiben auf einem embryonalen Entwicklungszustand gedeutet werden konnte oder als Beginn einer intersexuellen Umwandlung. Sie greift einesteils auf

<sup>1)</sup> Literatur bei BONNEVIE.

die Annahme von WRIGHT zurück, daß die Schildpattfarbe sowohl einen geschlechtsgebundenen als auch einen autosomalen Faktor zur Grundlage habe, sodann auf die moderne Theorie der Geschlechtsbestimmung durch eine quantitative Relation zwischen Männlichkeits- und Weiblichkeitsfaktoren (die sie irrtümlicherweise BRIDGES zuschreibt, der sie ja nur für *Drosophila* bestätigte) und meint, daß für die Schildpattfärbung vielleicht eine ähnliche „balance“ existiere wie für die Geschlechtsfaktoren. Nicht nur diese Interpretation wie überhaupt die Annahme der weiblichen Konstitution der Schildpattkater ist aber bis jetzt noch nicht bewiesen<sup>1)</sup>.

### ζ) Zygotische Intersexualität beim Menschen.

Bekanntlich gibt es beim Menschen zahlreiche Fälle von Hermaphroditismus und sogenanntem Pseudohermaphroditismus, die in ihren morphologischen Einzelheiten genau mit denen anderer Säugetiere übereinstimmen. So wurden sie denn auch von GOLDSCHMIDT (1916, 1920) dem Begriff der Intersexualität eingeordnet und als solche diskutiert. Außerdem wurde darauf hingewiesen, daß diese Intersexualität wahrscheinlich eine zygotische ist. Wir brauchen hier auf das kasuistische Material nicht einzugehen, das gegenüber dem der Schweine und Ziegen nichts Neues bietet und können wegen seiner entwicklungsphysiologischen Interpretation auf die oben wiedergegebene Hypothese von CREW verweisen, die auch diese Fälle bis jetzt am besten deckt (Literatur bei LIPSCHÜTZ [1924]). Dagegen verdient die vermutete zygotische Natur dieser Intersexe, die ja für Ziegen und Schweine erwiesen ist, eine Erwähnung.

In NEUGEBAUERS bekanntem Sammelwerk werden eine große Zahl von Fällen beschrieben, in denen sogenannter Pseudohermaphroditismus mehrfach in den gleichen Familien vorkam. Von diesem Material ist allerdings (s. GOLDSCHMIDT 1920) alles auf Hypospadie Bezügliche zunächst abzuziehen, da es sicher auch Hypospadie gibt, die nichts mit Intersexualität zu tun hat. DIEFFENBACH (1912) hat einen weiteren Fall beschrieben, so daß wohl kaum zu zweifeln ist, daß auch beim Menschen eine zygotische Intersexualität vorkommt, die der der Schweine und Ziegen entspricht und ebenso zu analysieren ist.

Von GOLDSCHMIDT (1916) wurde versucht, auch die echte Homosexualität (Typus inversus von WOLFF, Homosexualität mit physischen Zeichen der Intersexualität) als Intersexualität aufzufassen und zu erklären. WOLFF (1922) hat ein großes Material familiär vorkommender echter Homosexualität gesammelt und kommt zum Schluß, daß sie als echte zygotische Intersexualität aufgefaßt werden muß, die er nach GOLDSCHMIDTS Prinzipien zu erklären sucht. Daß auf diesem Gebiete besondere Vorsicht geboten ist, braucht kaum versichert zu werden.

<sup>1)</sup> Während der Korrektur dieser Arbeit erschien eine Mitteilung von TJEJES und WRIEDT (J. of Gen. 17. 1926), die nicht für BONNEVIES Lösung spricht.

**Literatur.**

- \* enthält Literaturlisten der nur indirekt hierher gehörigen Arbeiten, besonders derer über die hormonale und morphologische Seite.
- BAKER, J. R.: On sex-intergrade pigs: their anatomy, genetics and developmental physiology. *Brit. Journ. of exp. biol.* **2**. 1925.
- BISSONNETTE, Th. H.: The development of the reproductive ducts and canals in the free-martin with comparison of the normal. *Americ. Journ. of anat.* **33**. 1924.
- BOND, C. J.: On a case of unilateral development etc. *Journ. of genetics* **3**. 1913.
- \*BONNEVIE, Chr.: Intersexualität bei schildpattfarbigen Katzen. *W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen* **106**. 1925.
- \*CHAMPY, Ch.: *Sexualité et hormones*. Paris: Doin 1924.
- CREW, F. A. E. (1): Studies in intersexuality I. *Proc. of the roy soc. of London (A. u. B.)* **95**. 1923.
- (2): Hermaphroditism in the pig. *Journ. of obstetr. a. gynecol. of the Brit. Empire.* **31**. 1923.
- DAVIES, C. J.: Caprine free-martins. *Veterin. Journ.* **20**. 1913.
- DIFFENBACH, H.: *Familiärer Hermaphroditismus*. Dissertation. Berlin 1912.
- DONCASTER, L.: The tortoise shell tom-cat. A suggestion. *Journ. of genetics* **9**. 1920.
- GOLDSCHMIDT, R. (1): Die biologischen Grundlagen der konträren Sexualität und des Hermaphroditismus beim Menschen. *Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol.* **12**. 1916.
- (2): Intersexuality and the endocrine aspect of sex. *Endocrinology* **7**. 1917.
- (3): *Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung*. Berlin: Bornträger 1920.
- KELLER, K.: Über somatische Geschlechtsmerkmale beim Rinderfetus. *Wiener tierärztl. Monatsschr.* **7**. 1920.
- KREDIET, G.: Ovariotestis bei Ziegen. *Biol. Zentralbl.* **41**. 1921.
- \*LILLIE, F. R.: Supplementary notes on twins in cattle. *Biol. bull. of the marine biol. laborat.* **44**. 1923.
- \*LIPSCHÜTZ, A.: *The internal secretions of the sex-glands*. Baltimore: Williams & Wilkins 1924.
- MACKLIN, M. Th.: A description of material from a gynandromorph fowl. *Journ. of exp. zool.* **38**. 1923.
- MORGAN, Th. H.: The genetic and the operative evidence relating to secondary sex-characters. *Carnegie inst. publ.* 285.
- PÉZARD, Ch. R. SAND et CARIDROIT: Le gynandromorphisme biparti expérimental. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* **89**. 1923.
- \*PICK, L.: Über den wahren Hermaphroditismus der Menschen. *Arch. f. mikroskop. Anat.* **84**. 1914.
- POLL, H.: Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. *Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin* 1909.
- \*PRANGE, F.: Vier Fälle von zygotischer Intersexualität bei der Hausziege. *Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol.* **40**. 1923.
- PUNNETT and BAILEY: Genetic studies in poultry. *Journ. of genetics* **4**. 1921.
- STEINACH, E.: Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen usw. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **144**. 1912.
- WOLFF, K.: Beitrag zur Kenntnis der Genetik einer menschlichen Intersexualitätsstufe. *Inaug.-Dissertation Berlin (Med. Fak.)* 1922.
- WRIGHT, J.: Color inheritance in mammals X. *Journ. of heredity* **9**. 1918.

### BB. Intersexualität ohne gametische Zweigeschlechtlichkeit.

Bei allen bisher betrachteten Fällen tritt die zygotische Intersexualität innerhalb eines normalen Geschlechtsbestimmungsmechanismus auf, also bei genetischen Männchen oder Weibchen. Aber schon bei den Amphibien sahen wir, daß eine genetische Situation denkbar ist, in der männliche und weibliche Gene so gegeneinander ausbalanciert sind, daß von einem genetischen Geschlecht nicht mehr gesprochen werden kann. Solche Formen mögen dann, sei es durch Außenfaktoren, sei es durch besondere zygotische Verhältnisse, zur Annahme des einen oder anderen Geschlechts oder beider hintereinander gebracht werden. Nur in letzterem Falle könnte man von Intersexualität sprechen. Es scheint mir aber besser, solche Fälle zunächst für sich zu behandeln, und, wie ich es 1920 tat, sie als konsekutive Monoecie zu beschreiben. Ich verweise also auf den betreffenden Abschnitt meines Buches, um so mehr, als sich seit jener Darstellung meines Wissens nichts geändert hat. Hier sei auch auf die nahe verwandte Intersexualität von *Bonellia* hingewiesen (BALTZER), die aber nicht zygotischer Natur ist, wenn ihr natürlich auch ein zygotisches Element zugrunde liegen muß, genau wie bei der Geschlechtsumwandlung der Vögel. (Tatsachen bei F. BALTZER: Mitt. zool. Stat. Neapel 1914, 1925; theoretische Diskussion ebenda, und GOLDSCHMIDT, Geschlechtssbuch und Biol. Zentralbl. 1926.

### III. Triploide Intersexualität.

Die Bezeichnung triploide Intersexe stammt von BRIDGES (1921) und bezieht sich auf intersexuelle Individuen, die bei triploider ( $3N$ ) Chromosomenkonstitution getrenntgeschlechtlicher Tiere auftreten. Wir fügen zu, daß es sich dabei nur um fast triploide Zahlen handelt, so daß man besser von subtriploid spräche; doch soll die bequeme Bezeichnung beibehalten werden. Im Tierreiche sind bisher drei Arten bekannt, wie triploide Individuen erzeugt werden können. 1. Es entstehen durch Zufall nicht reduzierte, diploide Gameten, die bei Befruchtung mit einem normalen haploiden Gameten triploide Individuen ergeben. Dies ist der Fall bei den Triploiden von *Drosophila*. 2. Bei Spezieskreuzungen von Schmetterlingen bilden nach den bekannten Entdeckungen FEDERLEYS die  $F_1$ -♂ (die Weibchen sind meist steril) Gameten, in denen die Chromosomenkonjugation ganz oder teilweise unterbleibt, so daß diploide oder fast diploide Spermien entstehen, die mit einem normalen haploiden Ei triploide Rückkreuzungsbastarde liefern. Hierher gehören alle Fälle von Schmetterlingen. 3. Bei Formen mit diploider Parthenogenese mag gelegentlich ein solches diploides Ei doch befruchtet werden, so daß triploide Eier entstehen. Es bestand der Verdacht, daß dies die Entstehungsweise der *Daphnia*-Intersexe sei. Nun ist es SEILER gelungen, durch Befruchtung diploider parthenogeneti-

scher Psychideneier mit Spermien einer nicht parthenogenetischen Rasse Triploide zu erzeugen, so daß wohl nun auch der Fall der Daphnien mit Sicherheit dieser Gruppe eingereiht werden kann. Bei allen drei genannten Typen von Triploidie erscheint auch Intersexualität. —

#### A. Historisches.

Das, was heute triploide Intersexualität heißt, wurde zuerst von STANDFUSS (1908) entdeckt. Er fand bei der Rückkreuzung des Speziesbastards *Saturnia pyri*  $\times$  *pavonia* (die Nachtpfauenaugen) mit der Elternform neben normalen Männchen sexuell abnorme Weibchen (alle außer einem), die als Gynandromorphe bezeichnet wurden. Nach dem Erscheinen der Arbeiten von FEDERLEY und GOLDSCHMIDT kam STANDFUSS (1914) wieder auf den Fall zurück. Er erkannte jetzt im Anschluß an FEDERLEY, daß es sich um triploide Rückkreuzungsbastarde handelt und im Anschluß an GOLDSCHMIDTS Theorie der Geschlechtsbestimmung, daß hier durch die Triploidie eine quantitative Verschiebung zwischen den *F*- und *M*-Faktoren bedingt ist, die die Intersexualität (damals Gynandromorphismus genannt) hervorruft. 1916 beschrieb HARRISON ähnliche Intersexe bei analogen Rückkreuzungen von *Biston*-Arten, warf sie aber mit den *F*<sub>1</sub>-Intersexen zusammen und kam so zu keinem richtigen Verständnis; 1914 lehnte er ausdrücklich die Interpretation von STANDFUSS ab. Etwa gleichzeitig mit den genannten Untersuchungen wurden auch die Intersexe bei *Daphnia* bekannt. KUTTNER (1909) hatte sie gut beschrieben, dann wurden sie von BANTA (1916) wieder gefunden und viele Generationen verfolgt und DE LA VAULX (1921) gab die beste morphologische Beschreibung. Keiner dieser Autoren vermochte aber eine befriedigende Erklärung zu geben. Das Interesse der Genetiker wurde aber erst richtig auf diese Probleme gelenkt, als BRIDGES (1921) bei *Drosophila* die triploiden Intersexe fand und (1922 ff.) eine genetische Interpretation gab, die in der Hauptsache die gleiche ist, wie die von STANDFUSS, also ebenfalls von der quantitativen Theorie GOLDSCHMIDTS Gebrauch machte. In späteren Arbeiten wurde die Theorie weiter entwickelt. 1922 veröffentlicht dann MEISENHEIMER seine Resultate von Artkreuzungen bei *Biston*-Arten, wo genau analog dem STANDFUSSschen Fall Intersexe erzeugt werden, und gab 1924 vor allem eine genaue morphologische Beschreibung, sah aber von jeder Interpretation ab. GOLDSCHMIDT und PARISER (1923), die die STANDFUSSschen Kreuzungen wiederholten und cytologisch die Triploidie nachgewiesen hatten, reklamierten daher auch MEISENHEIMERS Fall für die triploide Intersexualität und GOLDSCHMIDT führte dies 1925 näher aus. Die letzte Entdeckung ist SEILERS Erzeugung triploider Intersexe durch Kreuzung parthenogenetischer und bisexueller Psychidenrassen<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Anm. bei der Korrektur. Kürzlich hat auch LENZ die STANDFUSSschen Kreuzungen mit gleichem Ergebnis wiederholt.



**B. Die triploiden Intersexe bei Speziesbastarden von Schmetterlingen.**

## a) Saturniden.

Wir beginnen mit dem zuerst bekannt gewordenen Fall der *Saturnia*-Bastarde, die also bei Rückkreuzung der  $F_1$  *pyri*  $\times$  *pavonia* mit den Elternformen entstehen. Die Fruchtbarkeit der  $F_1$ - $\delta$  ist eine sehr geringe, so daß nur ganz wenige Nachkommen erzeugt werden. In zahllosen Versuchen erzielte STANDFUSS im ganzen 42  $\delta$ , 37 Intersexe und 1  $\Omega$ ; GOLDSCHMIDT und PARISER aus Tausenden von Eiern nur 5  $\delta$ , 2 Intersexe. Dies zeigt immerhin, daß die Geschlechtsproportion gewahrt ist, daß die Männchen normal und die Weibchen intersexuell sind. Aus der Beschreibung von STANDFUSS (dessen Stücke seitdem von GOLDSCHMIDT nachuntersucht wurden) geht hervor, daß es sich im großen und ganzen um wirkliche Intersexe handelt. Stets war ein mehr oder weniger rudimentärer weiblicher Geschlechtsapparat vorhanden. Dazu kamen aber männliche Beimischungen im Kopulationsapparat und mehr oder minder intermediäre Fühler. Die Flügel-färbung ist ebenfalls mehr oder minder gemischt, häufig aber auch mosaikartig. Viele Individuen zeigen aber auch in den Fühlern Mosaikbildungen männlichen und weiblichen Charakters. Wir werden später sehen, daß aller Wahrscheinlichkeit nach tatsächlich eine Kombination von Intersexualität und Gynandromorphismus vorliegt. Die Chromosomenverhältnisse wurden von GOLDSCHMIDT und PARISER untersucht. Es zeigte sich, daß *pyri* haploid 30, *pavonia* 29 Chromosomen besitzt. Die Spermatogenese des Bastards verläuft so, wie es nach FEDERLEY zu erwarten ist. Es kommt keine richtige Konjugation zustande, und so treten beide Garnituren in die Reifeteilung ein. Hier finden sich aber anstatt der diploiden Zahl von 59 deren 45—48; es haben also wohl einige Chromosomen, wie bei FEDERLEY, konjugiert. Da nur unendlich wenige Spermien befruchtungsfähig sind, so könnte man allerdings annehmen, daß dies nur die ganz seltenen und daher nicht beobachteten ganz oder fast diploiden Spermien sind. Die Rückkreuzungsmännchen enthielten wieder ungefähr 45 Chromosomen in den Reifeteilungen, also bivalente + univalente zusammen, was, da die Mutter sicher 29 lieferte, unter der wahrscheinlichen Annahme (nach FEDERLEY), daß sie alle konjugierten, eine Gesamtzahl von 74 univalenten Chromosomen gibt, also statt triploid 88. Es besteht aber die Möglichkeit, daß auch trivalente Gruppen gebildet werden (wie bei *Datura* nach BELLING), so daß doch vielleicht die triploide Zahl einigermaßen erreicht ist. Sicher ist jedenfalls, daß die Rückkreuzungstiere, entsprechend der STANDFUSSschen Erwartung, triploid oder subtriploid sind.

Wenn die Triploidie (siehe später zusammenfassend) die Erklärung für die Intersexualität gibt, so weisen diese Chromosomenverhältnisse darauf hin, wie die von der *Lymantria*-Intersexualität abweichenden

Mosaikbildungen zu erklären sind. Von pflanzlichen Triploiden ist bereits das unregelmäßige Verhalten der Chromosomen in ihrer Nachkommenschaft bekannt. Es liegt nahe, anzunehmen, daß bei der Entwicklung eines solchen subtriploiden Intersexen auch abnorme Chromosomenverteilungen in den Zellteilungen vorkommen, also das, wovon wir heute durch MORGAN und BRIDGES wissen, daß es den echten Gynandromorphismus hervorrufen kann. So haben denn GOLDSCHMIDT und PARISER darauf hingewiesen (ferner GOLDSCHMIDT 1925), daß sich hier vielleicht mit Intersexualität noch Gynandromorphismus zu einem verwirrenden Bild kombinieren kann.

#### b) Bistoniden.

Die Bistoniden haben sich wegen größerer Fruchtbarkeit der  $F_1$ -♂ als besseres Material erwiesen, allerdings zu ganz parallelen Resultaten geführt. Wir können von den Befunden von HARRISON absehen, da MEISENHEIMER eine viel gründlichere Beschreibung des Falles geben konnte. Die Kreuzungsergebnisse sind:

1.	<i>pomonarius</i> ♀	× $F_1$ ( <i>pom.</i> ♀ × <i>hirt.</i> ♂) ♂	3 ♀ Int.	6 ♂
2.	„	× $F_1$ reziprok ♂	3 ♀ Int.	5 ♂
3.	<i>hirtarius</i> ♀	× $F_1$ ( <i>pom.</i> ♀ × <i>hirt.</i> ♂) ♂	42 ♀ Int.	129 ♂
4.	„	× $F_1$ reziprok ♂	8 ♀ Int.	19 ♂
5.	$F_1$ ( <i>pom.</i> ♀	× <i>hirt.</i> ♂) ♀ × <i>pom.</i> ♂	1 ♀ Int.	

Zu Nr. 5 ist zuzufügen, daß fruchtbare  $F_1$ -♀ große Raritäten sind. MEISENHEIMER präparierte noch drei weitere solcher Rückkreuzungstiere aus der Puppenhülle und fand 1 ♀ (?), 2 Intersexe. MALAN erhielt so 1 normale ♂ und HARRISON einige Intersexe.

Dies zeigt also, daß alle Rückkreuzungen in jeder Richtung, soweit sie möglich sind, das gleiche Resultat ergeben, nämlich normale ♂ und intersexuelle ♀. (Ob, wie bei STANDFUSS, auch vereinzelte normale Weibchen vorkommen, wird aus MEISENHEIMERS Arbeit nicht recht klar.)

MEISENHEIMER gibt nun eine genaue morphologische Beschreibung dieser abnormen Individuen, aus der er schließt, daß sie etwas ganz anderes seien, wie die *Lymantria*-Intersexe; er reiht sie auch keiner anderen bekannten Kategorie ein, sondern begnügt sich mit der Feststellung, daß hier durch die Rückkreuzung „eine vollständige Erschütterung der geschlechtlichen Konstitution“ erzielt sei, und daß „die einzige Regel völlige Regellosigkeit“ sei. GOLDSCHMIDT und PARISER (1923) und GOLDSCHMIDT (1925) führten dann aus, daß es sich hier genau wie bei *Saturnia* um triploide Intersexualität handeln müsse, und daß ebenso wie dort als Folge der abnormen Chromosomenverhältnisse sich Intersexualität mit Gynandromorphismus kombiniere.

Was zunächst die Triploidie betrifft, so liegt eine Untersuchung der Chromosomenverhältnisse dieser Bastarde durch MALAN vor, außer-

dem eine Untersuchung des verwandten Bastards *hirtarius*  $\times$  *zonarius* von HARRISON und DONCASTER. MALAN findet 14 Chromosomen haploid bei *hirtarius* und 51 bei *pomonarius*. In den Reifeteilungen des Bastards werden 45—55 gefunden. Das heißt also, daß manchmal nur ein Teil der elterlichen Chromosomen konjugieren; denn 14 *pom.*-Chromosomen + 14 *hirt.*-Chromosomen konjugiert, ließen 37 *pom.*-Chromosomen übrig, zusammen 51. Wenn aber nur 45 Chromosomen gefunden werden, so müssen dreifache Konjugationen vorkommen. Etwas abweichend sind die Resultate von DONCASTER. Er stellt eine ziemliche Annäherung an die FEDERLEYSchen Resultate fest. Die Spermatocyten der Bastarde zwischen Formen mit 56 und 14 Chromosomen enthalten 42—65 Chromosomen, sind also subtriploid. (Als Komplikation kommt allerdings hinzu, daß die *hirtarius*-Chromosomen zum Teil große Sammelchromosomen sind, die wahrscheinlich mehreren kleinen der anderen Art entsprechen. Da wahrscheinlich die kleinen es sind, die konjugieren, so bedeuten 5 kleine, die bei der Reifeteilung wegfallen, weniger als 5 große, die ohne Konjugation verteilt werden.)

Auch hier muß man bei der geringen Fruchtbarkeit annehmen (siehe oben), daß vielleicht nur fast oder ganz diploide Spermien befruchtungsfähig sind. Die Situation kann nicht als völlig geklärt bezeichnet werden; aber da der Fall sich ja allen anderen einreihet, so wäre es wohl übertriebene Skepsis, die Rückkreuzungsbastarde nicht als subtriploid zu betrachten.

Wir kommen nun zur Morphologie der Intersexe. Ganz allgemein charakterisiert sie MEISENHEIMER folgendermaßen. „Alle Möglichkeiten von rein weiblicher bis zu fast rein männlicher Organisation sind über alle Zwischenstufen der Ausbildungsgrade, über alle Zwischenstufen denkbarer Mischungen beider Geschlechter in fließender, kontinuierlicher Übergangsreihe verwirklicht. Dazu tritt in gleichem, wechselndem Maße die Mischung der äußeren Charaktere beider Geschlechter. Die einzig erkennbare Regel ist vollkommene Regellosigkeit. Gewiß, es besteht nicht selten eine bestimmte Korrelation zwischen den Ausbildungsstufen der beiden Komplexe von innerem Genitalorgan und äußerem Genitalorgan, aber das hängt ganz offenbar damit zusammen, daß beide Sphären ja in ihren Embryonalanlagen an einem Punkt auf das engste verknüpft sind, und daß die einmal erweckte Anlage sich nach innen wie nach außen betätigen mag.“ MEISENHEIMER erkennt also, daß eine Gesetzmäßigkeit im Bau der Intersexe vorhanden ist, sucht sie aber durch die Scheinerklärung des letzten Satzes zu verwischen. Tatsächlich scheinen mir die Tabellen und Abbildungen völlig klar die richtige Interpretation zu zeigen. Die folgenden zehn Stufen einer Tabelle MEISENHEIMERS, die dazu bestimmt ist, die Regellosigkeit zu demonstrieren, beweisen dies:

	Inneres Genitale		Äußeres Genitale		Körpermerkmale	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
1	Rein ♀, stark verkümmert	—	Rein weibliche Legeröhre	—	—	Fühler und Flügel stark ♂
2	Rein ♀, stark verkümmert	—	Voll ausgebildete Legeröhre	Uncusrudimente	Fühler und Flügel ♀	—
3	Rein ♀, stark verkümmert	—	Voll ausgebildete weibliche Legeröhre	Uncusrudimente	Fühler links fast rein ♀, Flügel im wesentlichen ♀	Fühler rechts völlig ♂, Flügel mit leichtem ♂ Einschlag
4	Rein ♀, in manchen Teilen stark verkümmert	—	Legeröhre bis auf das Endstück entwickelt	Uncusteile verdrängen fast ganz das Endstück	Fühler links rein ♀, Flügel rein ♀	Fühler rechts schwach ♂
5	Rein ♀, Eiröhren mit zahlreichen Eiern	—	Legeröhren entwickelt, aber in Endteilen deformiert	Uncusteile und kleine Valve	Flügel nur ganz schwach ♀	Fühler rein ♂, Flügel stark ♂
6	Rudimentäres Ovarium, eine normale u. eine rudim. Kittdrüse	Vasa deferentia, Ductus ejaculatorius, Anhangsdrüsen	Legeröhre stark zurückgebildet	Uncusteile, Valven, Penis	Fühler rechts fast rein ♀, Flügel verkrüppelt	Fühler links stark ♂
7	Rudimentäres Ovarium, rudimentäre Kittdrüse	Ductus ejaculatorius, Anhangsdrüsen	Legeröhre stark zurückgebildet	Uncus, Scaphium, Valven, Penis, Saccus	Fühler halb ♀, Flügel rein ♀	Fühler halb ♂
8	—	Vasa deferentia, Ductus ejaculatorius, eine Anhangsdrüse	Legeröhre stark zurückgebildet	Uncus, Scaphium, Valven, Penis, Saccus	Flügel schwach ♀	Fühler rein ♂, Flügel stark ♂
9	Rudimentäre Kittdrüse, rudimentäre Vagina	Ein Spermarium, ein Vas deferens, zwei Anhangsdrüsen, Ductus ejaculatorius	Legeröhre ganz rudimentär	Uncus, Scaphium, Valven, Penis, Saccus	Flügel schwach ♀	Fühler rein ♂, Flügel stark ♂
10	Ein Ovarium	Spermarien, Vasa deferentia, Anhangsdrüsen, Ductus ejaculatorius	Legeröhre ganz rudimentär	Uncus, Scaphium, Valven, Penis, Saccus	Fühler rechts stark ♀, Flügel rein ♀	Fühler links stark ♂

Die Kolumne Innere Genitalien zeigt, von kleinen Differenzen zunächst abgesehen, eine ganz typische, der *Lymantria* parallele Intersexualitätsserie intersexueller Weibchen fortschreitend von Weiblichkeit zu Männlichkeit. Noch schöner ist die parallele Serie für das äußere Genitale, die auf das genaueste mit der Intersexualitätsserie des Kopulationsapparates von *L. dispar* übereinstimmt. In Abb. 42 a—k sind MEISENHEIMERS Abbildungen dieser Serie wiedergegeben, die ohne weiteres dem mit GOLDSCHMIDTS Arbeiten Vertrauten die Parallele zeigen. Da wir wissen, wie gerade der Kopulationsapparat die Intersexualitätsstufen (und das Zeitgesetz der Intersexualität s. o.) illustriert, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß wir hier eine typische Intersexualitätsserie vor uns haben. Dagegen stimmt die letzte Kolumne nicht mit dieser Serie überein. Von den Flügeln können wir absehen, da hier infolge der Kreuzung zwischen flügellosen und geflügelten Formen (♀) eine Mendelspaltung hinzukommt (allerdings von MEISENHEIMER gezeugnet, womit er aber wohl allein steht, siehe FEDERLEY [1925]), so daß die Interpretation der rein geschlechtlichen Verhältnisse schwierig wird. Die Antennen dagegen, die in der Intersexualitätsreihe von *dispar* sich sehr typisch verhalten, sind hier sehr unregelmäßig, und zwar zeigen sich vorwiegend Mosaikbildungen, entweder innerhalb des Fühlers oder zwischen den beiden Körperhälften. Dies führt nun zu den im Text beschriebenen und illustrierten Fällen, in denen auch nebeneinander männliche und weibliche Genitalapparate bzw. Hoden und Ovarien vorhanden waren. Die Bilder solcher Fälle sind sehr ähnlich den mir von echtem Gynandromorphismus her bekannten. Nun ist zweifellos bei diesem Bastard ganz abnormer Chromosomenkonstitution reichlich Gelegenheit zu abnormen Chromosomenverteilungen gegeben, die zu Gewebeteilen im gleichen Individuum führen müssen, die außer verschiedenen Stufen der Intersexualität auch die reinen Geschlechter repräsentieren. So wird die primäre subtriploide Intersexualität häufig mit partiellem Gynandromorphismus kombiniert. Es sei nochmals auf die für die Theorie (s. u.) wesentliche große Variabilität der intersexuellen Stufen innerhalb einer Nachkommenschaft hingewiesen, die generell die triploiden von den diploiden Intersexen unterscheidet.

### C. Triploide Intersexe durch Befruchtung parthenogenetischer Eier.

Der einzige Fall, in dem eine triploide Intersexualität experimentell durch Befruchtung sonst parthenogenetischer Eier erzielt worden ist, wurde kürzlich von SEILER mitgeteilt. Es handelt sich um die obligatorisch parthenogenetische Psychide *Solenobia triquetrella*. Von diesem Schmetterling gibt es auch eine bisexuelle Rasse, und die Männchen dieser Rasse vermögen die sonst parthenogenetischen Weibchen der anderen Rasse zu befruchten. Aus dieser Kreuzung entstehen triploide  $F_1$ -Tiere, da das reife Ei der einen Rasse 60 Chromo-

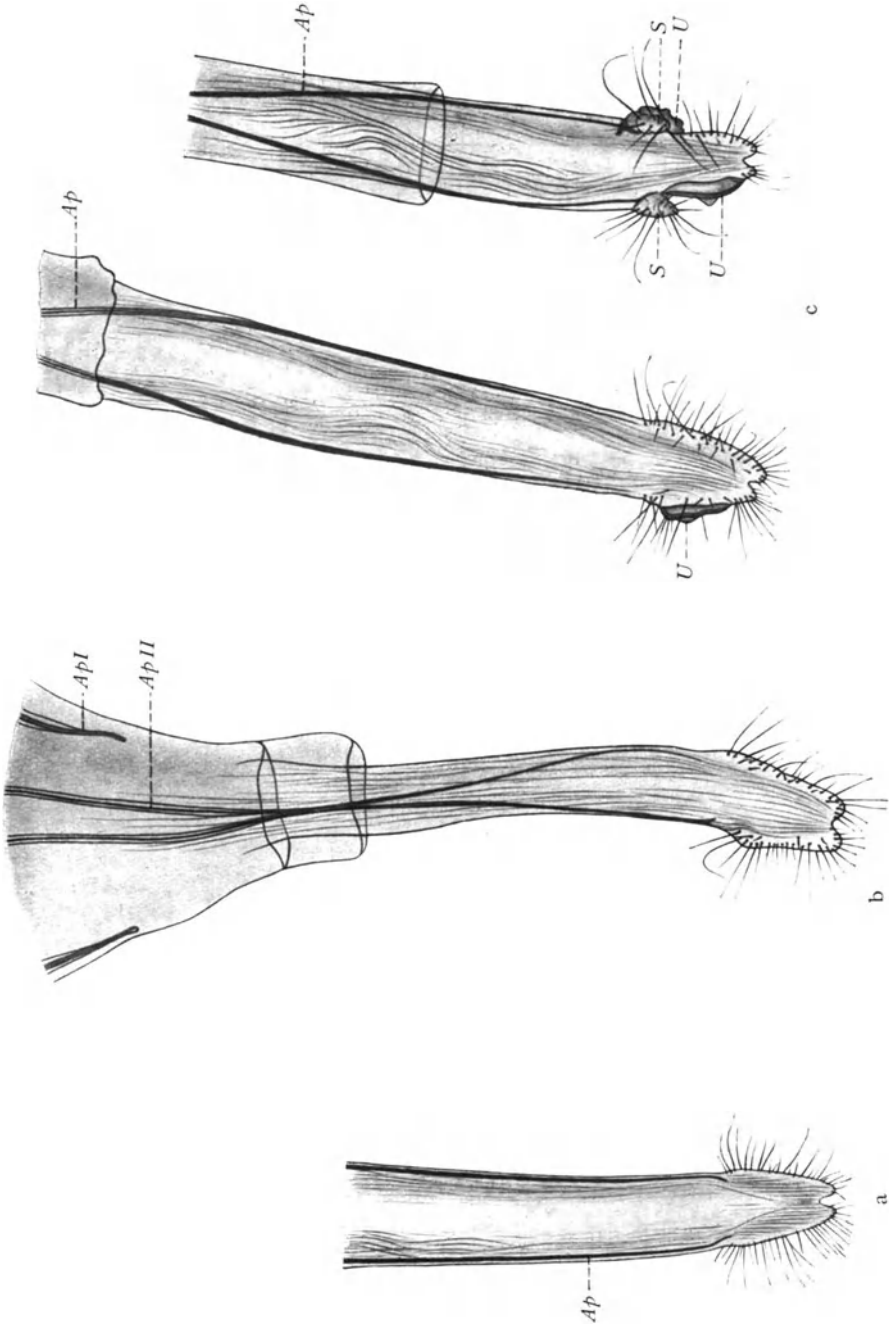
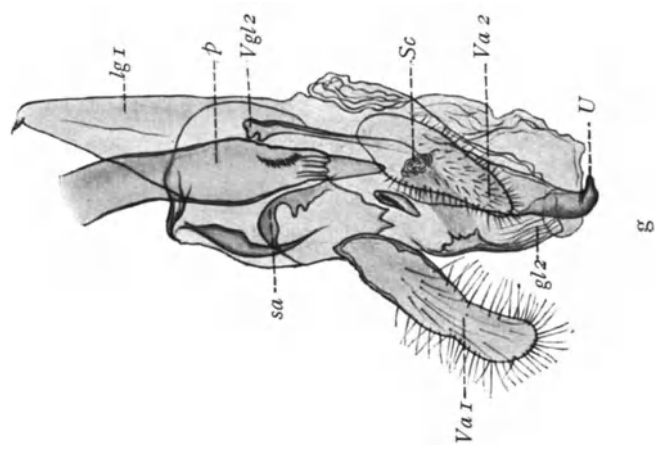
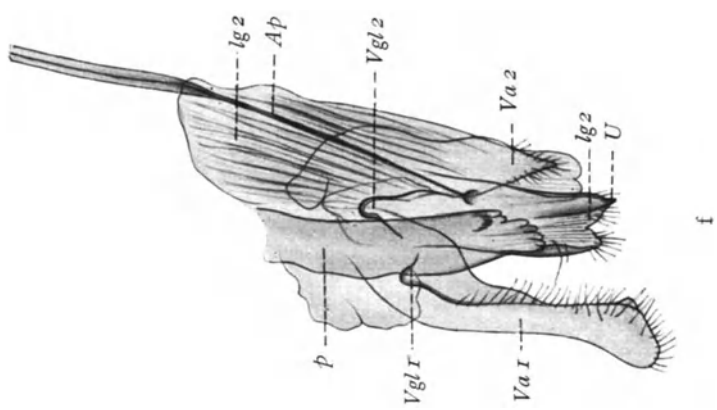
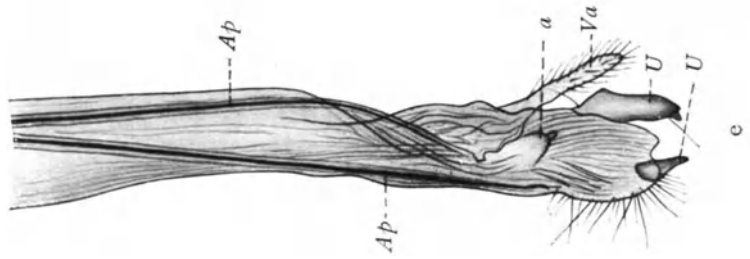
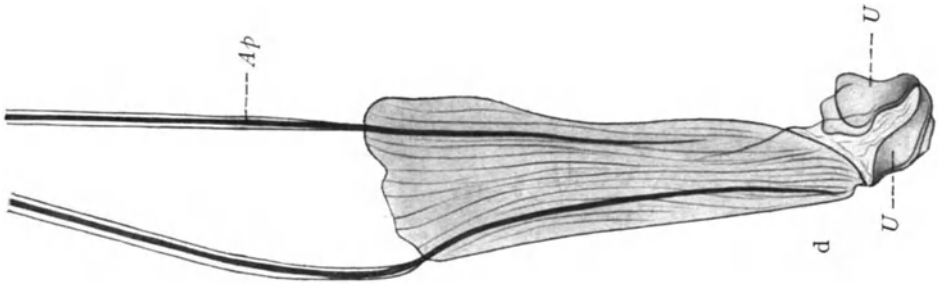


Abb. 42a—c. Serie der intersekuelen Umwandlung des Kopulationsapparates vom weiblichen (a) zum männlichen (k) Zustand bei den triploiden Intereken von *Bisow* (aus *Mussumma*).  
*Ap*, Apophyzen, *U* Uncus, *S* Sinneszapfen.



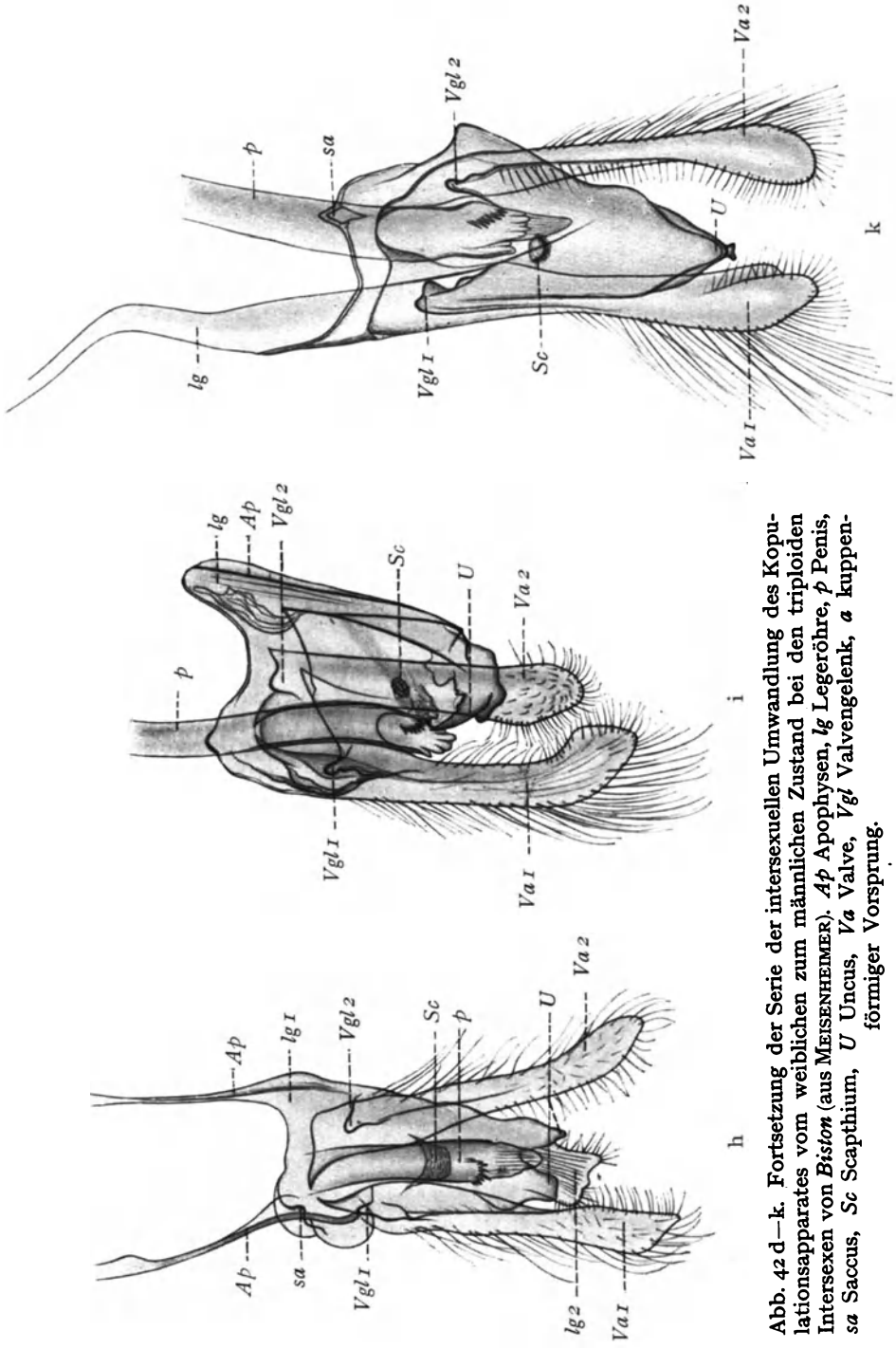


Abb. 42 d—k. Fortsetzung der Serie der intersexuellen Umwandlung des Kopulationsapparates vom weiblichen zum männlichen Zustand bei den triploiden Intersexen von *Biston* (aus MEISENHEMER). *Ap* Apophysen, *lg* Legeröhre, *p* Penis, *sa* Saccus, *Sc* Scaphium, *U* Uncus, *Va* Valve, *Vgl* Valvengelenk, *a* kuppenförmiger Vorsprung.



somen besitzt, der Samenkern aber haploid 30. In  $F_2$  finden sich dann alle Übergänge von normalen Weibchen bis zu normalen Männchen. Die intersexuellen Tiere sind in bezug auf die Zwischenstufe der einzelnen Organsysteme sehr verschieden, und es bestehen auch beträchtliche Asymmetrien; beides Erscheinungen, die für die triploide Intersexualität typisch zu sein scheinen, da, wie im nächsten Abschnitt auseinandergesetzt wird, hier reiche Möglichkeit zu abnormen Chromosomenverteilungen gegeben ist. SEILER hat auch bereits solche Abnormitäten der Chromosomen beobachtet. Wegen der Einzelheiten muß aber seine ausführliche Untersuchung abgewartet werden. In Abb. 43

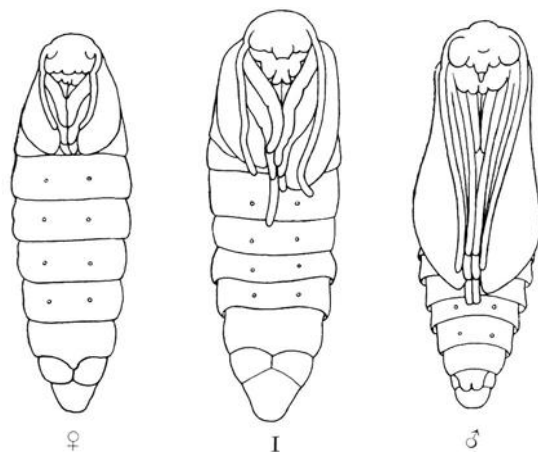


Abb. 43. Männliche, weibliche und intersexuelle Puppe von *Solenobia*.  
(Nach SEILER.)

ist eine männliche, eine weibliche und eine intersexuelle Puppe abgebildet, wozu zu bemerken ist, daß die Weibchen flügellos sind.

Diese Ergebnisse ebenso wie unsere übrigen Kenntnisse der sexuellen Zwischenstufen lassen darauf schließen, daß auch die Intersexualität der Daphnien die gleiche Entstehungsursache habe, sie also triploide Intersexe sind, obwohl der Beweis dafür noch aussteht. Alle morphologischen Beobachtungen an diesen Intersexen sprechen im Vergleich mit den anderen beschriebenen Fällen für diese Interpretation. Intersexuelle Daphnien sind schon lange in der Literatur bekannt (KURZ, GROSCHOWSKY, WOLTERECK). Aber erst im Jahre 1909 wurden sie von KUTTNER genauer untersucht, beschrieben und durch mehrere Generationen hindurch verfolgt, also die Erbllichkeit der Erscheinung festgestellt. ASHWORTH (1913) beschrieb ebenfalls solche Intersexe. Seit 1916 züchtete BANTA durch viele Generationen hindurch Stämme intersexueller Daphnien, ohne morphologisch wie genetisch wesentlich Neues zufügen zu können. Auch gab er keine Erklärung des Falles.

Die genaueste Beschreibung der Tatsachen finden wir bei DE LA VAULX (1921), dessen Beschreibung wir daher folgen.

Bis jetzt sind bei neun Arten von *Cladoceren* solche Intersexe gefunden worden. In den meisten Fällen traten sie in lange parthenogenetisch gezüchteten normalen Zuchten auf, und zwar bemerkenswerterweise gleichzeitig mit dem Auftreten von Männchen. In solchen Stämmen sind sie dann in jeder Generation erhalten. Intersexuelle Individuen niederen Grades sind fortpflanzungsfähig, und ihre parthenogenetisch erzeugte Nachkommenschaft enthält wieder normale Weibchen, Männchen und Intersexe. Genaue Stammbäume finden sich bei DE LA VAULX. Eine genetische Analyse daraus abzuleiten, ist im Augenblick kaum möglich. In der Tat ist, falls es sich um triploide Intersexe wirklich handelt, eine solche ohne cytologische Untersuchungen kaum durchzuführen.

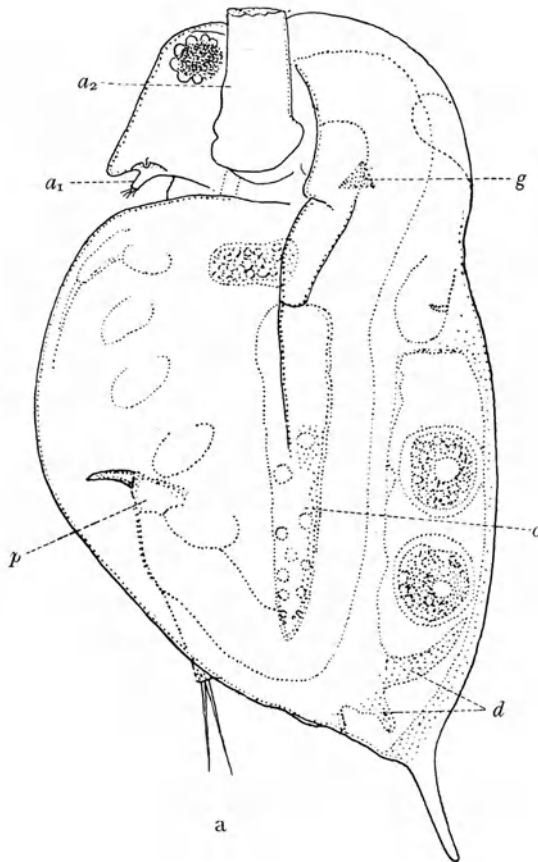
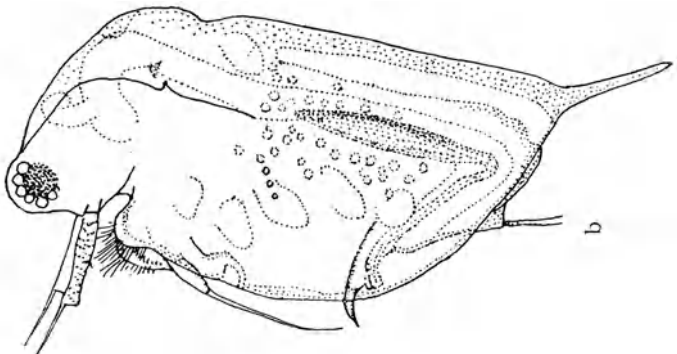
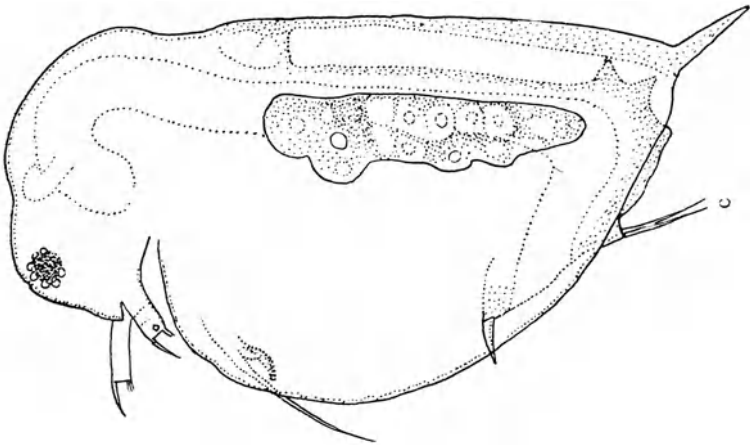
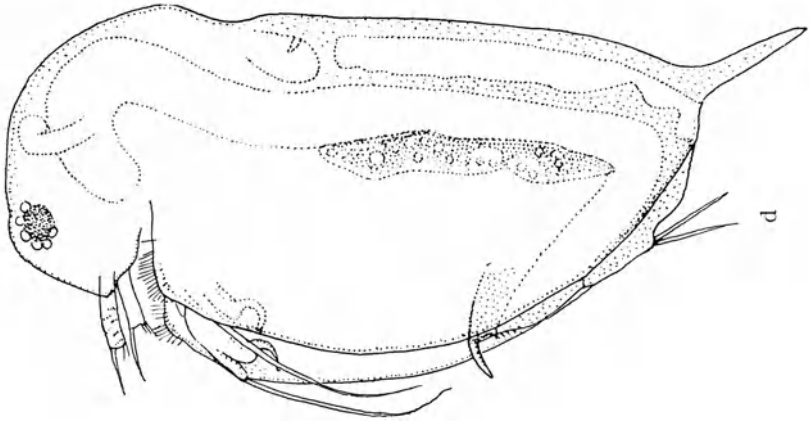


Abb. 44 a. Normales ♀. *a*, *a*<sub>2</sub> 1. und 2. Antenne; *g* Antennendrüse; *d* Dorsalhaken; *o* Ovar; *p* Postabdomen.



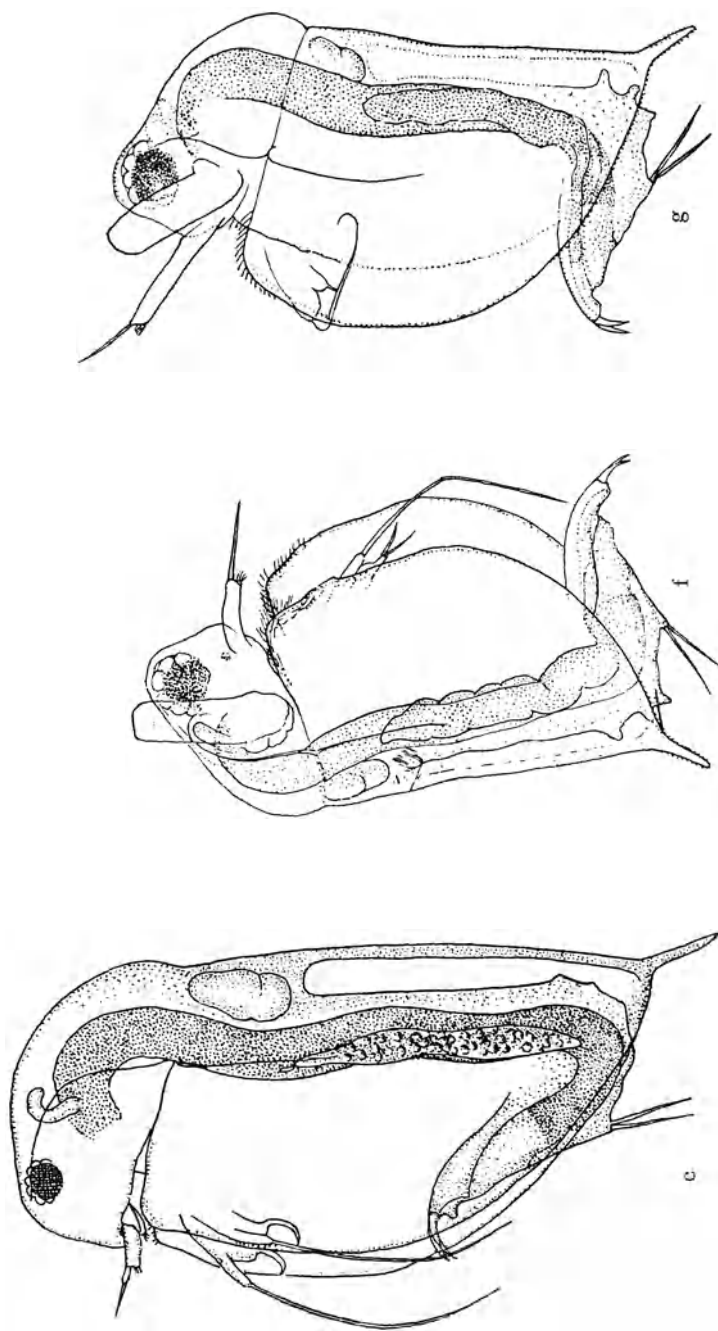


Abb. 44b—g. b normales ♂ von *Daphnia atkinsoni*; c—g Reihe von Intersexon ansteigender Männlichkeit. (Nach DE LA VAULX.)

Die intersexuellen Individuen werden von DE LA VAULX in neun Klassen eingeteilt, die vom normalen Weibchen bis zum normalen Männchen führen. Von diesen zeigen die ersten Klassen bei sonst vollständig weiblicher Struktur nur mehr oder minder männliche Bildungen an den kleinen Antennen, die bekanntlich sexuell dimorph sind (Abb. 44 a, b, normale Geschlechter). Die zweite Gruppe von etwas stärkerer Intersexualität zeigt sexuelle Zwischenstufen außer in bezug auf die Antennen auch noch in den Geschlechtsdifferenzen des Panzers, des Abdominalendes und des charakteristischen Greiffußes. Die Untergruppen sind eingeteilt, je nachdem 1, 2 oder 3 dieser Charaktere intersexuell sind. Bei der dritten Gruppe der höheren Intersexualität kommen zu den genannten somatischen Eigenschaften, die aber mehr männlich werden, nun aber die Umwandlungen der Gonade. Es bildet sich ein Ovotestis, der meist nur auf einer Seite vorhanden ist, aber auch zweiseitig sein kann, und schließlich findet sich ein richtiger Hoden, der bei weiterer männlicher Umwandlung der somatischen Charaktere die Reihe zum normalen Männchen hinführt. In Abb. 44 c—f sind einige Stufen dieser intersexuellen Umwandlung abgebildet.

Auf die Interpretation von DE LA VAULX, die sich in etwas allgemeinerer Form den GOLDSCHMIDTSchen Anschauungen anschließt, brauchen wir nicht einzugehen, da sie durch die inzwischen vertiefte Kenntnis überholt ist. Es gilt vielmehr unter der Voraussetzung, daß es sich wirklich um triploide Intersexe handelt, was mir mehr als wahrscheinlich ist, auch für diese Gruppe alles, was im folgenden Abschnitt gesagt wird.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß auch hier sehr charakteristisch ist (im Gegensatz zu diploider Intersexualität), daß die Korrelationen für die intersexuelle Umwandlung der einzelnen Organe nicht vollständig gewahrt sind. Und ferner, daß asymmetrische Bildungen sehr häufig sind. Wir werden im nächsten Abschnitt zeigen, daß dies durch die besonderen Chromosomenverhältnisse der Triploide erklärt wird, die sogar eine Kombination von Intersexualität mit Gynandromorphismus erlaubt. So kann man es DE LA VAULX auch nicht allzu sehr verübeln, wenn er noch 1921 Intersexualität und Gynandromorphismus durcheinander wirft.

#### D. Die triploiden Intersexe von *Drosophila*.

Die von BRIDGES entdeckten Triploide der *Drosophila* entstanden folgendermaßen: In einem Experiment zur Lokalisierung bestimmter Faktoren erschienen in einer Zucht 96 Weibchen, 9 Männchen und 80 Intersexe. Die normalen Tiere zeigten unerwartete Verteilung der beteiligten Gene, aus der geschlossen werden konnte, daß sie von einer triploiden Mutter stammten. Durch die klaren Testmethoden, die bei *Drosophila* entwickelt sind, konnte dafür der einwandfreie genetische Beweis erbracht werden. Die cytologische Untersuchung bestätigte ihn,

und zwar zeigte sich, daß alle Intersexe je 3 Exemplare des 2. und 3. Chromosoms hatten, entweder 2 oder 3 Chromosomen Nr. 4, 2 *X*-Chromosomen und entweder ein *Y*-Chromosom oder keines<sup>1)</sup>.

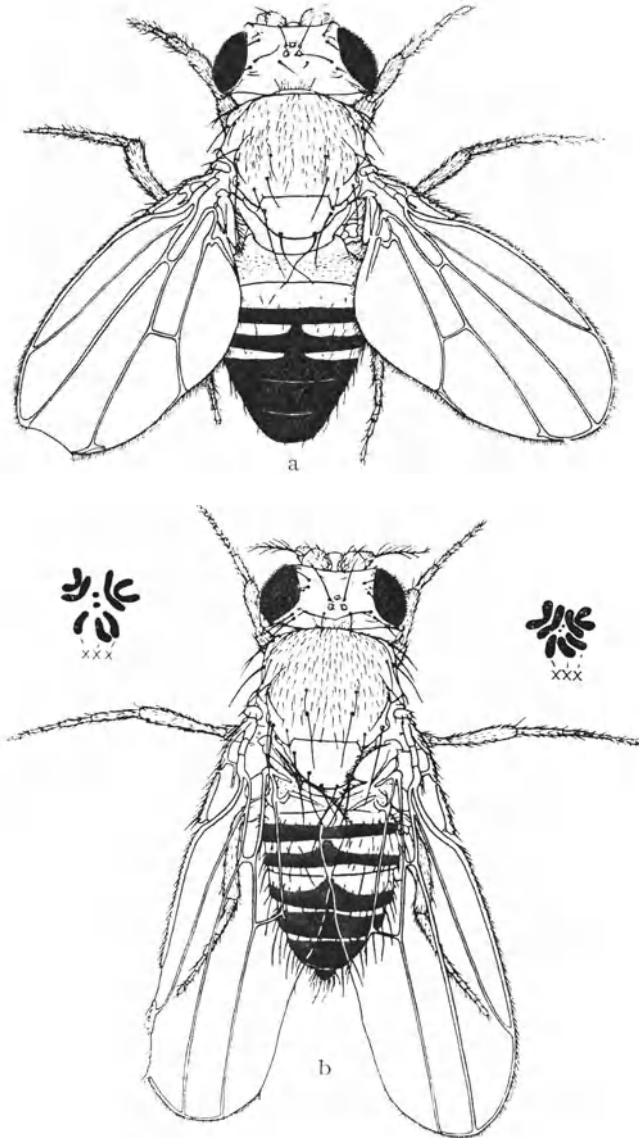


Abb. 45. *a* mehr männliches; *b* mehr weibliches Intersex von *Drosophila*  
Oben die Chromosomengruppe. (Nach BRIDGES.)

<sup>1)</sup> Dies ist übrigens der dritte glänzende Beweis der Chromosomenlehre der Vererbung, den BRIDGES erbringen konnte.

Morphologisch sind diese Intersexe folgendermaßen charakterisiert. An den Tarsen der Vorderbeine finden sich die männlichen Geschlechtskämme, fehlen aber bei den am meisten männlichen Intersexen. Das Abdomen ist intermediär zwischen den Geschlechtern; die äußeren Genitalien sind vorwiegend weiblich. Rudimentäre Ovarien und Spermatheken sind vorhanden. Es kommt aber auch vor, daß ein Ovar und ein Hoden vorhanden sind oder sogar ein Ovotestis. Im ganzen variieren die Intersexe sehr, wobei man aber eine mehr weibliche und eine mehr männliche Gruppe unterscheiden kann, letztere mit Hoden und männlichen Genitalien. In Abb. 45 sind diese zwei Typen von Intersexen mit ihren Chromosomenbeständen abgebildet, und die Abbildung zeigt auch, daß BRIDGES glaubt, daß drei der kleinen Chromosomen Nr. 4 den mehr männlichen Typus bedingen, zwei aber den mehr weiblichen.

BRIDGES bezeichnet diese Formen als Intersexe. Es läßt sich aber zunächst nicht mit Bestimmtheit sagen, daß es der gleiche Typ ist wie bei *dispar*, da bis jetzt eine genaue morphologische Analyse nicht vorliegt. Ebenso wissen wir nicht, ob nicht auch hier eine Kombination mit Gynandromorphismus vorkommen kann. In Analogie mit anderen triploiden Intersexen ist aber vorläufig anzunehmen, daß die entwicklungsphysiologische Erklärung der Intersexualität auch hier zutreffen kann.

Die Chromosomenverhältnisse sind hier dank der geringen Chromosomenzahl und der Kombination mit der Faktorenanalyse völlig klar. Sie sind in folgender Tabelle wiedergegeben, wobei auf die spätere Diskussion der Einzelheiten verwiesen wird.

Geschlecht		X-Chromosomen	Sätze von Autosomen
♀	Überweibchen . . .	3	2
	4 N = ♀ . . . . .	4	4
	3 N = ♀ . . . . .	3	3
	2 N = ♀ . . . . .	2	2
Intersex	weiblicher Typ . .	2	3
	männlicher Typ . .	2	3 (Nr. 4)
	♂ . . . . .	1	2
	Übermännchen . .	1	3

### E. Die Theorie der triploiden Intersexualität.

Die theoretische Analyse der triploiden Intersexualität hat sie zu einem wichtigen weiteren Beweismaterial für die quantitative Theorie der Geschlechtsbestimmung von GOLDSCHMIDT gemacht. Der Entdecker dieses Phänomens, STANDFUSS, erkannte dies auch, wenn auch in nicht sehr klarer Darstellung (a. a. O. [1914], S. 60, 61), die erst richtig verständlich wird, wenn man die neueren Arbeiten von GOLDSCHMIDT und BRIDGES kennt.

Auch BRIDGES, der in mehreren Arbeiten die theoretische Analyse versuchte, mußte sich auf den gleichen Boden stellen (wenn er es auch bisher unterlassen hat, das zu sagen)<sup>1)</sup>. Auf den ersten Blick konnte allerdings die Interpretation von BRIDGES für den oberflächlichen Leser als etwas ganz Neues erscheinen. Bei genauerer Betrachtung ist sie aber nichts anderes, als eine leichte Modifikation der GOLDSCHMIDTSchen Theorie, von ihr alle Hauptvorstellungen entnehmend. Sie hat aber vor jener den Vorzug voraus, daß das Material hier eine einfache Ausdrucksweise in Chromosomen erlaubt, was es dem nicht weiter in die Tiefe Gehenden ermöglicht, die Situation ohne viel Nachdenken scheinbar zu verstehen, während die Analyse der diploiden Intersexualität, wo alles innerhalb der gleichen Chromosomenkonstitution verläuft, nicht so sinnfällig für einen flüchtigen Leser dargestellt werden kann. Die ursprünglichen Ausführungen von BRIDGES sind die: „Beide Geschlechter entstehen durch die gleichzeitige Wirkung zweier entgegengesetzter Sätze von Genen, von denen ein Satz dazu neigt, die sogenannten weiblichen Charaktere zu erzeugen und der andere die männlichen. Diese zwei Sätze von Genen sind nicht gleich wirksam, denn in der Gesamtentwicklung übertreffen die Gene mit weiblicher Tendenz die mit männlicher und die diploide (triploide) Form ist ein Weibchen. Ist die relative Zahl der Gene mit weiblicher Tendenz durch die Abwesenheit eines  $X$  verringert, so übertrifft die  $X$ -Wirkung der Gene männlicher Tendenz die der weiblichen und das Resultat ist ein normales Männchen mit einem  $X$ -Chromosom. Wenn die beiden Sätze von Genen in einem Verhältnis zwischen diesen beiden Extremen wirken, wie das bei einem Verhältnis von  $2X : 3$  Sätzen Autosomen vorhanden ist, ist das Resultat eine sexuelle Zwischenstufe, das Intersex.“

Wenn wir diese Sätze betrachten, so sehen wir ohne weiteres, daß sie die entscheidenden Gesichtspunkte der Theorie von GOLDSCHMIDT (die 10 Jahre vorher aufgestellt, aber von BRIDGES, wie überhaupt der MORGAN-Schule, nie angenommen war) nunmehr übernehmen, nämlich:

1. In beiden Geschlechtern finden sich die Gene für jedes Geschlecht.
2. Diese Gene sind so aufeinander abgestimmt, daß zwei Sätze der einen Sorte (hier der männlichen) wirksamer sind, als ein Satz der anderen (hier der weiblichen), aber weniger wirksam als zwei Sätze der anderen.
3. Die Weiblichkeitsgene liegen im  $X$ -Chromosom, wie GOLDSCHMIDT schon 1912 für den *Drosophila*-Typ gefordert hatte (umgekehrt bei *Lymantria*).
4. Das Geschlecht wird entschieden durch eine quantitative Relation (von BRIDGES balance genannt) zwischen Männlichkeits- und Weiblichkeitsgenen.
5. Ist diese normale Relation gestört (hier durch die Verdoppelung der Autosomensätze), so ent-

<sup>1)</sup> Siehe GOLDSCHMIDT, R.: The quantitative theory of sex. Science Sept. 1926.



stehen Intersexe. Was hat BRIDGES nun diesen Grundgedanken von GOLDSCHMIDT, deren Richtigkeit längst bewiesen war, zugefügt? 1. Die Feststellung, daß bei *Drosophila* die Männlichkeitsfaktoren in den Autosomen gelegen sind, nicht mütterlich vererbt werden wie bei *Lymantria*. Dazu ist zu bemerken, daß es so aussieht, als ob hier eine Besonderheit von *Lymantria* vorliegt, die für den Genetiker allerdings nicht so überraschend ist, da wir ja auch Fälle von Pigmentierungsfaktoren kennen, die bei einer Spezies in Autosomen, in einer anderen im Y-Chromosom vererbt werden. Außerdem gibt es aber bei *Lymantria* auch autosomale Weiblichkeitsfaktoren (siehe unten). 2. GOLDSCHMIDT spricht von je einem *F*- und *M*-Gen, dessen verschiedene Quantitäten entscheidend sind. Ursprünglich hatte er auch mehrere solche Gene angenommen (für Geschlecht und sekundäre Charaktere), die gekoppelt vererbt werden, mußte aber diese Anschauung aufgeben, weil die Experimente bei *Lymantria* nur je ein Gen zeigten. Als Anhänger der orthodoxen Faktorenlehre konnte BRIDGES nicht von Quantitäten eines Gens reden und nahm deshalb viele Gene (modifiers) an, deren Gesamtquantität wirkt. Genau betrachtet ist das natürlich das gleiche. Denn auch bei GOLDSCHMIDT muß sich die Quantität der beiden *M*-Gene in den beiden *X*-Chromosomen addieren. Ob man also 2 Gene addiert, deren jedes, sagen wir, die Quantität von 10 hat, oder ob wir sagen, es sind nicht 2 Gene der Quantität 10, sondern 2 Gruppen von je 5 Genen, jedes der Quantität 2, ist doch wohl kein großer Unterschied. 3. BRIDGES stellt fest (als Tatsache), daß bei *Drosophila* die *M*-Gene (den *F*-Genen im *Lymantria*-Fall entsprechend) in den Autosomen liegen und hier, wie obige Bilder zeigen, vorwiegend im vierten Chromosom, aber wahrscheinlich auch in den anderen. Es sind also (abgesehen von der autosomalen Lage) mehr als ein *M*-Faktor vorhanden. Im Falle der *Lymantria* aber hatte GOLDSCHMIDT 1920 ebenfalls einen Hauptfaktor (das mütterlich vererbte *F*) und einen weiteren Faktor (*T*) festgestellt, der sich zu dem Hauptfaktor parallel verhielt, wie ein Pigmentierungsmodifikationsfaktor zu dem Scheckungsfaktor der Nagetiere (später stellten GOLDSCHMIDT und LENZ noch einen zweiten solchen Modifikationsfaktor fest). BRIDGES spricht zwar von keinem solchen Hauptfaktor, aber in seinen Ergebnissen ist er wohl vorhanden, nämlich im vierten Chromosom. 4. Bei den triploiden kann, was bei den diploiden Intersexen unmöglich ist, die Quantitätssituation morphologisch als ein Verhältnis zwischen Autosomen und *X*-Chromosomen ausgedrückt werden. Das ist natürlich keine neue Interpretation, sondern nur die spezielle Form, die die GOLDSCHMIDTsche Theorie im Fall der Triploide annimmt, wie bereits STANDFUSS wußte. 5. An den beiden Enden der Reihe stehen bei BRIDGES Übermännchen und Überweibchen, also Tiere, bei denen die männlichen bzw. weiblichen Gene

mehr als normal überwiegen (siehe obige Tabelle); diese sind auch morphologisch unterscheidbar. Aus den Kurven, die GOLDSCHMIDT seit 1916 für die sogenannte intersexuelle Gleichung gegeben hat, geht hervor, daß er das gleiche auch für *Lymantria* annahm<sup>1)</sup>. Sehen wir also von den besonderen Erfordernissen des Falles ab, so enthalten die BRIDGESSchen Ableitungen für die Intersexualität wie für die Geschlechtstheorie nichts, was nicht schon für *Lymantria* bewiesen war. Sie stellen aber, ebenso wie die vorausgehende Analyse von STANDFUSS, einen weiteren schönen Beweis für die Richtigkeit der GOLDSCHMIDTSchen Geschlechtstheorie dar.

In zwei neuen Arbeiten (1925) macht BRIDGES nun die Feststellung, daß entgegengesetzt der früheren Ansicht die Gene des vierten Chromosoms nicht, wie die der anderen Chromosomen, männchenbestimmend sind, sondern weibchenbestimmend, wie die im *X*-Chromosom. Dann handelt es sich also um Modifikatoren des *F*-Faktors, wie sie bei *Lymantria* noch nie aufgewiesen werden konnten. Doch scheint dies noch nicht ganz sicher zu sein. Ein weiterer wichtiger theoretischer Punkt ist von SCHRADER und STURTEVANT angeschnitten. Wenn es der Quotient  $\frac{F}{M}$  ist, der das Geschlecht entscheidet, dann muß eine haploide *Drosophila* weiblich sein, da der Wert für  $\frac{F}{M}$  der gleiche ist wie bei den diploiden und triploiden Weibchen  $\frac{FF}{MM}$  bzw.  $\frac{FFF}{MMM}$ . Nun ist bei der Biene usw. das Männchen haploid. Also, schließen SCHRADER und STURTEVANT, kann es nicht der Quotient sein, der entscheidet, sondern die algebraische Differenz in ähnlicher Formulierung, wie sie GOLDSCHMIDT benutzt, die sie so arrangieren, daß auch haploid ein Männchen erscheint. BRIDGES aber hebt hervor, daß der Quotient die richtige Darstellung sei, auch wenn es zur Konsequenz der haploiden Weibchen führt und möchte auch diese Darstellung für *Lymantria* benutzen. (Ich bemerke dazu, daß ich dagegen gar nichts einzuwenden habe; denn das Entscheidende ist ja nicht, wie man diese symbolische Darstellung wählt, sondern welchen physiologischen Sinn man ihr unterlegt. Und der ist in beiden Fällen der gleiche, wie bereits oben (siehe Abb. 18) gezeigt wurde. Übrigens führt auch die GOLDSCHMIDTSche Symbolik dazu, daß das haploide Tier weiblich ist, denn  $MMFF = \varnothing$ ,  $MF = \varnothing$ ,  $MMF = \delta$ . Nach einer neuesten Mitteilung glaubt BRIDGES tatsächlich als Mosaikformen haploide Individuen gefunden zu haben, und die

<sup>1)</sup> Ich darf dazu bemerken, daß ich immer auf verschiedene Grade besonders der Weiblichkeit innerhalb eines Geschlechtes geachtet habe, wo auf Grund der Kreuzungen sie zu erwarten sind. Sie sind mir in bezug auf das psychische Verhalten auch wahrscheinlich, konnten aber nie so demonstriert werden, daß ich mich berechtigt gefühlt hätte, die Beobachtungen zu erwähnen.

haploide Hälfte war weiblich<sup>1)</sup>. So sei schließlich die neueste Tabelle von BRIDGES für die triploiden Intersexe unter Zufügung der algebraischen Formulierung gegeben, um die völlige Übereinstimmung zu zeigen.

Typ	Zahl der X-Chromo- somen = $F$ = Quant. 100	Zahl der Autosomen Sätze = $M$ =Quant. 80	Index = $F:M$ Epist. Min. = $\pm 0,25$	$M = 50, F = 70$ Epist. Min. $nF - n^2M$ = $\pm 20$
Überweibchen . .	3	2	1,88	+ 110
$4N$ . .	4	4	1,25	+ 80
Weibchen $\left\{ \begin{array}{l} 3N \\ 2N \\ 1N \end{array} \right.$ . . . .	3 2 1	3 2 1	1,15 1,25 1,25	+ 60 + 40 + 20
Intersex mehr $\left\{ \begin{array}{l} \text{♀} \\ \text{♂} \end{array} \right.$ . . . .	2 2	3 (Nr. 4)	0,83 0,83	- 10 - 10
Männchen . . . .	1	2	0,63	- 30
Übermännchen . .	1	3	0,42	- 80

Wie läßt sich nun die triploide Intersexualität der *Schmetterlinge* in gleicher Weise interpretieren? (Siehe GOLDSCHMIDT [1925].) Wir müssen uns dabei klar sein, daß hier die Intersexe neben einer Anzahl normaler Männchen erzeugt werden, bei allgemein geringer Lebensfähigkeit der Rückkreuzungsindividuen. Sodann, daß sie entstehen aus einer Befruchtung normaler ( $X$ - und  $Y$ -)Eier mit abnormen, fast diploiden Spermien. Es gibt dann drei Möglichkeiten auf Grund unserer übrigen Kenntnisse über Sexualität; bei allen ist die Annahme unverändert, daß der  $M$ -Faktor im  $X$ -Chromosom liegt. Nämlich 1. der  $F$ -Faktor liegt in den Autosomen; 2. der  $F$ -Faktor liegt, wie bei *Lymantria* im  $Y$ -Chromosom; 3. der Hauptfaktor für  $F$  liegt im  $Y$ -Chromosom und weitere Modifikationsfaktoren nach Art des Faktors  $T$  für *Lymantria* liegen nur in den Autosomen. Die Konsequenzen dieser Annahmen für die Sexualitätsverhältnisse gehen ohne weiteres aus der nebenstehenden Tabelle hervor<sup>2)</sup>.

Die Tabelle zeigt, daß die Resultate wie bei *Drosophila* erklärt werden können (3. Annahme), aber es sind dabei sehr wenige männliche Kombinationen und relativ viele Möglichkeiten zur Entstehung

<sup>1)</sup> Die Schwierigkeiten des Falles der Biene sind nicht vorhanden, wenn hier, wie bei *Lymantria*, die Faktoren außerhalb des  $X$ -Chromosoms, also  $M$  in diesem Fall, schon vor der Befruchtung in Wirkung treten, d. h. mütterlich vererbt werden, obwohl nicht im  $Y$ -Chromosom. Dann haben alle Eier nach der Reduktionsteilung und Parthenogenese dasselbe Quantum männlicher Bestimmung durch  $MM$  vor der Reduktionsteilung. Bei der Vererbung von  $F$  bei *Lymantria* im  $Y$ -Chromosom kommen wir um die gleiche Annahme nicht herum, die auch gut zur Entwicklungsphysiologie des Insekteniees paßt.

<sup>2)</sup> Diese Tabelle ist gegen die von GOLDSCHMIDT (1925) verändert, um alle vorhergehend diskutierten Möglichkeiten aufzunehmen und den direkten Vergleich mit der *Drosophila*-Tabelle zu ermöglichen.



von reinen Weibchen; bei der 1. Annahme mit nur X- und Y-Chromosomen können keine Intersexe entstehen (Quantitätsverhältnisse der Faktoren der gekreuzten Arten wie bei den *Lymantria*-Rassen sind ausgeschlossen, weil die Resultate in reziproken Kreuzungen identisch sind). Bei der 2. Annahme, die den Verhältnissen der intersexuellen Männchen von *Lymantria* entspricht, also *F* im Y-Chromosom und mehrere Modifikatoren in Autosomen, werden die Experimentalergebnisse am ehesten dargestellt. Es sei also dahingestellt, ob ein *F*-Faktor im Y-Chromosom hier noch vorhanden ist, während solche Gene in den Autosomen sicher vorhanden sind. Ihre verschiedene Zahl in den verschiedenen subtriploiden Typen (3 *A* — 1, 2, 3 usw. Chromosomen) erzeugt die große Variationsbreite der Intersexualität.

Wenn also noch manche Einzelheiten zu klären sind, so hat jedenfalls die triploide Intersexualität einen weiteren Beweis für die quantitative Geschlechtstheorie von GOLDSCHMIDT erbracht.

#### Literatur.

- BANTA, A.: Sex-intergrades in a species of *Crustacea*. Proc. of the acad. of nat. sc. of Washington. 1916.
- BRIDGES, C. B. (1): Triploid intersexes in *Drosophila melanogaster*. Science 54. 1921.
- (2): The origin of variations in sexual and sex-limited characters. Americ. naturalist 56. 1922.
- (3): Sex in relation to chromosomes and genes. Ebenda 59. 1925.
- (4): Haploidy in *Drosophila melanogaster*. Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) 11. 1925.
- FEDERLEY, H. (1): Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 9. 1913.
- (2): Gibt es eine konstant indermediäre Vererbung? Ebenda 37. 1925.
- GOLDSCHMIDT, R.: Bemerkungen über triploide Intersexe. Biol. Zentralbl. 45. 1925.
- und PARISER: Triploide Intersexe bei Schmetterlingen. Ebenda 43. 1923.
- HARRISON, J. W. H.: Studies in the hybrid *Bistoninae*. Journ. of genetics 6. 1916.
- und DONCASTER, L.: *Lycia hirtaria* and *Ithysia zonaria* and their hybrids. Ebenda 3. 1919.
- KUTTNER, O.: Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 2. 1909.
- MALAN, D. E.: Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an STANDFUSSSchen Lepidopteren-Bastarden. Inaug.-Dissertation. Zürich 1917.
- MEISENHEIMER, J. (1): Über die Vererbung von Art und Geschlechtsmerkmalen bei Artbastarden. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges. 1922.
- (2): Die Vererbung von Art und Geschlechtsmerkmalen bei *Biston*-Artkreuzungen. Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol. 41. 1924.
- SCHRADER, F. und STURTEVANT, H.: A note on the theory of sex-determination. Americ. naturalist 57. 1923.
- SEILER, J.: Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. Vortr. i. d. Jahresvers. d. schweiz. naturforsch. Ges. 1926.

- STANDFUSS, M. (1): Experimentelle zoologische Studien. Denkschr. d. schweiz. Ges. d. Naturw. 1908.
- (2): Mitteilungen zur Vererbungsfrage. Mitt. d. schweiz. entomol. Ges. 12. 1914.
- DE LA VAULX, R.: L'intersexualité chez un crustacé cladocère *Daphnia* BAIRD. Bull. scient. de France Belgique 55. 1921.

### 3. Der Gynandromorphismus.

Man kann in Zweifel sein, ob der Gynandromorphismus zu den zygotischen sexuellen Zwischenstufen gehört. Sicher ist er in vielen Fällen zygotisch, da er durch chromosomale Verhältnisse im Augenblick der Befruchtung bedingt sein kann, aber nicht muß. Sexuelle Zwischenstufe kann er aber eigentlich nicht genannt werden, da es sich nicht um eine intermediäre Sexualität des Organismus handelt, sondern um eine Chimäre aus nebeneinander gesetzten männlichen und weiblichen Teilen. Könnte man ein halbiertes männliches Tier mit einem halbierten weiblichen verheilen und träte keine hormonale Beeinflussung der Teile aufeinander ein (s. oben bei Amphibien), so erhielte man ein Gynandromorph. So gehört tatsächlich der Gynandromorphismus nicht zum Gegenstand dieser Arbeit. Da aber ursprünglich Gynandromorphismus und Intersexualität nicht geschieden wurden, und es auch heute noch bedauerlicherweise Forscher gibt, die den Unterschied nicht verstanden haben, so seien ganz kurz die Haupttatsachen verzeichnet, um die Abgrenzung zu ermöglichen.

Wir wissen heute definitiv, hauptsächlich durch die glänzenden Beweise, die MORGAN und BRIDGES bei *Drosophila* erbringen konnten, daß Gynandromorphismus dadurch entsteht, daß auf irgendeine Weise der X-Chromosomenmechanismus so gestört wird, daß an einem Punkt der Entwicklung zwei Zellen entstehen, die 2 X bzw. 1 X enthalten. Alle von diesen abstammenden Zellen sind dann entweder weiblich oder männlich, und so entsteht das geschlechtliche Mosaik. Treten die beiden Kerntypen schon bei der ersten Furchungsteilung auf, so entstehen die gehälfeten Gynandromorphen; treten sie später auf, so entstehen entsprechend feinere Mosaikkombinationen. Daraus ergibt sich der klare Unterschied zwischen Gynandromorphen und Intersexen, den GOLDSCHMIDT (1920) folgendermaßen definierte (s. Abb. 46). „Ein Gynandromorph ist ein räumliches Geschlechtsmosaik, männliche und weibliche Teile liegen entwicklungsphysiologisch gleichwertig nebeneinander. Ein Intersex ist ein geschlechtliches Mosaik in der Zeit, entwicklungsphysiologisch liegen männliche und weibliche Teile hintereinander. Genotypisch ist ein Gynandromorph das Produkt einer Störung des Mechanismus der Geschlechtsverteilung, ein Intersex das Produkt einer Störung der Physiologie der geschlechtlichen Determination. Phänotypisch ist ein Gynandromorph ein

sexuelles Mosaik, ein Intersex aber ein Organismus zwischen den Geschlechtern.“ Abb. 46 verdeutlicht dies, was wir auch so ausdrücken können: Gynandromorph = Mosaik im Raum, Intersex = Mosaik in der Zeit. Links ist die Entwicklung zweier Typen von Gynandromorphen dargestellt; die punktierte Linie stellt die Zellgenerationen männlicher Chromosomenbeschaffenheit dar, die ganze solche weiblicher Beschaffenheit. Beide verlaufen nebeneinander. Rechts findet sich die Darstellung der Entwicklung von Intersexen; das Individuum entwickelt sich zuerst als ♀, dann als ♂ bzw. umgekehrt.

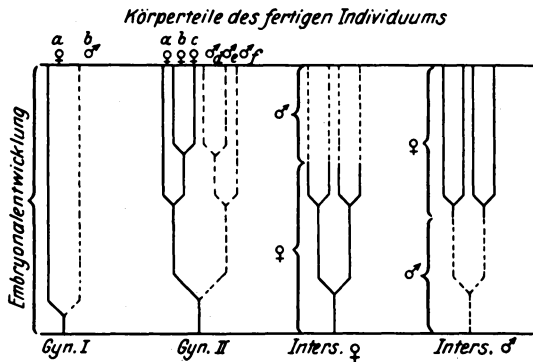


Abb. 46. Gynandrie und Intersexualität.

Die Haupttatsachen zur Orientierung über den Gynandromorphismus sind die folgenden:

1. **Vorkommen.** Gynandromorphismus, etwas bequemer auch Gynandrie genannt, kann bei allen zweigeschlechtlichen Tierformen vorkommen und ist wahrscheinlich auch überall bis zu den Säugetieren hinauf beschrieben. Am häufigsten ist er bei den Arthropoden, wahrscheinlich als Folge des strengen Determinismus ihrer Eier (extreme Selbstdifferenzierung). Literatur bei MORGAN und BRIDGES, wo aber Gynandrie nicht scharf von Intersexualität geschieden ist.

2. **Typus.** Der häufigste Typus ist der bilaterale, halb männlich, halb weiblich. Solche Fälle, etwa bei extrem geschlechtsdimorphen Schmetterlingen, sehen aus, als ob zwei Hälften aneinander geklebt wären. Weniger häufig sind antero-posteriore oder dorso-ventral gehälfete Gynander, ebenso geviertelte und die noch feineren Mosaikmischungen bis zu intimster Durchdringung der Teile. Hierfür eine ungeheuere kasuistische Literatur.

3. **Entwicklungsphysiologie.** Die Regelmäßigkeit des Mosaiks mag durch besondere entwicklungsphysiologische Verhältnisse so gestört werden, daß das Verständnis zunächst schwierig ist. Dahin gehört, daß bei gehälfeten Gynandern während der Entwicklung Zellgruppen auf die andere Seite verlagert werden; oder daß ganze Organe nicht

von den Zellen beider Körperhälften gebildet werden, sondern nur von denen einer Seite, oder daß die zwei verschiedenen geschlechtlichen Hälften eines Organs sich durch Postgeneration oder infolge verschiedener entwicklungsphysiologischer Determinationspunkte als Ganzes entwickeln, so daß beide Organe vollständig vorhanden sind, oder daß die zwei verschiedenen geschlechtlichen Hälften eines Organs sich so entwickeln, daß sie sich gegenseitig stören und Hemmungsbildungen oder Kompromißbildungen zustande kommen; oder daß besondere

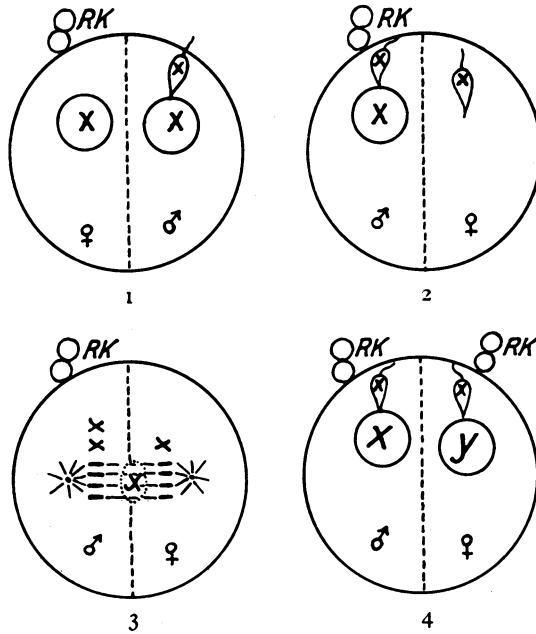


Abb. 47. Vier Möglichkeiten der Entstehung von Gynandromorphen.

Verhältnisse der Entwicklungsphysiologie eines Organs den geschlechtlichen Determinismus verwischen. Mehr oder minder analysierte Beispiele dieser Art finden sich bei *BOVERI*, *MEHLING*, *MORGAN-BRIDGES*, *GOLDSCHMIDT-MACHIDA*, *GOLDSCHMIDT*, *GOLDSCHMIDT-FISCHER*, *GEROULD*<sup>1)</sup>.

4. **Entstehung.** Die Art, wie die abnorme Verteilung der Geschlechtschromosomen zustande kommen kann, ist eine sehr verschiedene. Die folgenden Möglichkeiten sind vielleicht in der Natur verwirklicht; für einige liegt der Beweis vor (siehe Abb. 47). 1. Typus *BOVERI*. Die Befruchtung tritt nach einer Teilung des Eikerns ein; nur ein Kern wird befruchtet und teilt sich diploid weiter, der andere

<sup>1)</sup> Eine Analyse eines außerordentlich großen Materials vom Seidenspinner durch *GOLDSCHMIDT* u. *KATSUKI* ist im Druck.



haploid. Bei Formen mit männlicher Parthenogenese, wie die Biene, können so gehäufte Gynander erscheinen, bei weiblicher Parthenogenese ebenfalls, falls weibliche Heterogamie vorliegt. 2. Typus Morgan I. Der Eikern wird befruchtet und ein zweiter Spermakern wird zu einem Furchungskern. 3. Typus Morgan II. Bei der ersten (oder einer späteren) Kernteilung eines 2 X-Eies geht ein X-Chromosom verloren und zwei Zellen mit zwei X bzw. einem X entstehen. Dies scheint der häufigste Typus bei *Drosophila* zu sein, wie die Analyse mit Verwendung von in den X-Chromosomen gelagerten Genen zeigt. Als Untertyp dieses Falles wären solche zu nennen, in denen besonders günstige Voraussetzungen für abnorme Chromosomenverteilung dadurch gegeben sind, daß das Ei von Anfang an eine irreguläre Chromosomenkonstitution hat, z. B. durch non-disjunction oder partielle und ganze Triploidie. 4. Typus Doncaster. Es werden zweikernige Eier abnormerweise gebildet. Wenn nach den Reifeteilungen (was in 50 vH der Fälle bei weiblicher Heterogamie zu erwarten ist) ein X- und ein Y-Kern vorhanden sind, so ergibt die Befruchtung einen XX- und XY-Kern. Bei männlicher Heterogamie wären die beiden Eikerne X und die Befruchtung mit je einem X- und Y-Spermium ergäbe das gleiche Resultat. Wahrscheinlich ist dies der häufigste Typus für Schmetterlinge. Literatur bei MORGAN-BRIDGES und GOLDSCHMIDT (1923)<sup>1)</sup>.

5. **Verursachung.** Die primäre Ursache für die Gynandrie nach diesen Typen kann eine phänotypische und eine genetische sein. Phänotypisch hieße in diesem Fall, daß irgendeine unbekannt im Ei gelegene Ursache, also ein Zufall, die abnorme Kernteilung usw. bedingt. Genetisch wäre es, wenn z. B. abnorme Chromosomenkonstitution bei der Befruchtung die normale Ursache wäre, oder wenn eine erbliche Anomalie die für den Boveri- und Doncastertyp erforderlichen Kernverhältnisse bedingte. Experimentell, also phänotypisch, induzierte Gynandrie will MAVOR durch Wirkung von Röntgenstrahlen erzielt haben.

6. **Erblichkeit.** Es gibt Fälle von erblicher Gynandrie, d. h. dem regelmäßigen Auftreten eines gewissen Prozentsatzes von Gynandern in einzelnen Stämmen von Schmetterlingen (siehe GOLDSCHMIDT-FISCHER, COCKAYNE). Es scheint, daß dies besonders häufig bei dem Seidenspinner vorkommt. (Genauer Bericht von GOLDSCHMIDT und KATSUKI in Vorbereitung.) Hier ist eine Analyse dadurch möglich, daß auch somatische, nicht geschlechtsgebundene Charaktere sich an den Mosaikbildungen beteiligen. Das Erbliche muß deshalb eine Neigung zur abnormen Verteilung mehr als eines Chromosoms (mindestens X und

<sup>1)</sup> Eine Analyse eines außerordentlich großen Materials vom Seidenspinner durch GOLDSCHMIDT u. KATSUKI ist im Druck.

I Autosom) sein, oder aber die Zweikernigkeit des Eies nach DONCASTER oder BOVERI. Auch bei den gynandrischen Bienen des EUGSTERSTOCKES liegt jedenfalls Erbllichkeit vor (siehe BOVERI).

**7. Kombination mit Intersexualität.** Beim Kapitel triploide Intersexualität wurde bereits gezeigt, daß eine Möglichkeit besteht, daß sich Intersexualität und Gynandromorphismus kombinieren.

Wir verweisen nochmals auf eine frühere Bemerkung, betreffend Autoren, die glauben, Gynandromorphismus durch halbseitige Rasur maskulinisierter Hennen erzielt zu haben, ohne zu verstehen, was Gynandromorphismus bedeutet.

#### Literatur.

- BOVERI, Th.: Über die Entstehung der EUGSTERSCHEN Zwitterbienen. Arch. f. Entwicklunsmech. d. Organismen **41**. 1915.
- COCKAYNE, E. A.: Gynandromorphism and kindred problems. Journ. of genetics **5**. 1915.
- DONCASTER, L.: On the relations between chromosomes, sex-limited transmission etc. Ebenda **4**. 1914.
- GEROULD, J. H.: A right and left gynandromorph of the alfalfa butterfly. Journ. of exp. zool. **42**. 1925.
- GOLDSCHMIDT, R. (1): Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin: Bornträger 1920.
- (2): Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis des Gynandromorphismus. Biol. Zentralbl. **43**. 1923.
- und MACHIDA: Zwei eigenartige Gynandromorphe des Schwammspinners *Lymantria dispar* L. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **28**. 1922.
- und FISCHER: Über erblichen Gynandromorphismus. Roux' Archiv f. Entwicklunsmech. d. Organismen. 1926.
- MEHLING, E.: Über die gynandromorphen Bienen des EUGSTERSCHEN STOCKES. Verhandl. d. phys.-med. Ges. Würzburg **43**. 1915.
- MORGAN, Th. H.: An alternative interpretation of gynandromorphism in Insects. Science **21**. 1905.
- und BRIDGES, C. B.: The origin of gynandromorphs. Carnegie inst. publ. **278**. 1919.

## Namenverzeichnis.

Alle Zahlen beziehen sich auf Seitenzahlen, alle Zahlen mit einem \* dahinter auf Literaturangaben.

- Abderhalden 304\*. 434.  
501  
Abelous, J. E. 542. 535.  
544\*.  
Accoyer 403\*.  
Ackermann, D. 268.  
271. 304\*.  
Aderhold, R. 176. 240\*.  
Afzelius, R. 352\*.  
Ahrend 132.  
Albrecht 274. 304\*.  
Alvarido 403\*.  
van Ameyden, W. P.  
240\*.  
Ambronn, H. 216. 240\*.  
Amino, M. 411\*.  
Andersen 261. 304\*.  
Andrews, F. M. 170.  
241\*.  
Annett 304\*.  
Arisz 106. 115\*.  
Armstrong 287. 290.  
304\*.  
Arnaud 304\*.  
Arnolds, J. 481. 482.  
482. 483f. 499\* 500\*.  
Abb.  
Aron, M. 614. 631\*.  
Artom, C. 320. 352\*.  
545\*.  
Ascham, Leah 534. 552\*  
Aschoff, L. 536. 545\*.  
Asher, L. 537. 538\*.  
539. 540. 541. 543.  
544. 545\*.  
Ashworth 666.  
Aubertin, C. H. 533.  
545\*.  
Austin, J. H. 541. 546\*.  
Avel, M. 359. 364. 378.  
379. 388. 390. 403\*.  
Avenarius, R. 238.  
Bach, H. 156. 157. 158.  
241\*.  
Bache-Wiig, S. 403\*.  
Bacot 605.  
Baker, J. R. 647. 652.  
655\*.  
Bakker, A. 111. 115\*.  
Balley 655\*.  
Baltzer 558. 600. 656.  
Bamberger 259. 274.  
275. 304\*.  
Bannert, O. 163. 201.  
202. 203. 241\*.  
Banta, A. 678\*.  
Baranetzki, J. 146. 181.  
182. 186. 192. 193.  
213. 214. 215. 217.  
218. 237. 240. 241\*.  
Barbieri 262. 309\*.  
Barcroft, H. 545\*.  
Barcroft, J. 515. 528.  
529. Abb. 530. 531.  
532. 537. 545\*.  
Barendrecht 286. 304\*.  
Barger, G. 304\*.  
Barth, R. 225. 241\*.  
Bascoer 644.  
Bässler, F. 194. 241\*.  
Baumann 304\*.  
Bautzmann 534. 545\*.  
Bayer, R. 541. 545\*.  
Bechamp 260. 304\*.  
Beekmann, W. E. 169.  
241\*.  
Bèlař 311. 353\*.  
Belling 316. 324. 329.  
330f. 338. 353\*.  
Benecke 91\*.  
Benedict 495.  
Benesch 267. 304\*.  
Bénoit, F. 639. 641\*.  
Berg, W. 403\*.  
Bergeot 387. 412\*.  
Bergh 258. 304\*.  
Berhamp 260. 304\*.  
Bernard, Cl. 440.  
Bernet 543. 546\*.  
Bernhard, F. 534. 546\*.  
Bernstein, J. 421. 430.  
500\*.  
Beszsonoff 310\*.  
Beyer, A. 4. 5. 6. 9. 10.  
16. 38. 39. 40. 91\*.  
Beyerinck 304\*.  
Bhattachaoya, D. R.  
403\*. 407\* 412\*.  
Bianchi, A. 514\*.  
Biedermann, W. 13.  
416ff. 419. 446. 493f.  
494. Abb., 500\*.  
Bieling, R. 515. 532.  
546\*.  
Bierry, H. F. 304. 544.  
546\*.  
Bischoff, H. 241\*.  
Bissonette, Th. H. 655\*.  
Bizzozero 530. 546\*.  
Blaauw A. H. 23. 89.  
91\*. 95ff. 97. 98. Abb.  
99. Abb., 100. 100.  
Abb., 101. 102. 103.  
104. 106. 108. 111.  
112. 113. 114. 115.  
115\*. 147. 155. 241\*.  
Blackburn 346. 353\*.  
Blackford, Launc. M.  
534. 535. 548\*.  
Blakeslee, A. F. 314.  
317. 318. 320. 321.  
324. 326. Abb. 329.  
330f. 331. Abb. 337.  
Abb. 338. 339. 340.  
341. Abb. 353\*.  
Bleier, H. 318. 346. 356\*.  
Blum 143. 144. 145.  
234. 238. 254\*.  
Bocon 506.  
Bodanski 274. 308\*.  
Boedyn 317. 353\*.  
Bokorny 304\*.  
Bolt, N. A. 532. 546\*.  
Bond, C. J. 645. 655\*.

- Bonem 272. 305\*.  
 Bonnevie 653.  
 Bonnier, G. 342. 353\*.  
 Borgerstam 316. 353\*.  
 Boring 641.  
 Born, A. 230. 241\*.  
 Bose, J. C. 76. 80. 91\*.  
 92\*. 209. 241\*.  
 Bottazzi, F. 533. 539.  
 418. 424. 429. 500\*.  
 546\*.  
 Bourdin 412\*.  
 Boussingault 284. 304\*.  
 Boveri 311. 320. 683\*.  
 353\*.  
 Bovero, A. 403\*.  
 Bowen, R. H. 363. 364.  
 365. 370. 371. 372.  
 375. 377. 378. 379.  
 381. 382. 385f. 387.  
 388. 391. 395. 396.  
 397. 401. 402. 403\*.  
 404\*.  
 Boysen-Jensen, O. 17.  
 18. 19. 20. 21. 22.  
 23. 24. 25. 26. 29.  
 33. 34. 37. 39. 50.  
 89. 92\*. 110. 115\*.  
 241\*.  
 Brake 558. 598.  
 Brambell, F. W. R. 377.  
 378. 388. 397. 404\*.  
 412\*.  
 — R. 403\*.  
 Brandt, E. 531. 546\*.  
 Brantlecht 308\*.  
 Brauner, Leo 26. 27. 28.  
 29. 33. 34. 35. 36. 50.  
 86. 92\*. 95ff. 107.  
 108. Abb. III. 112.  
 113. 115\*. Abb. 135.  
 135. Abb. 137. 208.  
 241\*.  
 Bremekamp, C. E. B.  
 169. 173. 176. 210.  
 214. 217. 218. 219.  
 241\*.  
 Bremer, G. 346. 353\*.  
 Bridges, C. B. 318. 320.  
 341. 343. 354\*. 656.  
 657. 678. 679. 680.  
 683\*.  
 Brinkmann, A. 545. 546\*.  
 Briquet, J. 225. 241\*.  
 Brouha, L. 525. 546\*.  
 Brouwer, G. 199. 241\*.  
 Bruck, C. W. 194. 241\*.  
 Bücher, H. 120. 161.  
 Abb. 162. 164. 165.  
 241\*.  
 Buchner, W. 417. 428.  
 v. Buddenbrock, W. 128.  
 147. 176. 242\*.  
 Buder, J. 100. 122. 153.  
 242\*.  
 Buetow 304\*.  
 Bulgak, J. 516. 523.  
 524. 532. 546\*.  
 v. Bunge, G. 535\*.  
 Burian, R. 512\*.  
 Burns, D. 304\*.  
 — R. R. 631\*.  
 Burow, R. 546\*.  
 Butkewitsch, W. 268.  
 281. 282.  
 Burton-Opitz, R. 517.  
 546\*.  
 Cabanier, H. 545.  
 Mc Callnus 13.  
 Camus, L. 545\*.  
 Mc Cance 262. 290. 304\*.  
 Capezzuoli 512. 546\*.  
 Caridroit 655\*.  
 Carpenter, H. Ch. 535.  
 546\*.  
 Castaro 252\*.  
 Castoro 145. 267. 268.  
 309\*.  
 Cathcart, E. P. 495.  
 513\*.  
 Champy, Ch. 614. 629.  
 631\*. 638. 641\*. 645.  
 655\*.  
 Chapman, R. C. 242\*.  
 Charrin, A. 304. 541.  
 546\*.  
 Chassevant 309\*.  
 Chauveau 495.  
 Chevallier, P. 540. 546\*.  
 Chlopin 403\*.  
 — M. G. und L. A. 403\*.  
 Choix 212.  
 Cholodny, N. 4, 7, 8, 16.  
 41. 42. 43. 44. 45.  
 50. 87. 89. 92\*. 127.  
 131. 132. 133. 137.  
 242\*. 404\*.  
 Christiansen, M. 240\*.  
 Ciaccio 365. 366.  
 Ciesielki, H. 123. 125.  
 143. 242\*.  
 Clara, M. 404\*.  
 Clark, O. L. 210. 242\*.  
 Clausen, R. E. 318. 345.  
 354\*.  
 Clausen, J. 318. 354\*.  
 Clementi, A. 264. 274.  
 284. 305\*.  
 Mc Clendon 132. 248\*.  
 Cockayne, E. A. 600.  
 602\*. 683\*.  
 Cohnheim 439. 448. 449.  
 Cook, W. R. J. 242\*.  
 Copeland, E. B. 140.  
 147. 204. 242\*.  
 Cori, G. 546\*.  
 Corper, H. J. 512. 546\*.  
 Correus, C. 242\*. 330.  
 342. 354\*.  
 Corti, A. 404\*.  
 Corthy, P. 278. 279. 294.  
 295. 299. 306\*.  
 Courier, R. 387. 389.  
 404\*.  
 Cowdry 357. 358. 361.  
 365. 371. 373. 387.  
 389. 402\*. 405\*.  
 Cramm 283. 310\*.  
 Crew, F. H. E. 555. 613.  
 Curtius, F. 270. 271.  
 307\*.  
 Czapek, Fr. 123. 125.  
 146. 152. 158. 168.  
 169. 170. 173. 180.  
 191. 195. 209. 235.  
 237. 242\*. 305\*.  
 Da Fano, C. 360. 387.  
 392. 406\*.  
 Dakin 263. 264. 265.  
 268. 274. 305\*.  
 Daugeard, P. A. 363.  
 371. 405\*.  
 Danilavsky 417. 443f.  
 500\*.  
 Danoff, N. 535. 536.  
 537. 543. 546\*.  
 Darwin, C. 123. 217.  
 242\*.  
 — F. 123. 242\*.  
 Dastre, A. 536. 546\*.

- Dauphinee 264. 306\*.  
 Davies, C. J. 646. 655\*.  
 De Candolle 95. 96. 97.  
   115\*.  
 Delauney, H. 543. 546\*.  
 Demianowsky, S. 512\*.  
 Denham, H. J. 346. 354\*.  
 Dernby, K. 305\*.  
 Dewers, F. 123. 125.  
   243\*.  
 Deeffenbach, H. 655\*.  
 Dietrich-Smith 365. 366  
   406\*.  
 Digby 317. 318. 354\*.  
 Dillewijn, C. van 115\*.  
 Dixon 77. 99\*.  
 Doncaster, L. 653. 655\*.  
   660.  
 Dorety, A. 163. 243\*.  
 Downs, A. W. 544. 547\*.  
 Dox 271. 305\*.  
 Drechsel, E. 20. 21. 29.  
   33. 34. 260\*. 305\*.  
 Dreibach, M. 533.  
   547\*.  
 Drew, A. H. 389. 405\*.  
 Dröge, R. 534. 547\*.  
 Dubois, M. 538. 545\*.  
 Duboscq 405\*.  
 Ducuing, J. 536. 544.  
   548\*.  
 Duesberg, J. 378. 402\*.  
   405\*.  
 Dufour, J. 164. 243\*.  
 Dunn 261. 305\*.  
 Duván-Cao, M. 517.  
  
 v. Ebner, V. 416. 436.  
   438. 447. Abb. 463.  
   468. 471. 472. 477.  
   479. 480. 493. 500\*.  
 Ebnoether, G. 546\*.  
 Eddy, N. B. 544. 547\*.  
 Edlbacher, S. 264. 268.  
   272. 305\*.  
 Effront, J. 305\*.  
 Ehrlich, P. 530. 547\*.  
 Elevation, F. 169. 170.  
   243\*.  
 Eliasberg, M. 530. 547\*.  
 Embden, G. 466. 467.  
   495. 501\*.  
 Emberger, L. 363. 405\*.  
   406\*.  
 Emeljanov, P. 538. 539.  
   547\*.  
 Engeland, R. 270. 305\*.  
 Engelmann, Th. W. 429  
   433. 447. 459. 500\*.  
 Engler, A. 143. 160.  
   164. 165. 243\*.  
 Eppinger, H. 305\*. 542.  
   542\*. 547\*.  
 Epstein, A. 305\*.  
 Erban, M. 229. 243\*.  
 Erlandsen, 496. 500\*.  
 Ernst, A. 354\*.  
 — Z. 542. 547\*.  
 Escher 365.  
 Ewart, A. J. 164. 165.  
   243\*.  
 Faber 200.  
 Falk, K. G. 305.  
 Fananas, J. R. 383.  
   406\*.  
 Farnham 317. 329. 330f.  
   338. 353\*.  
 Fauré-Fremiet 371. 406\*.  
 Fearon, W. 287. 290.  
   305\*.  
 Fechner 154.  
 Federley, H. 318. 341.  
   342. 354\*. 656. 657.  
   662. 678\*.  
 Fell, H. B. 641\*.  
 Fick, L. 375. 547\*.  
 Ficket 406\*.  
 Figdor, W. 163. 211.  
   243.  
 Finesilver, E. M. 536.  
   549\*.  
 Finlay, C. F. 638. 641\*.  
 Fischer, A. 200. 201.  
   243\*.  
 — E. 282. 305\*.  
 — W. H. 502\*.  
 — 682.  
 Fiske 305\*.  
 Fitting, H. 1. 17. 18. 20.  
   21. 24. 26. 53. 69.  
   70. 77. 78. 82. 84.  
   85. 92\*. 96. 115\*.  
   128. 145. 146. 150.  
   151. 152. 153. 154.  
   155. 157. 158. 159.  
   173. 180. 202. 240\*.  
   243\*.  
 Foa, P. 547\*.  
 Fosse, R. 261. 272. 277.  
   278. 279. 287. 288.  
   289. 292. 299. 300.  
   305\*. 306\*.  
 Fourcroy 259.  
 Fowler, J. L. 539.  
   551\*.  
 François-Franck, Ch. A.  
   514\*.  
 Frank, A. B. 117. 123.  
   168. 181. 185. 201.  
   233. 234. 243\*.  
 Frazier 540. 550\*.  
 Freundlich 130.  
 Frey, E. 525. 532. 547\*.  
   552.  
 Freytag, F. 540\*.  
 Friederichs, G. 406\*.  
 Friesen, G. 127. 243\*.  
 Fröhlich, A. 497. 500\*.  
 Fronin, A. 545\*.  
 Fühner, H. 306\*.  
 Fuhrmann, O. 631\*.  
 Fukushi, M. 538. 550\*.  
 Fünfstück, M. 202. 243\*.  
 Fürth, O. 417. 428. 429.  
   435. 436. 442. 465.  
   500\*.  
 Gabanier, H. 533. 546\*.  
 Gabbi, N. 538. 547\*.  
 Gambarati 540. 547\*.  
 Gasser 425. 501\*.  
 Gatenby 375. 376. 377.  
   378. 379. 380. 381.  
   406\*. 407\*. 413\*.  
 Gates, R. R. 354\*.  
 Gaulhofer, K. 129. 243\*.  
 Gaze 275. 306\*.  
 Gegenbaur, S. C. 505.  
   547\*.  
 van Gehuchten, A. 418.  
   419. 447. 470. 501\*.  
 v. Gelei 401. 407\*.  
 Gellhorn 434. 435. 441.  
   501\*.  
 Gerassimow 315. 320.  
   354\*.  
 Gerhardt, K. 176. 243\*.  
 Gerould, J. H. 683\*.  
 v. Gescher, N. 244\*.  
 Giesenhagen, K. 231.  
   244\*.

- Gilbert 308\*.  
— A. 547\*.  
Giltay, E. 122. 123.  
153. 244\*.  
Gil y Gil, C. 407\*.  
Girond 362. 407\*.  
Gley, E. 545\*.  
Goebel, K. 52. 92\*. 143.  
163. 166. 168. 193.  
194. 201. 202. 203.  
204. 216. 222. 223.  
224. 225. 228. 229.  
240\*. 244\*. 317.  
354\*.  
Goldschmidt, R. 343.  
354\*. 556. 557. 558.  
573. 583. 587. 589.  
590. 592. 596. 597.  
598\*. 603. 608\*. 612.  
613. 617. 622. 623.  
630. 631\*. 635. 641\*.  
647. 654. 655\*. 658.  
659. 670. 672. 673.  
674. 676. 678\*. 682.  
683\*.  
Golgi 366. 468. 469.  
471.  
Gonnermann 306\*.  
Goodale 638.  
Goodspeed, T. H. 354\*.  
Goris 275. 278. 279. 294.  
299. 306\*.  
Gothan, W. 232. 244\*.  
Göthlin, G. F. 425. 501\*.  
Gottlieb 306\*.  
Goto, R. 540. 547\*.  
Gradmann 45. 46. 47.  
48. 49. 51. 89. 90.  
92\*. 134. 135. 136.  
Abb. 137. 138. 139.  
147. 148. 170. 175.  
208. 212. 214. 215.  
216. 218. 219. 220.  
221. 229. 244\*.  
Grafe, V. 129. 145. 244\*.  
Grassé, P. P. 405. 407\*.  
Grassi 633. 639. 641\*.  
Greenwood A. W. 641\*.  
Gregory 317. 354\*.  
v. Griesheim 50.  
Groschowsky 88.  
Grossenbacher, H. 535.  
538. 547\*.  
Grottian, W. 145. 244\*.  
Grynfeldt, E. 407\*.  
Gueylard, Fr. 506. 547\*.  
Guggenheim, M. 306\*.  
Guhmann, H. 191. 244\*.  
Guillemonat, A. 513.  
548\*.  
Guilliermond, A. 363.  
371. 372. 407\*. 408\*.  
Gulland, G. L. 537.  
550\*.  
Gutherz, S. 419. 501\*.  
Guthrie, M. J. 408\*.  
Gutknecht 544. 546\*.  
Gutmann 308\*.  
v. Guttenberg, H. 108.  
111. 112. 115\*. 123.  
124. Abb. 127. 209.  
210. 244\*.  
Haberlandt, G. 2. 49.  
51. 69. 70. 76. 78.  
80. 83. 90. 92\*. 123.  
126. Abb. 127. 128.  
129. 146. 160. 161,  
226. 245\*.  
Hagihara, J. 512\*.  
Haire, A. A. 245\*.  
Håkansson 355\*.  
Haldane 600. 602\*.  
Hambly 289. 310\*.  
Hanak, A. 548.  
Hansgirk, A. 202. 245\*.  
Hansteen-Cranner 489.  
501\*.  
Harder, R. 146. 245\*.  
Hargis, E. H. 515. 525.  
548.  
Harkavi, J. 548\*.  
Harms, W. 614. 619.  
631\*.  
Harrison 346.  
—, J. W. H. 601. 602\*.  
657. 660.  
Härtel, J. 433. 501\*.  
Hartig, R. 165. 245\*.  
266. 306\*.  
Hartmann, F. A. 525.  
548\*.  
— M. 422.  
Harvey, L. A. 408\*.  
409\*.  
Hedin, S. G. 258. 260.  
306\*. 513. 548\*.  
Heeres, P. A. 533. 546\*.  
Heger 530. 548\*.  
Heidenhain, M. 420.  
423. 462. 468. 476.  
501\*.  
Heilbronn 194. 245\*.  
Heinricher, E. 190. 245\*.  
Helleberg, K. 308\*.  
Helly, K. 508. 508\*.  
543\*.  
Henle, L. 515. 548\*.  
Henn, Ch. 534. 548\*.  
Henneguy, L. F. 409\*.  
Hennig, E. 230. 245\*.  
Herbert 77. 83. 92\*.  
Hering, G. 169. 245\*.  
Hermann, L. 417. 501\*.  
Herny 169. 245\*.  
Herrick 304\*.  
Hertwig, R. 320. 613,  
624. 631\*.  
Herzen, A. 545\*.  
Herzfelder, H. 204. 245\*.  
Herzog, W. 124. 125.  
245\*.  
Hieuille 287. 306\*.  
Hilburg, C. 199. 245\*.  
Hiley, W. E. 156. 245\*.  
Hill, L. W. 425. 428.  
501\*. 532. 548\*.  
Hino, S. 271. 306\*.  
Hirsch, G. C. 369. 387.  
402. 409\*.  
Hirschler, J. 368. 369.  
370. 371. 376. 383.  
401. 409\*.  
Höber, R. 130. 245\*. 497.  
van 't Hoff 157.  
Höfler, K. 200. 245\*.  
Hofmeister, F. 123. 233.  
245\*. 287. 300. 417.  
439f. 501\*.  
Holloway, J. K. 534.  
534. 548\*.  
Holmgren, E. 368. 419.  
447. 459. 468. 469.  
470. Abb. 471. 473.  
Abb. 474. 475. 476.  
Abb. 477. 478. 479.  
Abb. 501\*.  
Holtz, J. 270. 306\*.  
Hoppe-Seyler 288. 304\*.  
Howell, W. Th. 530.  
548\*.

- Howland, Ruth, B. 401.  
409\*.
- Hunter, A. 264. 283.  
306\*.
- Huntingford 360.
- Hurst, Ch. Ch. 355\*.
- Hürthle, K. 419. 421.  
429. 449 Abb. 451.  
453. 454 Abb. 455.  
472. 501\*.
- Huxley, J. S. 608\*. 633\*.
- Hyman, O. W. 369.  
409\*.
- Ijlin, Ch.D. 13. 417. 502\*.
- Inlow, W. 548\*.
- Inouye 306\*.
- Isaak 515. 533. 546\*.
- Ishimaru, Th. 387. 409\*.
- Iwanow, N. 272. 273.  
275. 276. 279. 288.  
291. 292. 293. 294.  
295. 296. 297. 300.  
301. 306\*. 307\*.
- Jaccard, P. 143. 160.  
164. 171. 245\*.
- Jacobs, W. 357ff. 369.  
387. 409\*.
- Jacoby, M. 273. 307\*.
- Jacquemard 307\*.
- Jaloustre 268. 307\*.
- Janisch, E. 501\*.
- Janse, J. M. 178. 245\*.
- Jansen 272. 307\*.
- Jasswain, G. 388. 389f.  
390. 391. 394. 409\*.
- Jennings, H. S. 176.  
246\*.
- Jensen, P. 176. 177.  
245\*. 420. 501\*.
- Johikawa 346. 355\*.
- Jolles, A. 261. 307\*.
- Jollos 312. 355\*.
- Jones 167 Abb. 246\*.  
512\*.
- Jordan, H. E. 409\*.  
531\*.
- Jost, L. 49. 57. 67. 69.  
74. 91\*. 92\*. 113.  
114. 115\*. 120. 123.  
125. 128. 129. 130.  
133. 143 Abb. 147.  
148. 158. 159. 160.
180. 181. 184. 195.  
199. 200. 205. 206.  
208. 223. 235. 237.  
239. 240\*. 246\*.
- Joyet-Lavergne 371.  
409\*.
- Julow, W. 542. 545.  
549\*.
- Kahn 497. 502\*.
- Karpetschenko 346.  
355\*.
- Karpova, L. 359. 361.  
362. 365. 366. 379.  
410\*.
- Karsner 305\*. 532. 548\*.
- Karsten, G. 121. 246\*.  
250\*.
- Katsuki 682.
- Kawamura, K. 543. 548\*.
- Keilin 605. 607\*.
- Keller, K. 643. 644. 655\*.
- Kenkel, J. 157. 246\*.
- Kerner 246\*.
- Kerstan 144. 199 Abb.
- Kidston, R. 230. 246\*.
- Kiesel, A. 257ff. 259.  
262. 265. 268. 269.  
270. 271. 272. 275.  
276. 278. 279. 282.  
284. 291. 294. 295.  
299. 307\*.
- Kikkgi 271. 307\*.
- Kiliara, H. 355\*.
- King, John H. 543.  
548\*.
- , S. D. 410\*.
- Kinoshita 301. 307\*.
- Klebs, G. 118. 166. 176.  
190. 192. 246\*.
- Af Klercker 204. 246\*.
- Kniep, H. 153. 154. 155.  
168. 180. 189. 246\*.
- Knight 119. 122. 125.  
233. 247\*.
- Knoche, V. 480 Abb.  
481. 502\*.
- Knoll, F. 247\*.
- Kobayashi 544. 546\*.
- Kohl, F. G. 144. 247\*.
- Köhler, O. 176. 247\*.
- Kolatcev 367. 370. 410\*.
- Kölliker, A. 418. 419.
447. 451. 461. 476.  
478. 479. 480. 502\*.  
530. 532. 548\*.
- Kolliner, M. 410\*.
- Kolmer 410\*.
- Koltzoff 422. 502\*.
- Komingsberger, V. J.  
115\*. 146. 171. 172.  
175. 210. 247\*.
- Kopsch 358. 359. 360.  
387. 388. 392. 410\*.
- Koriba 168. 247\*.
- Košanin, U. 191. 203.  
247\*.
- Koscheleff, M. A. N.  
533. 548\*.
- Kosminsky 597.
- Kossel, A. 258. 261.  
264. 265. 268. 270.  
271. 307\*.
- Kossowicz 307\*.
- Kotte, Walter 166. 176.  
247\*.
- Krabbe 168.
- Kraus, Gr. 145.  
— S. 247\*.
- Krause, B. 506.
- Krediet, G. 646. 655\*.
- Kreide 128.
- Krjatschenko, M. D. D.  
410\*.
- Krone 210.
- Krones, F. E. 247\*.
- v. Krüger, F. 513. 548\*.
- Krumbhaar, E. B. 532.  
540. 548\*. 549\*. 550\*.
- Kuhn, R. 307\*.
- Kühne 416. 417. 418.  
419.
- Kull, H. 410\*.
- Kultschitzky, N. 510.  
548\*.
- Kuschakewitsch, S. 612.  
615. 632.
- Kupfer 538.
- Kurlow 534. 548\*.
- Kurono 307\*.
- Kürz 666.
- Küster, E. 160. 167.  
168. 247\*.
- Kutscher, F. 258. 261.  
263. 267. 270. 304\*.  
307\*.

- Kuttner, O. 657. 678\*.  
 Kuy, L. 166. 247\*.
- Labrun, R. P. de José 410\*.  
 Ladreyt, F. 410\*.  
 Lamprecht 232\*.  
 Landsiedl, A. 259. 304\*.  
 — 274. 275.  
 Lang 230.  
 — S. 307\*.  
 — R. S. 525. 548\*.  
 — W. H. 246\*.  
 Lapicque, L. 513. 547\*.  
 548\*.  
 Latimer, B. A. 506.  
 550\*.  
 Laudenschach, J. 537.  
 549\*.  
 Lavier, G. 410\*.  
 Ławaczek 167.  
 Leake, Ch. D. u. E. W. 544. 549\*.  
 Leavenworth 308\*.  
 Lehmann, E. 143. 247\*.  
 225. 317. 345. 355\*.  
 Leitgeb, H. 166. 247\*.  
 Lenz 457. 560. 589. 599\*.  
 Lepehne, G. 533. 549\*.  
 Lepeschkin, W. W. 196.  
 200. 247\*.  
 Lereboullet, P. 547\*.  
 Leri, A. 514\*.  
 Levene 307\*. 495. 512.  
 549\*.  
 Levi, F. 632.  
 Levine, L. 544. 546\*.  
 Levy, A. 512. 550\*.  
 613.  
 Lewitsky, G. 410\*.  
 Lewy, F. H. 410\*.  
 Lidforss, B. 190. 191.  
 227. 247\*.  
 Liesegang 209.  
 Lieske 72. 81. 92\*.  
 Lillie, F. R. 555. 643.  
 645. 655\*.  
 Lindenbergh, M. 411\*.  
 Lindner, P. 307\*.  
 Linsbauer, K. 69. 122.  
 129. 145. 219. 221.  
 247\*. 248\*.  
 Lintwarew, J. 530. 549\*.  
 Lippich 261. 308\*.
- Lippschütz, A., 638. 654.  
 655\*.  
 Little 653.  
 Loeb, J. 147. 157. 248\*.  
 — L. 274. 308\*.  
 — W. 308\*.  
 Loew, O. 260. 308\*.  
 Löffler, W. 308\*.  
 London 265. 308\*.  
 Lorrain-Smith 365.  
 Lossen 267. 308\*.  
 Löw, K. 248\*.  
 Ludford, D. R. 373.  
 374. 376. 377. 383.  
 384. 387. 388. 389.  
 392. 396. 399. 407\*.  
 411\*. 414\*.  
 Ludwig, K. 248\*.  
 Luik, J. M. 274. 283.  
 308\*.  
 Lullies 497. 502\*.  
 Lundegarh 108. 109.  
 Abb. 115. 140. 142.  
 146. 150. 158. 159.  
 163. 181. 182. 185.  
 186. 187. 188. 192.  
 193. 195. 205. 248\*.  
 Lutz, H. 411\*.  
 — L. 248\*.  
 Lux 209.  
 Luxemburg 170. 248\*.  
 Luzzatti 539. 552\*.
- Macht, D. J. 536. 549\*.  
 Mack, E. 290. 308\*.  
 Macklin, M. Th. 645.  
 655\*.  
 Magnan, A. 506. 549\*.  
 Magnus, R. 512. 517.  
 549\*. 550\*.  
 Magnus Levy, A. 513.  
 549\*.  
 Maillefer, A. 133. 140.  
 141 Abb. 142. 146.  
 156. 235. 237. 248\*.  
 Mainx 177. 250\*.  
 Malan, D. E. 659. 678\*.  
 Mall, P. F. 510. 549\*.  
 Mandel 512. 549\*.  
 Mangendt, G. 372. 411\*.  
 412\*.  
 Mangold 69. 83. 84. 85.  
 92\*.
- Mangold, E. 239. 246\*.  
 248\*.  
 Manley, O. F. 543. 549\*.  
 Mann 318. 354\*.  
 — J. C. 515. 525. 537.  
 548\*. 549\*.  
 Marchal, El. 316. 317.  
 320. 328. 355\*.  
 — Em. 316. 317. 320.  
 328. 355\*.  
 Marcus, H. 430f. 431  
 Abb. 432. 476. 502\*.  
 Marey 478\*.  
 Marnie, D. 543. 549\*.  
 v. Marilaun, A. 246\*.  
 Marino, S. 542. 549\*.  
 Marklund, G. 158. 248\*.  
 Marshall, E. K. jr. 272.  
 308\*.  
 Masivé 275. 306\*.  
 Mason-Jones, A. J. 164.  
 165. 243\*.  
 Massart, J. 123. 177.  
 248\*.  
 Massenti 411\*.  
 Masson, M. P. 411\*.  
 Mataar 286. 308\*.  
 Maupas 611.  
 Mehling, E. 683\*.  
 Mehra, H. R. 411\*.  
 Meigs, E. B. 422 Abb.  
 434. 435. 461. 472.  
 502\*.  
 Meischke, P. 248\*.  
 Meisenheimer, J. 602\*.  
 614. 632\*. 657. 660.  
 662. 678\*.  
 Melin, E. 308\*.  
 Mendel, L. B. 545\*.  
 Messerli 540. 546\*.  
 Metz, C. W. 355\*.  
 Metzner, P. 113. 114.  
 115\*. 177. 248\*.  
 Meves 378.  
 Meyer, A. W. 536. 549\*.  
 — H. H. 497. 500\*.  
 Meyerhof, O. 425. 426.  
 427. 428. 502\*.  
 Michaelis 316. 355\*.  
 Mieke, H. 42. 156. 239.  
 248\*.  
 Miescher, F. 506. 525.  
 Abb. 527. 549.  
 Mihara 308\*.



- Minani 568.  
 Minoura 639.  
 Miquel 308\*.  
 Möbius, M. 248\*.  
 Moellendorff W. v. 362.  
   364. 365. 385. 394.  
   411\*.  
 Mogk 13.  
 Moisescu, N. 140. 249\*.  
 de Mol, W. E. 346. 355\*.  
 Molisch, H. 194. 212.  
   249\*.  
 Mollier, S. 509. 549\*.  
 Mollow, W. 543. 549\*.  
 Montgomery 287. 305\*.  
 Monti, Rina 411\*.  
 Monssu 542. 547\*.  
 Moog 542. 546\*.  
 Moore, B. 515. 516. 517.  
   524. 551\*.  
 Moore 643.  
 Morávek 115\*.  
 Morgan, L. O. 341. 375.  
   411\*.  
   — L. V. 320. 355\*.  
   — Th. H. 608\*. 638. 642.  
   655\*. 681. 683.  
 Morelle, J. 365. 367.  
   368. 370. 387. 411.  
 Morgenstern, R. 142.  
   249\*.  
 Mosler 516. 549\*.  
 Mothes, K. 281. 308\*.  
 Mršić, W. 633\*.  
 Müller, H. 270. 308\*.  
   — H. J. 318. 319\*.  
   — Roed 261. 304\*.  
   — W. 509. 549\*.  
 Murray, C. D. 545\*.  
   — M. R. 411\*.  
 Musculus 308\*.  
 Musser, J. H. 532. 549\*.  
   550\*.  
  
 Nägeli, C. 249\*.  
 Nageotte, J. 412\*.  
 Nakayama, K. 541. 546\*.  
 Nasse 260. 308\*.  
   — H. 513. 538. 550\*.  
 Nassonow, D. N. 362.  
   364. 365. 371. 387.  
   388. 390. 391. 392.  
   Abb. 393. 394 Abb.
396. 398. 399. 400  
   Abb. 401. 412\*.  
 Nath, O. 412\*.  
 Naumann, E. 177. 226.  
   249\*.  
 Neger, F. W. 222. 249\*.  
 Neljubow, D. 191. 249\*.  
 Nèmec, B. 123. 126  
   Abb. 249\*.  
 Nemeček, R. 169. 249\*.  
 Nencki 286. 288. 301.  
   308\*.  
 Neubert, K. 510. 511.  
   550\*.  
   — L. 162. 164. 249\*.  
 Neugarten, L. 505. 550\*.  
 Neugebauer 654.  
 Neukomm 260. 309\*.  
 Neumann, E. 530. 550\*.  
 Neuschlosz, S. M. 502\*.  
 Newcombe, F. C. 211.  
   249\*.  
 Nicloux 288. 308\*.  
 Nielsen 9. 16. 24. 25. 33.  
   54. 55. 56. 57. 61. 62.  
   65. 92\*.  
 Nienburg, W. 216. 219.  
   249\*.  
 Nishikawa, Y. 538. 551\*.  
 Noack, K. 203. 249\*.  
   — 412\*.  
 Noel 372. 412\*.  
   — R. 503\*.  
 Noll, A. 125. 129. 138.  
   143 Abb. 144. 146.  
   156. 162 Abb. 165.  
   168. 175. 177. 180.  
   185. 209. 214. 215.  
   218. 237. 240. 249\*.  
   394. 412\*. 496.  
 Nordhausen, M. 163.  
   194. 249\*.  
 Nuernbergk, E. 229.  
   250\*.  
 Nussbaum, J. 365. 412\*.  
   — M. 250\*. 614. 632\*.  
 Nuttall 605. 607\*.
- Oelkers, Fr. 203. 204.  
   250\*.  
 Öller, H. 530. 533. 552\*.  
 Oehls, E. 516. 550\*.  
 Ohara 550.  
 Ohno, U. 146. 150. 250\*.  
 Okkellberg, P. 633\*.  
 Oltmanns, F. 190. 250.  
 Omelianski 265. 308\*.  
 Orahovats, D. 546\*.  
 Orglmeister 261. 308\*.  
 Osborne, T. 282. 308\*.  
 Otori, J. 261. 282. 308\*.  
 Overbeck, F. 142. 143.  
   144. 145. 250\*.  
   v. Overeem 355\*.  
 Overton 434. 440. 503\*.  
  
 v. Paal, A. 9. 15. 16. 18.  
   19. 20. 21. 22. 23.  
   24. 25. 26. 27. 29. 31.  
   33. 86. 88. 89. 93\*.  
   111. 115\*. 156. 157.  
   250\*.  
 Painlevé 362. 363. 364.  
   365. 366. 370. 387.  
   413\*.  
 Pandolfini 550\*.  
 Pappenheim, A. 537.  
   550\*.  
 Pappenheimer 412\*.  
 Parat 362. 363. 364.  
   365. 366. 371. 387.  
   387. 412\*. 413\*.  
 Pariser, K. 354\*.  
   — 658. 659.  
 Parmenter 45.  
 Partington 360. 413\*.  
 Paschkis, K. 533. 550\*.  
 Pascual 413\*.  
 Pasteur 308\*.  
 Paton, D. U. 537. 550\*.  
 Patridge, C. L. 512\*.  
 Paulesco, U. B. 542.  
   550\*.  
 Pearce, R. M. 533, 541,  
   545\*. 549\*. 551\*.  
 Pearl, R. 506. 550\*. —  
   641\*.  
 Penfield, W. G. 413\*.  
 Pézard, Ch. 638. 645\*.  
   655\*.  
 Pfeffer, W. 67. 93\*. 97.  
   117. 118. 119. 123.  
   144. 156. 160. 165.  
   176. 177. 196. 197.  
   198. 199. 200. 212.  
   217. 225. 229. 235.  
   237. 240\*. 250\*.

- Pflüger 223. 556. 612.  
620.
- Phillyss, Th. G. 145.  
250\*.
- Pia, J. 230. 250\*.
- Piccard, A. 123. 124.  
250\*.
- Pick, L. 648. 655\*.
- Pickof, F. L. 531. 550\*.
- Pilpoul, P. 545\*.
- Pinkhof 115\*.
- Piria 308\*.
- Pischinger, A. 413\*.
- Pisek 27. 93\*. 108. 112.  
113. 115\*.
- Plarre, R. M. 533. 541.  
546\*. 549\*. 551\*.
- Plett, W. 250\*.
- Plimmer 308\*.
- Plinius 534. 550\*.
- Poisson, B. 413\*.
- Policard 413\*.
- Poll, H. 645. 655\*.
- Pollock 63. 64. 93\*.
- Polowzow, W. 140. 250\*.
- Pommerenig 308\*.
- Ponse, K. 614. 619. 632\*.
- Porodko, Th. M. 192.  
250\*.
- Port, F. 538. 550\*.
- Pouchet 538. 550\*.
- Prange, F. 646. 655\*.
- Pranker 156.
- Prankerdt, T. Ro. 25\*.
- Prenaut 503\*.
- Prianischnikow 281.  
284. 294. 301. 308.
- Pringsheim, E. G. 156.  
177. 250\*.
- Prym, O. 543. 550\*.
- Przibram, H. 427. 465.  
503\*.
- Przylecki, S. 274. 308\*.
- Pugliese, A. 538. 540.  
550\*. 551\*.
- Punnett 642. 655\*.
- Purdy 22. 23. 24. 33.  
37. 38. 41. 49. 50.  
54. 56. 89. 90. 93\*.  
139. 139. 251\*.
- Pütter, A. 154. 208. 251\*.
- Qualgiariello, G. 418. 424.  
427. 428. 465. 503\*.
- Ramon y Cajal 360.  
383. 384. 387. 388.  
391. 392. 393. 395.  
403\*. 407\*. 419.  
476. 500\*.
- Ranc, A. 304\*.
- Ranvier 476.
- Ranzi 547\*.
- Rathery 544. 546\*.
- Rau 377. 378. 383. 384.  
414\*.
- Rautmann, H. 530. 533.  
534. 551\*.
- Rawitscher 173. 180.  
183 Abb. 185. 186.  
187. 188. 189. 195.  
212. 214. 217. 218  
Abb. 219. 251\*.
- Regaud 378.
- Renaut, J. 503\*.
- Renner, O. 115\*. 138.  
146. 251\*.
- Reiche, Hildegard 2.  
93\*.
- Reiss, P. 387. 389. 414\*.
- Retterer, E. 541. 551\*.
- Rettger, L. F. 545\*.
- Retzius 416. 419. 420.  
446. 447. 457 Abb.  
458. 459 Abb. 468.  
470. 471. 473. 479.  
503\*.
- Reuter 308\*. 310\*.
- Ricca, C. 7. 70. 71. 72.  
73. 74. 75. 77. 79.  
80. 81. 82. 83. 87.  
93\*.
- Richt 264. 309\*. 514.  
541. 551\*.
- Richter, Ch. 537. 552\*.
- J. 194. 251.
- O. 191. 251\*.
- Ricôme, H. 125. 251\*.
- Riddle, O. 635. 636.  
641\*.
- Riede, W. 214. 251\*.
- Riesser, O. 309\*. 418.
- van Rijnberk, G. 511.  
551\*.
- Rio-Hortega, P. Del  
414\*.
- Riss, M. M. 156. 170.  
172. 174 Abb. 251\*.
- Ritter, G. 260. 309\*.
- Ritthausen 282.
- Riwkind 265. 308\*.
- Robiquet 266. 310\*.
- Rocavilla, A. 530. 551\*.
- Rollet 419. 420. 421.  
422 Abb. 423. 424.  
447. 448 Abb. 449.  
450. 451. 452. 453  
Abb. 456. 457. 466.  
472. 503\*.
- Roskin 422. 503\*.
- Rossi, U. 414\*.
- Roth 212.
- Rothert 4. 27. 93\*.
- Rothler 305\*.
- Rothlin, E. 544. 551\*.  
552\*.
- Rouelle 259.
- Rouzand 544. 548\*.
- Rovere 309\*.
- Rowland 513. 548\*.
- Roy, Ch. 516. 551\*.
- Rubner, M. 432. 503.  
433. 441\*.
- Rubow 495. 503\*.
- Runnström, J. 493. 503\*.  
608\*.
- Ruppel 265. 309\*.
- Rusca, Carlo 513\*.
- Rutgers, A. A. L. 157.  
251\*.
- Rutten-Peckelharing  
150. 151. 152. 155,  
210. 251\*.
- Sabinski 515. 551\*.
- Sachs, J. 96. 115\*. 117.  
119. 120. 122. 123.  
143. 144. 147. 170.  
185. 195. 197. 201.  
212. 233. 251\*.
- Sachsse 292.
- Saguchi, S. 387. 414\*. 16.
- Salkowski 288.
- Salvioli, C. 531. 547\*.
- Sanchez y Sanchez, M.  
363. 371. 414\*.
- Sand 531. 551\*.
- R. 643. 655\*.
- Sandberg 309\*.
- Sands, J. 545\*.
- Sato, T. 512. 551\*.
- Schade 467.
- Schaefer, A. 549\*.

- Schäfer, E. A. 515. 516  
517. 524. 549\*. 551\*.  
Schaffer, J. 471. 503\*.  
Schenck 307\*.  
Schiemann, E. 355\*.  
Schiff, M. 516. 543.  
551\*.  
Schittenhelm, A. 512\*.  
Schkwarra, G. R. 516.  
551\*.  
Schless-Weill, B. 200.  
251\*.  
Schley, E. O. 145.  
251\*.  
Schmid, B. 251\*.  
Schmidt, M. B. 538. 540\*.  
551\*.  
— W. J. 425. 503\*.  
Schmiedeberg 286. 288.  
301. 309\*.  
Schmitt, E. M. 203.  
252\*.  
Schmitt - Marcell 612.  
621. 632\*.  
Schmucker, Th. 169.  
224. 252\*.  
Schneider, E. 252.  
Schober, A. 117. 252\*.  
Scholtz, M. 204. 252.  
Schöndorf 309\*.  
Schönfeld 544. 553\*.  
Schrader, F. 675. 678\*.  
Schratz 317. 355\*.  
Schreiner, K. E. 633.  
Schriever, H. 426. 427.  
504\*.  
Schroeder, W. von 274.  
286. 309\*.  
Schtscherback, J. 138.  
147. 148. 252\*.  
Schulz, H. 201. 202.  
205\*.  
Schulze, E. 145. 252\*.  
260. 262. 266. 267.  
267. 268. 269. 270.  
281. 294. 309\*.  
Schumacher, M. 156.  
188. 252\*.  
Schürhoff, P. N. 414\*.  
Schutzenberger 260.  
309\*.  
Schwarz, L. 309\*.  
Schweigger 511.  
Schweizer 317. 355\*.  
559. 560. 579. 599\*.  
Schwendener, S. 168.  
215. 249\*. 252\*.  
Schwiecker, Fr. 203.  
252\*.  
Scott, D. H. 230. 252\*.  
Seegen 494.  
Seemann 261. 307\*.  
— J. 544. 551\*.  
Seidel 73. 74. 78. 79. 81.  
83. 93\*. 94\*. 511.  
Seiler, J. 583. 656. 657.  
662. 666. 678\*.  
Seliber, G. 121. 252\*.  
Selinoff, A. 540. 553\*.  
Semal 271. 309\*.  
Sérégé, H. 542. 546\*.  
Seth 274. 308\*.  
Seubert, Elis. 3. 4. 10.  
11. 12. 13. 16. 28.  
29. 34. 53. 55. 56.  
60. 62. 88. 93\*. 110.  
115\*. 137. 138. 209.  
252\*.  
Seybold, A. 28. 93\*.  
168. 252\*.  
Sherwin, S. 283. 310\*.  
Shibata 271. 309\*.  
Shiga 268. 309\*.  
Sieber 265. 308\*.  
Siegfried 309\*.  
Sierp, H. 28. 93. 104.  
105 Abb. 106 Abb.  
107. 113. 115\*. 146.  
168. 172. 252\*.  
Silvestri, T. 536. 552\*.  
Silvestrini, L. 536. 552\*.  
Simon, S. 146. 167.  
252\*.  
Sjövall, E. 362. 367.  
368. 414\*.  
Skelton 308\*.  
Skramlik, E. von 505 ff.  
506. 506\*. 509. 517.  
518. 552. 553\*.  
Small, J. 35. 131. 132.  
145. 252\*.  
v. Smirnow, A. E. 309\*.  
414\*.  
Smith, A. H. 534. 551\*.  
— R. 283. 306\*.  
Snow, R. 10. 14. 15. 16.  
24. 33. 40. 41. 42. 50.  
62. 63. 65. 75. 76.  
77. 78. 79. 80. 82.  
83. 93\*. 138. 139.  
139. 253\*.  
Söding, H. 4. 5. 6. 7. 16.  
21. 27. 29. 36. 93\*.  
110. 115\*. 138. 202.  
253\*.  
Sokolow 359. 370. 377.  
401. 414\*.  
Sokolska 375. 414\*.  
Sollberger, H. 537. 551\*  
Sonntag, P. 226. 253\*.  
Soper, W. B. 543. 551\*.  
Soula, L. C. 536. 542.  
544. 546\*. 548\*.  
Speidel, C. C. 531\*.  
Sperlich 162. 165. 199.  
204. 205. 209. 253\*.  
Städeler 260. 309\*.  
Stahl, E. 176. 190. 229.  
253\*.  
Standfuss, M. 556. 558.  
599\*. 600. 602\*. 658.  
672. 674. 679\*.  
Stangassinger 306. 309\*.  
Stark, P. 1 ff. 4. 11. 20.  
21. 29. 33. 34. 36.  
39. 47. 50. 51. 54.  
55. 66. 93\*. 94\*.  
134. 135 Abb. 136.  
137. 153. 154. 253\*.  
Steiger 220. 309\*.  
Steinach, E. 614. 443.  
646. 655\*.  
Steinecke, F. 166. 178.  
253\*.  
Steiner 608.  
Steopoe 377. 414\*.  
Steppuhn, O. 274. 309\*.  
Stern, K. 204. 253\*.  
— L. 543. 552\*.  
Streuli, H. 537. 553\*.  
Stewart, G. N. 524. 552\*.  
Stieda, L. 509. 552\*.  
Stinstra, G. 515. 552\*.  
Stolze, K. V. 355\*.  
Stomps, Th. 355\*.  
Stoppel, R. 130. 176.  
197. 205. 210. 253\*.  
Strasser, H. 515. 517.  
552\*.  
Streeter, S. G. 253\*.  
Streuli, H. 552\*.

- Strohl 638.  
 Stübel, H. 423. 424.  
 427. 429. 436. 443.  
 450. 483. 503\*.  
 v. Stubenrauch, L. 537.  
 552\*.  
 Sturtevant, H. 602. 603.  
 604. 675. 678\*.  
 Subbotin 260. 309\*.  
 Sumner, J. B. 290.  
 309\*.  
 Süssenguth 94. 191. 198.  
 200 Abb. 253\*.  
 Suzuki 301. 309\*.  
 Swingle, W. W. 612. 613.  
 618. 621. 628. 632\*.  
 Szapponyos, B. 542. 547\*.  
 Täckholm 344. 345 Abb.  
 346. 356\*.  
 Tadokoro 309\*.  
 Tahara 346. 356\*.  
 Takagi, T. 534. 537.  
 350\*. 552\*.  
 Takahashi, M. 614. 632\*.  
 Takenchi 269. 271. 272.  
 309\*.  
 Tamura Sakae 265. 310\*.  
 Tanaka 309\*. 552\*.  
 Tappeiner, H. 260. 309\*.  
 Tarchanoff, J. N. 516.  
 552\*.  
 Tello, F. 414\*.  
 Teodorescu, E. C. 212.  
 253\*.  
 Theile 260. 310\*.  
 Theune, E. 224. 253\*.  
 Thierfelder, H. 283.  
 310\*.  
 Thoma, R. 510\*. 552\*.  
 Thomas 232. 310.  
 Thompson, N. N. 242\*.  
 Thulin, Ivar 475 Abb.  
 478. 503\*.  
 Tischler, G. 209. 253\*.  
 344. 356\*.  
 Tizzoni, G. 534. 552\*.  
 Togara, F. 542. 552\*.  
 Tominaga 513\*. 540.  
 546\*.  
 Tondera, F. 254\*.  
 Tondero 125.  
 Tonietti 525. 547\*.  
 Torre, A. A. 531. 547\*.  
 Trampedach, G. 544.  
 552\*.  
 Traube-Herny 517.  
 Trier, G. 276. 310\*.  
 Troensegaard, N. 310\*.  
 Troitzki 295. 299.  
 Troll, K. 164. 204. 228.  
 229. 254\*.  
 Tröndle, A. 140. 142.  
 143. 144. 152. 156.  
 254\*.  
 Truffaut 310\*.  
 Trülzsch, O. 162. 254\*.  
 Tschermak, E. 318. 356\*.  
 Turchini 414\*.  
 Turesson, G. 190. 254\*.  
 Turner, C. L. 608\*.  
 Tutt 602\*.  
 v. Ubisch 172. 183 Abb.  
 185. 186. 187. 254\*.  
 Uhlela, Vl. 115\*. 213  
 Abb. 214. 216. 218.  
 219. 254\*.  
 Umrath 80. 81. 83. 94\*.  
 Ursprung 143. 144. 145.  
 160. 164. 234. 238.  
 254\*.  
 Uskoff, N. 540. 553\*.  
 Utkin-Ljubowzoff, X.  
 274. 309\*.  
 Vaulx, de la, R. 670.  
 679\*.  
 Vauquelin 259. 266.  
 310\*.  
 Veratti 414\*.  
 Verdozzi, C. 542. 552\*.  
 Verhoeve, H. C. 553\*.  
 Verworn 420.  
 Verzar, F. 541. 552\*.  
 Villars, D. 290. 308\*.  
 Vöchting, H. 146. 159.  
 160. 163. 165. 166.  
 167. 168. 170. 191.  
 193. 201. 202. 227.  
 228. 235. 254\*.  
 Vogt 104. 112. 115\*.  
 Voinov, D. 414\*.  
 Vokolek 317. 356\*.  
 Vorhoeve, H. C. 532.  
 554\*.  
 Voss, W. 215. 254\*.  
 de Vries, H. 143. 188.  
 201. 233. 234. 255\*.  
 314. 356\*.  
 Vulpius, O. 538. 553.  
 Wächter, W. 191. 255\*.  
 Wagner, K. 629. 632\*.  
 — R. 515. 553\*.  
 Waight, F. M. O. 255\*.  
 Wakeman, A. 274. 310\*.  
 Walker, C. E. 414\*.  
 — 289. 310\*.  
 Walter, A. 415\*.  
 Walther, O. 310\*.  
 Waltz, W. 553\*.  
 Warth, G. 346. 355\*.  
 Weber 146.  
 — F. 255\*.  
 — G. u. F. 130. 255\*.  
 — H. H. 426. 427. 428.  
 435. 504\*.  
 — M. 250\*.  
 — U. 140. 142. 148.  
 170. 255\*.  
 Weidenreich, Fr. 510.  
 553\*.  
 Weight 156. 78.  
 Weigl, R. 365. 415\*.  
 Weiland, W. 310\*.  
 Weiss 261. 307\*.  
 — R. 546\*.  
 v. Weizsäcker, V. 154.  
 255\*.  
 Welter 288. 308\*.  
 Wen Chav Ma, 415\*.  
 Wenier, P. 415\*.  
 Went, F. A. F. C. III.  
 115\*. 122. 255\*.  
 Werner, A. 288. 289.  
 291. 295. 310\*.  
 Wester 310\*.  
 Wettstein, Fritz v. 212.  
 311 ff. 315. 316. 317.  
 318. 320. 321. 323.  
 329. 330. 356\*.  
 Weyland, H. 275. 276.  
 310\*.  
 Whiting 653.  
 Whitman, C. O. 635. 636.  
 642\*.  
 Wiedersheim, W. 199.  
 255\*.

- |   |  |   |
|---|--|---|
| Wiesner, J. 125. 160.<br>161. 162. 193. 194.<br>201. 202. 255*.                                       | Wladimiroff, G. E. 417.                        | Zehendner, S. M. 185.<br>187. 194. 255*.  |
| Wilson, E. B. 344. 356.<br>357.   | Wöhlisch, E. 426. 427.<br>504*. 533. 553*.     | Zemplén 310*.   |
| Winge 318. 348. 356*.   | Wolf, A. 515. 517. 552*.                       | Zenoni, C. 530. 553*.   |
| Winkler, H. 166. 240*.<br>255*. 313. 314. 317.<br>320. 321. 323. 325.<br>329. 345. 350. 352.<br>356*. | Wolff, K. 655*.                                | Zickgraf, G. 307.   |
| Winterstein, E. 267.<br>293. 309*. 310*. 434.<br>435. 504*.   | van der Wolk 18. 94*.                          | Ziegler, A. 163. 255*.  |
| — H. 310*.  | v. Wolkow 96. 99.                              | Zielinski, F. 140. 153.<br>255*.  |
| v. Wisselingh 315. 320.<br>356*.  | Woltereck 666.                                 | Zimmermann, R. 538.<br>553*.  |
| Wissmann 130. 159. 205.<br>206.   | Woodger, B. Sc. 407*.                          | — Walter 116ff. 140.<br>172. 173. 174. 175.<br>178. 179. 180. 183<br>Abb. 184. 186. 188.<br>189. 193. 195. 206.<br>234. 255*. 256*. |
| Witschi, E. 612. 613.<br>Abb. 615. 618. 619.<br>621. 622. 623. 629.<br>632*.                          | — J. H. 375. 376. 377.<br>378. 380. Abb. 415*. | Zollikofer, Clara 127.<br>128. 130. 131. 135.<br>137. 139. 142. 146.<br>172. 175. 203. 256*.  |
|   | Wörtmann, J. 144. 165.<br>255*.                | Zuntz 495.  |
|   | Wright, J. 655*.                               | Zwadowsky 638. 639.   |
|   | Wüst, G. 307*.                                 |   |
|   | Yamada, M. 553*.                               |   |
|   | Young, R. A. 415*.                             |   |
|   | Zaepffel, E. 255*.                             |   |
|   | Zattler, F. 318. 349.<br>356*.                 |   |

# Sachverzeichnis.

(Die Zahlen bei Abbildungen sind Seitenzahlen.)

- |   |   |   |
|---|---|---|
| <p>Aal, Intersexualität 633.<br/>— Milz 506.</p> <p>Abbauprodukte des Blutfarbstoffes 540f.</p> <p>Abraxastyp 598.</p> <p>Acrididae, Akrosom, GOLGI-Apparat 382.</p> <p>Achsenpolarität, Epheu 167.</p> <p>Adenase, Milz 512.</p> <p>Adenoides Gewebe, Milz 508.</p> <p>Adrenalin, Milz 524.</p> <p>Adulthermaphrodismus, Rana 614. 615. 616. 617.</p> <p>Aegilopsbastarde, Polyploide Genome 348.</p> <p>Aegilops-Weizenbastarde, Tetraploidie 346.</p> <p>Agamermis, Intersexualität 609 Abb. 610 Abb. 611 Abb.</p> <p>Agmatin, Entstehung 270.<br/>— Heringssperma 270.</p> <p>Ahornblätter, Allantoin 277.<br/>— Allantoinensäure 277.<br/>— Harnstoffgewinnung 301.</p> <p>Aitionomes Geschehen, Definition 234. 237.</p> <p>Akroblast, GOLGI-Apparat 381.</p> <p>Akrosombildung, GOLGI-Apparat 401.</p> <p>Albumin, Muskelfaser 425.</p> <p>Albuminate, Milz 512.</p> <p>Algen, Geotropismus, negativer 121.<br/>— Geotropismus, positiver 121.</p> | <p>Alkalichloride, Quellung 441.</p> <p>Alkalieweiß, Ionisierung 425.</p> <p>Alkalilaktat 425 426.</p> <p>Alantoin, Ahornblätter 277.<br/>— Phaseolusfrüchte 277.</p> <p>Alantoinensäure, Ahornblätter 277.<br/>— Phaseolusfrüchte 277.</p> <p>Alströmeria, Geortosionen 168.</p> <p>Alter, Einfluß auf die geotropische Reaktionsfähigkeit 156.</p> <p>Althaea, Blütenbewegungen 203.</p> <p>Amaryllis, Dorsiventralität, morphologische 163.</p> <p>Amblystomaembryonen, Parabiose 631.</p> <p>Amide, Bildung 281.</p> <p>Amine 285.</p> <p>Aminosäurezerfall 285.</p> <p>Ammocoetes, GOLGI-Apparat 387.</p> <p>Ammoncyanat, Urease 289.</p> <p>Ammoniak 284f. 294. 297. 302. 303.<br/>— Aspergillus 300.<br/>— Schimmelpilze 298.<br/>— Würmer 303.<br/>— Befreiung 300.</p> <p>Ammoniakbildung in Pflanzen 284.</p> <p>Amphibia, Blutbildung 530.<br/>— Geschlechtshormone 613.<br/>— transitorische Intersexualität 614.</p> | <p>Amphibia, Milz 506.<br/>— Milz 506. 530.<br/>— Myoproteid 427.<br/>— Muskeln, Myosin 434.</p> <p>Amphimallus, Sarcosomen 476. 479.</p> <p>Analkegel, Lymantria 575.</p> <p>Angiospermentyp 230.</p> <p>Anhangsdrüsen, Lymantria 576.</p> <p>Anhydridbildung 286.</p> <p>Anisogenomatische Formen 314.</p> <p>Anisophyllie, Ceratozania 163.<br/>— Definition 162. 234.<br/>— Dikotylen 163.</p> <p>Anisotrope Substanz 421.</p> <p>Anisotropie, Fibrillen 423.<br/>— Hydrophilus 429.<br/>— Muskelfaser 437. 458. 460. 462. 489. 492. 497.</p> <p>Anorthoploide Mutterzellen 324.</p> <p>Anorthoploidie 313.</p> <p>Antenne, Lymantria 568. 581f.</p> <p>Anthurium, Längspolaritätscharakter 166.</p> <p>Antigeotropische Krümmungen 210.</p> <p>Antikörper, Bildung in Milz 534.</p> <p>Antirrhinum, Kreuzungsanalyse 351.</p> <p>Aphodius, Muskelfasern, Säurewirkung Abb. 424.</p> <p>Apomiktische Fortpflanzung, Anlage 349.</p> |
|---|---|---|

- Apomiktische Hyacinthus 348.  
 — Nicotiana 348.  
 — Rosa 348.  
 — Salix 348.  
 Äquationsteilung aller Chromosomen 318.  
 Arachis, Geotropismus 224.  
 Archaikum 230.  
 Archoplasma, GOLGI-Apparat 376. 381.  
 Arginase 263. 264. 267. 268. 270. 290.  
 — Aspergillus 268.  
 — Hefepreßsaft 268.  
 — Mutterkorn 270.  
 — Tierreich 276.  
 — Vicia 270.  
 Arginasegehalt, Pflanzen, mycotrophe 275.  
 — Tierorgane 272.  
 Arginin 258. 261. 263. 290.  
 — Oxydation 261.  
 — Proteolyse des Eiweißes in der Pflanze 267.  
 Arisom 314.  
 Arisomic 314.  
 Artemia, Polyploide Rassen 320.  
 Arterie, Milz 514.  
 Arterien, Milz 508. 509.  
 Arthropodenmuskeln, Myosin 465.  
 — Sarcoplasma 452.  
 Artkreuzungen Biston 657.  
 Ascidien, Dotterbildung GOLGI-Apparat 376.  
 Asparagin 265. 280ff. 285. 303.  
 — Champignon 296.  
 — Lupine 281.  
 — Pflanzen, höhere 281.  
 Asparaginase 300.  
 Asparaginsäure 281. 282.  
 Asparagus, Haptotropismus 211.  
 — Plagiotropismus 211.  
 Aspergillus, Ammoniak 300.  
 Aspergillus, Arginase 268.  
 — Edestin 291.  
 — Urease 299.  
 Astacus, GOLGI-Apparat 387. 388.  
 — Muskelfaser 476. Abb.  
 Asteroxylon-Rhizoide, Geotropismus 230.  
 Asymmetrie, Schwerkraft, Wirkung auf 117.  
 Ausführungsgänge, Lymantria 575.  
 Ausläufer, Phototropismus 211.  
 — Plagiotropismus 211.  
 — Torsionen 211.  
 Ausläuferbewegungen 210f.  
 Autoespinastie 180.  
 Autonome Entfaltungsbewegung 195.  
 — — Tradescantia-Sprossen 195.  
 Autonomer Bewegungssinn 214.  
 Autonomes Geschehen, Definition 234. 237.  
 Autonomiebegriff, Definition 118.  
 Autonomietheorie, Ranken 219.  
 — Windepflanzen 218.  
 Autonastie, Definition 238.  
 Autosom, Rana 622.  
 Autosomale Modifikationsfaktoren 563. 564.  
 Autotropismus 142. 146. 150.  
 — Definition 235.  
 — Inhärente Kreisbewegung 215. 217.  
 — Papaver 202.  
 Auxesis 160.  
 — Definition 235.  
 Avena, Geotropismus 35. 39. 40. 41. 50.  
 — Geotropische Reaktion 36f.  
 — Haptotropismus 66.  
 Avena, Krümmungsgeschwindigkeit 107ff. 108 Abb. 109 Abb.  
 — Lichtreiz 85.  
 — Phototropismus 18. 25. 27. 29. 103.  
 — Traumatotropische Reize 40.  
 — Traumatotropismus 51. 54. 58. 59. 60. Abb. 61.  
 — Wachstumsgeschwindigkeit 107ff. 108. Abb. 109. Abb.  
 — Wachstumsregulatoren 4ff. 9. 47.  
 Avenakoleoptile, Endreaktion 140. 141. Abb.  
 — Geosusception 124.  
 — geotropische Krümmung 173.  
 — Lichtwachstumsreaktion 104. 105 Abb. 106. 107 Abb.  
 — Orthogeotropismus 192.  
 — Phagiogeotropismus 192.  
 — Präsentationszeit 157.  
 — Reizstoffbildung 134f. 135 Abb.  
 — Statolithenstärke 127.  
 — Wachstumsgeschwindigkeiten 112.  
 Aves, Eier 637.  
 — Geschlechtsumkehr, zygotische 635.  
 — Geschlechtsumwandlung 640. 641 Abb.  
 — — Kurvenschema 641.  
 — Gynandromorphe 645.  
 — Gynandromorphismus 638.  
 — Harnsäure 264.  
 — Hoden 637.  
 — Hodensextrakt 635. 637.

- Aves, Intersexualität** 634. 637.  
 — Milz 506. 507. 530.  
 — Ovar 637.  
 — Ovarialextrakt 635. 637.  
 — Ovarialhormon 641.  
 — Sarcoplasma 452.  
 — Speicherung von Reservematerial 637.  
**Axolotl, GOLGI-Apparat** 387.  
**Azetonbildung, Milz** 543.  
**Bakterien, Urease** 272.  
**Balsaminenstengel, Phototropismus** 80.  
**Barymorphosen s. Geomorphosen.**  
**Bastarde, Funaria, Längsschnitt** 335  
 Abb. 336 Abb.  
 — Physiomitrella, Längsschnitt 335  
 Abb. 336 Abb.  
**Bastard, Polyploide Zellen** 347.  
**Bastarde als Art- und — Gattungsbastarde** 331f.  
 — Funaria 331f., 333 Abb.  
 — Physcomitrium 331f. 333 Abb.  
**Bastardformen** 314.  
**Bastardgonenbildung, bivalente** 318.  
**Bastardierung** 318.  
 — Rosa 346.  
 — Salix 346.  
 — Schizophyllum 349.  
 — Trifolium 346.  
**Bastardierungsfähigkeit** 349.  
**Bastardrassen, poly- ploide** 329ff.  
 — Burdonen 329. 330.  
 — Datura 329.  
 — Moose 329.  
 — Pygaera 361.  
 — Zea 330.
- Baumwollrassen, Tetra- ploidie** 346.  
**Becherzellen, GOLGI- Apparat** 387. 392.  
**Becherzellen des Dar- mes, GOLGI-Apparat** 391. 393.  
**Beckendrüse, GOLGI- Apparat** 387.  
**Begonie, Wundextrakt** 2.  
**Berberidaceen, Geosus- ception** 124.  
**Bernus, Geotropische Aufkrümmungen** 225.  
**Beta, Wurzeln, Plagio- geotropie** 193.  
**Bewegungsmechanik, Farm-Spermato- zoiden** 113. 114.  
 — Phycomyces 114.  
**BIDDERSches Organ, Kröten** 619.  
**Bienen, Muskelfaser** 450.  
**Bilirubinbildung, Milz** 543.  
**Binnengerüst s. GOLGI- scher Binnenappa- rat.**  
**Biophytum, Federge- lenk, Schlafstellung** 200 Abb.  
**Biston, Artkreuzungen** 657.  
 — Chromosomen 659.  
 — Intersexe 659.  
 — Intersexualität, tri- ploide 659. 663 Abb. 664 Abb. 665 Abb.  
 — Kreuzungsergebnisse 659.  
 — Specieskreuzungen 600.  
**Bivalente Bastard- gonenbildung** 318.  
 — Pflanzen aus reinen Linien 348.  
 — Rassen 315.  
**Blätter, Geotropismus** 116.  
 — Plagiotropismus 121.  
**Blutbildung, Milz** 530.  
**Blutegel, Urease** 274.
- Blutfarbstoff, Abbau- produkte** 590.  
**Blutgefäßsystem, Te- leostier** 507.  
**Blutkreislauf, Milz, ge- schlossener** 508.  
 — — intermediärer 510.  
 — — offener 509.  
**Blutumlauzeit, Milz** 524.  
**Blüten, Florale Bewe- gungen** 228.  
**Blütenbewegungen, Al- thaea** 203.  
 — Hydrangea 203.  
 — Scrophulariaceen 230.  
 — Tropaeolum 203.  
 — Tussilago 203.  
**Blütenstiele, Plagio- tropismus** 121.  
**Blütenumstimmungs- bewegungen** 203.  
**Bohnenwurzel, End- reaktion** 140.  
**Bolbitius, Urease** 295.  
**Bolina, Ruderplättchen** 425.  
**Bombus, Sarcosomen** 476.  
**Bonellia, Intersexuali- tät** 656.  
**Bovista, Harnstoff** 280.  
 — Harnstoffgehalt 279.  
**Bowiea, Lichtwirkung** 215.  
 — Cyclogeotropismus 214.  
**Brassica, PICCARDSche Methode** 125.  
**Braunalgen, Geotropis- mus** 231.  
**BRUNNERSche Drüsen, GOLGI-Apparat** 387.  
**Bromide, Quellung** 439.  
**Bromus, Traumatotro- pismus** 51. 58.  
**Bryophyllum, Wund- hormone** 2.  
**Bryopsis, Polarität** 160.  
**Bryum, Chromosomen- plasmarelation** 321.  
 — Gametophyt 327  
 Abb.



- Bryum, Geschlechtsverhältnisse 343.  
 Burdonen, Polypleide Bastardrassen 329.  
 Bürzeldrüse, GOLGI-Apparat 387. 397.  
 Calystegia, Inhärenz 214.  
 Campanella, GOLGI-Apparat 399.  
 Canavalia, Osmotische Veränderungen 199.  
 Carbaminsäure 286. 287.  
 Cardamine, Wachstumsregulatoren 7.  
 Carnivoren, Urease 274.  
 Caulerpa, Geosusception 127. 128.  
 — Plagiotropismus 121.  
 — Rhizoide Polarität, inhärente 168.  
 Cavia, Akrosomenbildung, GOLGI-Apparat 380.  
 — GOLGI-Apparat 387.  
 — Spermatogenese, GOLGI-Apparat 377. 378.  
 Caytoniales 232.  
 Centrosomen, Vermehrung 319.  
 Cephalin, Muskelfaser 495. 496.  
 Ceratozamia, Anisophyllie 163.  
 Champignon, Asparagin 296.  
 — Harnstoff 275. 280. 294.  
 — Mycelentwicklung 298.  
 — Überernährung 297.  
 — Urease 294.  
 Chara, Plagiotrope Seitentriebe 194.  
 Charophyten, Geotropismus 231.  
 — — negativer 121.  
 — — positiver 121.  
 Chelanops, GOLGI-Apparat 401.  
 Chelanops, GOLGI-Centriol 379.  
 — — Spermatogenese 370. 377.  
 Chemonastische Senkung bei Blättern 191.  
 Chilodon, GOLGI-Apparat 399.  
 Chilomonas, GOLGI-Apparat 399.  
 Chloride, Quellung 349.  
 Chloroplasten 319.  
 — Solannin 323.  
 Cholesterin, Milz 512. 543. 544.  
 — Muskelfaser 467. 495. 496.  
 Chondriom, GOLGI-Apparat 363. 371.  
 Chondriosomen, GOLGI-Apparat 372.  
 Chromophobe u. chromophile Substanz, GOLGI-Apparat 369.  
 Chromosom X, Y, Lymantria 562. 563.  
 Chromosomen, Biston 659.  
 — Erbgut 351.  
 — Individualität 311.  
 — Vervielfachung 319.  
 Chromosomen, triploide Saturnia 658.  
 Chromosomenkombination 312.  
 Chromosomensatz, haploider, Definition 313.  
 Chromosomenvermehrung, Zellvolumenvergrößerung 320.  
 Chromosomenzahl, Konstanz 311.  
 — Vermehrung bei Gasformen 344.  
 Chromosomenplasma-  
 relation 320ff.  
 — Bryum 321.  
 — Datura, Pollenkörner 320.  
 — Funaria, Blattzellen 321.  
 — Moose 320.  
 Chromosomenplasma-  
 relation Physcomitrella, Blattzellen 321.  
 — Spirogyra, vegetative Zellen 321.  
 Chromulina, Geotaktische Stimmung 177.  
 Chrysanthemum, Formenmannigfaltigkeit 350.  
 — Polypleide Chromosomenzahlen 346.  
 Chironomuslarve, GOLGI-Apparat 387.  
 Chysomonade, Geotaktische Stimmung 177.  
 Circum-Nutation, Definition 235.  
 — Ranken 219.  
 — Windepflanzen 218.  
 Citrate, Quellung 439.  
 Cladoceren, Intersexe 666.  
 Clupein 264.  
 Cobaea, Geotropische Krümmungen 204.  
 COHNHEIMSche Felder 439.  
 — — Hydrophilus 449  
 Coleus 186.  
 — Geotropismus 46.  
 Columella der Wurzelhaube, Stadolithenstärke 127.  
 Combretum, Gewebextrakt 81.  
 — Reizübermittlung 87.  
 Commelinaceen, Wachstumsbeschleunigung 170.  
 Conglutin, Proteolyse, Asparaginnachweis 282.  
 Coniferen, Geodorsiventralität 163.  
 — Hypotrophie 160.  
 COWPERSche Drüsen, GOLGI-Apparat 388.  
 Crambe, Rhizom, Längspolarität 167, Abb.  
 Crassula, Wundhormone 2.

- Crustaceen, diploide Intersexualität 607 f.  
 — Hermaphroditismus. 607.  
 — Hormonenproduktion der Gonade 607.  
 — Parasitenwirkung 607.  
 Cryptobranchus, GOLGI-Apparat 387.  
 Ctenophoren, Wimperblättchen 425. 496.  
 Cucurbitaceen, Geschwindigkeit des Saftsteigens 75.  
 — Stemmorgan, Funktion 226.  
 Cucurbitaceenkeimlinge Stemmorgan, Geomorphose 162.  
 Cuorin, Muskelfaser 496.  
 Cuscuta, Stärkescheide 127.  
 Cyanogenese 288.  
 Cyanophyceen 230.  
 Cyansäure 287. 288. 289.  
 —, Intermediäre Entstehung 290.  
 Cyansäuretheorie 288.  
 Cyansaures Ammonium 289.  
 Cyanwasserstoff 287. 288.  
 Cyclamen, Formenmannigfaltigkeit 350.  
 Cyclamenarten, Epinastie 203.  
 Cyclonastie 218.  
 Cypressus, Geomorphose 164.  
 Cyrtophyllus, Spermatogenese, GOLGI-Apparat 375.  
 Dahlia, polyploide Chromosomenzahlen 346.  
 Daphnia, Intersexe 656. 657. 666. 667 Abb. 668 Abb. 669 Abb.  
 Darmschleimhaut, Carnivoren, Urease 274.  
 Darmzellen, GOLGI-Apparat 391. 392.  
 Datura, Gigasmutanten 317.  
 Haploide Chromosomenzahl 338.  
 — — Pflanzen 318.  
 — Heteroploide Formen 340.  
 — Kreuzung mit tetraploiden Pflanzen, Tabelle 331.  
 — Pollenkörner, Chromosomenplasmarelation 321.  
 — Normale und zwölf  $2n + 1$ -Rassen 339, Abb.  
 — Polyploide Rassen 326 Abb. 329. 330.  
 — — Reihe 337 Abb. 338.  
 — Reduktionsteilung haploider Rassen 324.  
 — trivalente Gruppen 658.  
 DE CANDOLLESche Theorie 95.  
 Desaminasen 284.  
 Desaminisierung 297.  
 Determinationspunkt, Schweine 651.  
 Determinationsstoffe, männliche 12.  
 — weibliche 12.  
 Determinationsstoffe 564.  
 Devon 230.  
 Diageotropismus, siehe Plagiogeotropismus.  
 Dianthus, Wachstumsbeschleunigung 170.  
 Diapedese an den roten Blutkörperchen 509.  
 Diastase, Schweinemilz 513.  
 Dickenwachstum, Stemmorgan 165.  
 Diffusion, Reizleitung 86f.  
 Digenomatische Formen 314.  
 Dikotyledonen, Traumatotropismus 60.  
 Dikotylen, Anisophyllie 163  
 Dikotylenkeimstengel, Wachstumsregulatoren 4.  
 Diktyokinese, GOLGI-Apparat 374. 375.  
 Diktyosomen, GOLGI-Apparat 362. 374.  
 Diploide Formen 313.  
 — Zellen, Überführung zu tetraploiden 315.  
 Diplosom, GOLGI-Apparat 379.  
 Dipteren, Sarcosomen 480.  
 Disdiaklasten 421.  
 Disom 314.  
 Disomic 314.  
 Dixanthylharnstoff 277.  
 Dixanthylverbindung 272.  
 Dogiella, GOLGI-Apparat 399. 400.  
 Dorsalität, morphologische 163.  
 Dorsoventralität—Definition 159ff. 180. 185f. 239.  
 — Amaryllis 163.  
 — (s. a. Symmetrie.)  
 — Epilobium 163.  
 — Farnprothallien 222.  
 — Lebermoosbrutknospen 160.  
 — Lumularia 160.  
 — Marchantia 160.  
 — Tradescantia 186. 187. 189.  
 Dotterbildung, GOLGI-Apparat 376.  
 Drehpunkt, Intersexe 560.  
 — Lymantria 565. 566. 574. 582. 583. 596.  
 — Rana 627.  
 — Schweine 652.  
 Droseratentakeln, Reizleitung 85.  
 Drosophila 608.  
 — Diploide Intersexualität 602.  
 — Entstehung polyploider Rassen 318.

- Drosophila* Gynandromorphismus 672.  
 — Heteroploidie der Geschlechtsrealisatoren 342.  
 — Hoden 672.  
 — Intersexe 671 Abb, 672. 676.  
 — Intersexualität, Theorie der triploiden 672.  
*Drosophila*, Kreuzungsanalyse 351.  
 — Männlichkeitsfaktoren 373.  
 — Modifikationsfaktor 653.  
 — Ovar 672.  
 — Ovotestis 672.  
 — Polyploide Rassen 320.  
 — Polyploidie 331.  
 — Testmethoden 670.  
 — Triploide Intersexe 656. 657. 670.  
 — Übermännchen 674.  
 — Überweibchen 674.  
 — Weiblichkeitsgene im X-Chromosomen 674.  
 — X-Chromosomen 675.  
 — Y-Chromosomen 671.  
*Drosophilatypus*, Allgemeines 598.  
 — Kröten 630.  
 — Mammalia 642.  
 — *Rana* 613. 629.  
 — Pediculus 606.  
 — Tritonen 629.  
 Drüsenzelle, GOLGI-Apparat 373. 383ff.  
 — muköse, GOLGI-Apparat 395.  
 — seröse, GOLGI-Apparat 395.  
 Dynamik der Genwirkung, Analyse 351.  
 Dytiscus, Lebensweise 453.  
 — Muskelfaser 448Abb. 449. Abb. 450. 455. 457 Abb. 460 Abb. 462 Abb. 464. 483. 490 Abb. 491 Abb.  
 Dytiscus, Muskelfaser Arbeitsleistung 451.  
 — — Myosin 465.  
 — — Querstreifung 484.  
 Dytiscus, Muskelfaser, Tetanusversuche 452.  
 — Sarcolemm 464.  
 — Sarcoplasma 451.  
 — Sarcoplasmagitter 491 Abb.  
 — Sarcosomen 481. 484. 491. 495.  
 Echereria, Wundhormone 2.  
 Echiniden, polyploide Rassen 320.  
 Edestin, Aspergillus 291.  
 Efeu, Achsenpolarität 167.  
 Efeuschwebspossen, Phototropismus 195.  
 Eidechse, GOLGI-Apparat 387.  
 Eier, Lymantria 566. 570.  
 Eierstockhormone, Hühner 639.  
 Eigruppen, Lymantria 570.  
 Eiröhren, Lymantria 566. 567.  
 Eiröhrenbildung, Lymantria 566.  
 \*Eisen, Hundemilz 512.  
 — Milz 513.  
 Eisenablagerung, Milz 542.  
 Eisenstoffwechsel, Milz 539. 540.  
 Eiweiß, Arginingehalt 260. 265.  
 — Entionisierung 425.  
 — Luxuskonsumption 302.  
 — Muskelfaser 416.  
 — Oxydation 260.  
 — Synthese 297.  
 Eiweißkörper als Harnstoffbildner 260.  
 Eiweißstoffe 258.  
 — Neubildung in Pflanzen 303.  
 Eizelle, GOLGI-Apparat 376f.  
 Eizellnährgruppen, Lymantria 574.  
 Elodea, Blätter, Reizleitung 85.  
 — Hitzereizung 73.  
 Endcapillaren, Hund 571.  
 Enddarm, Lymantria 574.  
 Endonomes Geschehen, Definition 234. 235.  
 Endonomie, Definition 118.  
 Endopegma, s. GOLGIScher Binnenapparat.  
 Endreaktion, Allgemeines 149. 235. 240.  
 — Avenakoleoptilen 140. 141. Abb.  
 — Bohnenwurzel 140.  
 — Definition 235.  
 — Lupinenwurzel 140.  
 — Kressewurzeln 140.  
 — Massenbeschleunigung 150.  
 — motorische Phase 122.  
 — Reizreaktionskette 140.  
 Ente, GOLGI-Apparat 387. 397.  
 Entfaltungsbewegung, Definition 235.  
 Entstehung polyploider Rassen, s. Polypluide Rassen  
 Enzyme, Milz 512.  
 Epididymis, GOLGI-Apparat 388. 396.  
 Epilobium, Beeinflussung der Reduktionsteilungen 316  
 — Dorsoventralität, morphologische 163.  
 — Entstehung polyploider Rassen 318.

- Epilobium, Gigasmutanten 317.  
 — Heteroploidie 345.  
 Epinastie, (s. a. Nastie).  
 — Allgemeines 198.  
 — Cyclamenarten 203.  
 — Definition 195. 238.  
 — Geraniaceen 203.  
 — Papaver 201.  
 Epinastisches Minimum  
 Lymantria 595.  
 — Rana 622.  
 Epistylis, GOLGI-Apparat 399.  
 Epitheldrüsen, GOLGI-Apparat 387.  
 Epithelzellen, GOLGI-Apparat 371. 383.  
 Epitrophie, Brettwurzel 161. Abb.  
 — Definition 236.  
 — Ficus 162.  
 Erbgut, Chromosomen 351.  
 Erbmasse, Konstitutionselemente, Plasma 352.  
 Erbsen, plagiotope Nebenwurzeln 186.  
 Erdnuß, Fruchstiele, Geotropismus 224.  
 Eristalis, Sarcosomen 481.  
 Erregung, Definition 133. 235.  
 — geotropische Reizreaktionskette 122.  
 — Größe 150.  
 — Unterschied von Reiz 83.  
 Erregungsleitung, Unterschied zur Reizleitung 83.  
 Erythrocyten, Abbau 540f. 542.  
 — GOLGI-Apparat 371.  
 — Milz 511. 530.  
 — — Zerstörung, 532. 537.  
 Erythrophagen, Milz 531.  
 Eudorinen, geotaktische Stimmung 177.  
 Euglena, Geotaxis 176.  
 — geotaktische Stimmung 177.  
 Euschistus, Spermatoocyten, GOLGI-Apparat 379.  
 Exkretion, GOLGI-Apparat 386f.  
 Exoplasmakörner, Muskelfaser 447.  
 Exotropismus 185.  
 Extirpation, Milz 534f.  
 Fadenalgen 230.  
 Fagus 186.  
 Farbwechsel, Milz 519. 520 Abb 521 Abb.  
 Farne, Erzeugung diploider Prothallien 317.  
 Farnprothallien, Dorsoventralität 222.  
 Farnspermatozoiden, Bewegungsmechanik 113. 114.  
 — Reizschatten 114.  
 Fermente, Traumatotropismus 61.  
 Festuca, geotropische Aufkrümmungen 225.  
 Fett, Menschenmilz 512.  
 — Muskelfaser 493.  
 Fibrillen, Anisotropie 423.  
 — Hydrophilus 457.  
 — Insektenflugmuskeln 464.  
 — Insektenmuskelfaser — 461. 466.  
 — Muskelfasern 418. 421. 433. 436. 438. 441. 444. 446. 450. 456. 457. 461. 465. 467. 477. 484. 488. 491. 496.  
 — Oberflächenspannungstheorie 429.  
 — Quellungstheorie 429.  
 — Strukturschema 431 Abb.  
 — Vorticelliden 422.  
 Fibrillen, Wirbeltiermuskeln 466.  
 Fibrillenbündel, Muskelfaser 446.  
 Fichte, Hypotrophie 226.  
 — Kamptomorphosen 164.  
 — Plagiogeotropie 194.  
 Fichte, Rotholz 161 Abb. 226.  
 — Weißholz 226.  
 Ficus, Epitrophie 162  
 Fischsperma, Protamine 265.  
 Fixierung, GOLGI-Apparat 359. 360.  
 Flagellaten, Geotaxis 231.  
 Fledermäuse, Sarcoplasma 452.  
 Flemmingis, Änderungen der Zellsaugkraft 200.  
 Flügel, Lymantria 583.  
 Flügelmuskel, Hydrophilus 471.  
 — Hydrophilus 475.  
 Flügelmuskelform, Hydrophilus 475. Abb.  
 Flügelmuskulatur, Libellula 474 Abb.  
 Flußkrebse, Urease 274.  
 Forelle, Intersexualität 633.  
 Formalin, Fixierung des GOLGI-Apparates 360.  
 Formativer Reiz 235.  
 Formenreichtum, Chrysanthemum 350.  
 — Cyclamen 350.  
 — Gartenprimeln 350.  
 Fragaria, Ausläufer 186.  
 Frosch, s. Rana  
 Fuchsia, polyploide Chromosomenzahlen 346.  
 — Keimsporenzahl 328.  
 Fucus, Geotropismus 121.  
 — Spermatozoide, geotropische Bewegungen 176.

- Funaria, Auftreten vierpoliger Mitosen 324.  
 — Bastarde als Art- u. Gattungsbastarde 331f. 333 Abb.  
 — Längsschnitt in verschiedenen Valenskombinationen 335 Abb. 336 Abb.
- Funaria, Beeinflussung vegetativer Zellteilungen 323.  
 — Blattzellen, Chromosomen - Plasmarelation 321.  
 — Gametophyt 327. Abb.  
 — Geotropismus, positiver 121.  
 — heteroploide Rassen 338f.  
 — künstliche Erzeugung polyploider Rassen 317.  
 — Sporogone 204. 334. Abb.  
 — Univalensgenom 324.  
 — vergleichende Masse der Deckelform der Kapseldecken, Tabelle 330.  
 — Zellnetz univalens, -bivalens, -trivalens, -quadrivalens 322 Abb.  
 — Zunahme des Volumens bei reinen Linien u. Bastarden 333 Abb.
- Funariaceen, Entstehung polyploider Rassen 318.
- Fundusdrüsen, GOLGI-Apparat 387.
- Furchungsprozeß, GOLGI-Apparat 382f.
- Galeopsis, Lokalisation der geotropischen Reaktion 225.
- Gallenfarbstoff, Milz 541.
- Gametenstadium, Tauben 637.
- Gametophyt 317.  
 — Bryum 327.  
 — Funaria 327.  
 — Regeneration aus Sporophyten 318.
- Gammarus, Intersexualität 608.
- Gamophase, Definition 315.  
 — diploide 315.  
 — haploide 314. 315.
- Ganglienzelle, GOLGI-Apparat 366f. 373.  
 — Milz 511.
- Ganglion coeliacum, Milz 516. 517.  
 — semilunare, Milz 516.
- Gartenprimel, Formmannigfaltigkeit 350.
- Gasterosteus, Milz 506.
- Gastropismus, Ökologie 223f.
- Gel 420.
- Gen, Fehlen im Genzustand 351.
- Gene, Lokalisation der 311.
- Generationswechsel, antithetischer 329.
- Genetische Faktoren 598.
- Genitalstränge, Rana 615.
- Genmutationen 314.
- Genom, Definition 313.  
 — Beeinflussung durch Narkotika 315.  
 — Gigasformen 347.  
 — bei Kreuzungen 348.  
 — Nichtvereinbarkeit fremder 318.  
 — Vervielfachung bei Moosprotonemen 315.  
 — Spirogyra 315.  
 — Zusammensetzung 319.
- Genquantitäten 559.
- Genwirkung, Dynamik, Analyse 351.
- Geanisophyllie, Definition 234. 236.
- Geo-Auxesis, Definition 236.
- Geodolichosis, Definition 237.
- Geodorsoventralität 132. 134.  
 — Coniferen 163.  
 — Entstehung 138f.  
 — Polarisierung 138.  
 — Statolithen 138.  
 — Tsuga 163.
- Geopinastie 180. 181.
- Geomorphose 116. 159. 225f. 235.  
 — Definition 234. 236.  
 — Cucurbitaceenkeimlinge, Stemmorgan 162.  
 — Cypressus 164.  
 — Kürbis, Stemmorgan 162.  
 — Phylogenie 231.  
 — Reizreaktionskette 168.  
 — Rotholzbiologie 165.  
 — Wachstumsdifferenzen 160.  
 — Weidenstecklinge 159.
- Geonastie, Definition 238.
- Georeaktionen 116ff. 178ff.  
 — Definition 236.  
 — einfache 119.  
 — homogen zusammengesetzte 206f.  
 — Ökologie 221ff.  
 — Phylogenie 229ff.  
 — rhythmische Erscheinungen 208.  
 — Typus 118.
- Geostasis, Definition 237.
- Geotropismus 236.
- Geosusception 122ff.  
 — Aktionsströme 132.  
 — Avenakoleoptile 124.  
 — Berberidaceen 124.  
 — Caulerpa 127. 128.  
 — Erklärung 206.  
 — Lebermoose 127.  
 — Mikrosome 129.

- Geosusception, Panicen, Hypokotyle 124.  
 — — Koleoptile 124.  
 — Phasen 125.  
 — Podophyllum 124.  
 — Reizstoffbildung 133. 134 ff.  
 — Thallophyten 127.  
 — Veränderungen der Grenzpotentiale 130.  
 — Viskositätsänderungen 130.  
 — Zellvakuolen 129.  
 — Zentrifugalkraft 122.  
 — Zentrosome 129.  
 Geotaxis 176 226.  
 — Definition 237.  
 — Euglena 176 226.  
 — Flagellaten 231.  
 — hydrostatischer Druck 177.  
 — Reizreaktionskette 176.  
 — Schwimmrichtung 177.  
 — Ulotrichales 231.  
 — Vaucheria 231.  
 Geotonische Erscheinungen und Geotropismus 175.  
 — Hemmung 226.  
 Geotonus 226.  
 — Definition 237.  
 — Phylogenie 231.  
 — Wachstumsbeeinflussung 169.  
 Geotorsionen 226.  
 — Alströmeria 168.  
 — Definition 236.  
 — Lophospermum 168.  
 — Reizreaktionenkette 168 f.  
 — Tradescantia 195.  
 — Typus 168 f.  
 Geotortismus 236.  
 Geotrophie, Definition 236.  
 Geotropische Krümmungen 148 f.  
 — Bewegungen 176.  
 — Fucusspermatozoide 176.  
 — Gameten 176.  
 Geotropische Krümmungen, Avena koleoptile 173.  
 — — Geowachstumsreaktionen 147.  
 — — Lepidium 172.  
 — — Lupinus 172. 173  
 — — Phycomyces 144.  
 — — Polytoma 176.  
 — — Protisten 176.  
 — — Vaucheria 144.  
 — — Wurzeln 172.  
 — Reaktion, Avena 36 f  
 — — Gelenke der Pflanzen 142.  
 — — Lokalisation 142. 225.  
 — — Galeopsis 225.  
 — — Lupinuswurzel 44.  
 — — Wachstumsregulatoren, Beeinflussung der 36.  
 — — Zeawurzeln 44.  
 — — Reaktionsfähigkeit, Alter 156.  
 — — Schwerereiz 205.  
 — — Tradescantia 156.  
 — Schwärmer 176.  
 — Spirillum 176.  
 — Reizreaktionskette Schema 122.  
 — Wurzelkrümmung 226.  
 Geotropischer Reiz, Leitung, Allg. 50.  
 — — Wirkung durch Narkotika 158.  
 Geowachstumsreaktionen 171 Abb. 210.  
 — geotropische Krümmungen 147.  
 — Grasknoten 147.  
 — Lupinus 147.  
 Geotropismus 34 ff. 119 ff.  
 — Arachis 224.  
 — Asteroxylon-Rhizoid 230.  
 — Antonome Symmetrieverhältnisse der Pflanze 117.  
 — Avena 35. 39. 40. 41. 50.  
 Geotropismus, Bestimmung der kritischen Zeit 153.  
 — Blätter 116.  
 — Braunalgen 231.  
 — Charophyten 231.  
 — Coleus 46.  
 — Diffusion 35. 37.  
 — Definition 120. 236.  
 — Erdnuß, Fruchstiele 224.  
 — Funaria, Sporogon 204.  
 — geotonische Erscheinungen 175.  
 — Helianthus 38 f. 40.  
 — Hordeum 34.  
 — Hypokotyle 34 f.  
 — Keimwurzeln 39 f.  
 — Koleoptile 34 f.  
 — Kompensationsmethode 151.  
 — Kompositenhypokotylen 48.  
 — Kompositensprossen 48.  
 — Labiaten 46.  
 — Längenausdehnung 160.  
 — Leguminosen 224.  
 — Leitungswege 41.  
 — Lupinus 50.  
 — — Hypokotyle 48.  
 — Lycopus 46.  
 — Mangrove, Atemwurzel 223.  
 — Mentha 46.  
 — negativer 180. 208. 223 f.  
 — — Algen 121.  
 — — Allgemeines 208.  
 — — Chacophyta 121.  
 — — Definition 121 207. 208.  
 — — Fucales 121.  
 — — Laubmoose, Seten 121.  
 — — Mangrovebäume, Atemwurzeln 121.  
 — — Moore, sporogone 223.  
 — — Pilze 121.  
 — — — Sporangienträger 223.

- Geotropismus. Allgemeines Rhizome 190.  
 — — Siphonales 121.  
 — — Statolithenapparat 209.  
 — — Wurzeln 121.  
 — Permeabilität 35  
 — Pflanze, Lichtrichtung 117.  
 — Pflanzen, erwachsene 45f.  
 — Phototropismus 209f.  
 — Phylogenie 230.  
 — Pilze 231.  
 — positiver Algen 121.  
 — — Allg. 180. 208. 223f.  
 — — Charophyta 121.  
 — — Definition 121. 207 208.  
 — — Funaria 121.  
 — — Hutpilze, Lamellen 121.  
 — — Laubmooskapselfen 121.  
 — — Moose, Rhizoide 121.  
 — — Pfahlwurzeln 121.  
 — — Siphonales 121.  
 — — Statolithenapparat 209.  
 — — Vicia Faba, Keimwurzel 119f. 120 Abb.  
 — — Wurzelspitze 119.  
 — Reaktionszeit 158.  
 — Reizleitungen, echte 84.  
 — Reizreaktionskette 117.  
 — Rhynia 230.  
 — Schwerkraft 37.  
 — Scrophularia 46.  
 — Seitenäste 116.  
 — Senecio 48.  
 — Silphium 48.  
 — Siphonales 231.  
 — Stachys 46.  
 — Tradescantia 42.  
 — Triticum 34.  
 — Ulotrichales 231.
- Geotropismus, Vicia Faba 35. 40. 119. 121.  
 — wachstumsbeschleunigende Substanzen, Weitergabe 37f.  
 — Webersches Gesetz 153.  
 — Wundreiz 37.  
 — Wurzeln 116.  
 — Zea 42. 50.  
 Geowachstumsreaktion von Ober- und Unterseite 146f.  
 Geraniaceen, Epinastie 203.  
 Geschlechtsbestimmung 554 ff.  
 Geschlechtschromosomen, Mammalia 645.  
 — Mechanismus 565. 597.  
 Geschlechtschromosomenzahl 343.  
 Geschlechtsformeln, Lymantria 564.  
 Geschlechtsgene 597.  
 Geschlechtshormone 598.  
 — Amphibia 614.  
 Geschlechtsumwandlung, Aves 640.  
 — Insekten 640.  
 — Kröten 629f.  
 — Kurvenschema 640.  
 — Rana 629.  
 — Tauben 629. 430. 639.  
 — zygotische, Aves 635.  
 — — Tauben 635. 636. 638.  
 Geschlechtsverschiebung, Kröten 628.  
 — Rana 628.  
 — Triton 628.  
 Geschlechtszellen, Golgi-Apparat 376f.  
 Gestaltsänderung der Pflanze der Schwerkraftwirkung 116.  
 Gewebespannungen, geotropische 165.  
 Gewebewucherungen in der Milz 537.
- Gigasformen, genome 347.  
 — heteroploide, Eigenschaften 347.  
 — polyploide, Eigenschaften 347.  
 — — Oenothera 345.  
 — Primula 345.  
 Gigasmutanten 317.  
 — Datura 317.  
 — Epilobium 317.  
 — Oenothera 317.  
 — — Primula 317.  
 — Vermehrung der Chromosomenzahlen 344.  
 Gipfeltrieb, Plagiogeotropie 194.  
 Glandula vesicularis, GOLGI-Apparat 38.  
 Glechoma, Wasserfaktor 192.  
 Globuline, Muskelfaser 436.  
 Glucose 298.  
 Glutamin 280ff. 285. 303.  
 — Mensch 283.  
 — Pflanzen, höhere 281.  
 Glutaminsäure 281. 282.  
 Glykogen, Milz 512.  
 — Muskelfaser 481. 482. 492.  
 Glykogenzunahme, Milz 544.  
 Glycerin 298.  
 GOLGI-Apparat 357 ff.  
 — Acrididae, Akrosom 382.  
 — Akroblast 381.  
 — Akrosombildung 401.  
 — Ammonoetes 387.  
 — Archoplasma 376. 381.  
 — Ascidien, Dotterbildung 376.  
 — Astacus 387. 388.  
 — Ausstoßung des Sekretes 397f.  
 — Axolotl 387.  
 — Becherzellen 387. 391. 392 Abb. 393.

- |  |  |   |
|--|--|---|
| <p>GOLGI-Apparat, Becken-<br/>drüse 387.<br/>— BRUNNERSche Drü-<br/>sen 387.<br/>— Bürzeldrüse 387.<br/>397.<br/>— Campanella 399.<br/>— Cavia 387.<br/>— Akrosomenbildung<br/>380.<br/>— — Spermatogenese<br/>377. 378.<br/>— Chelanops, 401.<br/>— Centriol 379.<br/>— — Spermatogenese<br/>370. 377.<br/>— Chilodon 399.<br/>— Chilomonas 399.<br/>— Chironomuslarve<br/>387.<br/>— Chondriome 363.<br/>371.<br/>— Chondriosomen 372.<br/>— chromophobe und<br/>chromophile Sub-<br/>stanz 369.<br/>— COWPERSche Drü-<br/>sen 388.<br/>— Cryptobranchus 387.<br/>— Cryptophyllus, Sper-<br/>matogenese 375.<br/>— Darmzellen 391.<br/>392 Abb.<br/>— Darstellung 359f.<br/>— Diktyokinese 374.<br/>375.<br/>— Diktyosomen 362.<br/>374.<br/>— Diplosom 379.<br/>— Dogiella 399. 400<br/>Abb.<br/>— Dotterbildung 376.<br/>401.<br/>— Drüsenzelle 373.<br/>383 ff.<br/>— Eidechse 387.<br/>— Eizelle 376f.<br/>— Ente 387. 397.<br/>— Epididymis 388.<br/>396.<br/>— Epistylis 399.<br/>— Epitheldrüsen 387.<br/>— Epithelzellen 371.<br/>383.</p> | <p>GOLGI-Apparat Erythro-<br/>cyten 371.<br/>— Euschistus, Sperma-<br/>tocyten 379<br/>— Exkretion 386f.<br/>— Fixierung 359. 360.<br/>— Fundusdrüsen 387.<br/>— Furchungsprozeß<br/>382f.<br/>— Ganglienzellen 366f.<br/>373.<br/>— Geschlechtszellen<br/>376f.<br/>— Gestalt und Struktur<br/>366f.<br/>— Glandula vesicularis<br/>388.<br/>— Granulum und GOL-<br/>GI-Apparatteile 395.<br/>— HARDERSche Drüse<br/>387. 397.<br/>— Helix 365.<br/>— — Samenzellen 361.<br/>— — Sexualzellen 369.<br/>— — Spermien 378.<br/>— — Spermatogonien<br/>378.<br/>— — Spermatozoen<br/>379.<br/>— Hemipterensperma-<br/>tocyten 375.<br/>— Homogenität 368.<br/>— Huhn 387. 388. 397.<br/>— Hund 387.<br/>— Hypophysen 387.<br/>— Idiosom 369. 378f.<br/>— idiosomatische Sub-<br/>stanz 365.<br/>— Inguinaldrüse 387.<br/>— Insekten 361.<br/>— Janusgrünfärbung<br/>363.<br/>— Kaninchen 387. 397.<br/>— Katze 387. 389.<br/>— Knorpelzellen 389.<br/>392.<br/>— kontraktile Vacuole<br/>400 Abb.<br/>— Lacerta 394 Abb.<br/>— Leber 387.<br/>— Leberzellen 394 Abb.<br/>— Lepidoptera, Akro-<br/>som 382.</p> | <p>GOLGI-Apparat · Limax<br/>387. 396.<br/>— Limaxspermat-<br/>ocyten 375.<br/>— Limnaea, Embryo-<br/>nalzellen 368.<br/>— — Furchung 383.<br/>— Lionotus 399.<br/>— Lipoide 363.<br/>— Lipoidreaktion 365f.<br/>— Maus 387. 388. 396.<br/>— MEIBOMSche Drüse<br/>387.<br/>— Mensch 387. 388.<br/>— Meristemzellen 371.<br/>— Metallimprägation<br/>364.<br/>— metamikroskopische<br/>Struktur 367.<br/>— Milchdrüse 387. 392.<br/>— Mitochondrien 361f.<br/>367. 368. 376. 378.<br/>398.<br/>— Mitosen 374.<br/>— Mitteldarmdrüse<br/>387.<br/>— Molge 387.<br/>— Morphologie 359f.<br/>— muköse Drüsen-<br/>zellen 395.<br/>— Muskelfaser 469.<br/>— Nassula 399.<br/>— Nebenhoden 388.<br/>— Nepa, Dotter 377.<br/>— Neurone 383 ff.<br/>— Neutralrotfärbung<br/>363.<br/>— Niere 388. 389f.<br/>— Obisium, Centriol<br/>379.<br/>— — Spermatogenese<br/>370.<br/>— — Spermatozoen<br/>377.<br/>— Osmiophile u. -phobe<br/>Substanz 370.<br/>— Osteblasten 392.<br/>— Oviduct 388. 397.<br/>— Pancreas 387. 396.<br/>— Pancreaszellen 367f.<br/>370. 392. 395.<br/>— Paramaecium 399.<br/>400 Abb.</p> |
|--|--|---|



- GOLGI-Apparat** Parathyreoidea 387.  
 — Parathyreoidzellen 389.  
 — Parotis 387.  
 — Patella, Dotter 376.  
 — Petromyzon 387. 388.  
 — Pflanzen 371 ff.  
 — PLATNERSche Fäden 366.  
 — Prostata 388.  
 — Protozoen 371.  
 — Pseudoscorpione, Spermatogenese 359. 370.  
 — Pulmonaten, Sexualzellen 366.  
 — Rana 387. 388.  
 — Rhythmus der Zellarbeit 393.  
 — Salamanderspermatocyten 375.  
 — Salamandrella 388.  
 — Sekretbildung 401.  
 — Sekretgranula 391 ff. 393 f.  
 — Sekretion 386 f.  
 — Seröse Drüsenzellen 395.  
 — Silberimprägnation 360 f.  
 — Speicheldrüse 387. 392.  
 — — Limax 396.  
 — Spermatiden 375.  
 — Spermatocyten 365. 375.  
 — Spermatogenese 377 f.  
 — Spermatozoen 375.  
 — Spermio-genese 369 f.  
 — Stenobothrus, Diktyokinesen 381.  
 — Stratum germinativum 388.  
 — Submaxillaris 387.  
 — Talgdrüsen 387. 396.  
 — Tegenaria, Spermatocyten 375.  
 — Thyreoidea 387.  
 — Thyreoideazellen 389.  
 — Trachealdrüse 387.
- GOLGI-Apparat, Tränen-drüsen** 387.  
 — Triton 387. 389 f. 392. Abb. 401.  
 — Triturus 387.  
 — Tubuli contorti 388. 389 f.  
 — Tumorzellen 389. 392.  
 — Trophospongien 368.  
 — Urodela 395.  
 — Vacuome 363. 371.  
 — Vitalfärbung 359. 362. 363 f.  
 — Vorticella 399.  
 — Zellfunktion 372.  
 — Zellpolarität 388.  
 — Zoothamnium 399.  
 Gonade, Lymantria 566 f.  
 — Rana 615.  
 — Lymantria, Flügel-form 568 f.  
 Gonenbildung, Teilungsstörungen 318.  
 — normale Zerstörung 349.  
 Gonadenhormone, Mammalia 642. 652.  
 Gonadentransplantationen 554.  
 Gonochorismus, Rana 625. 626.  
 Gramineen, Wachstumsregulatoren 47.  
 — Koleoptile, Wachstumsregulatoren 4.  
 Granula 424.  
 — und GOLGI-Apparat-teile 395.  
 Granuläre Akrosombildung 382.  
 Grasknoten, Geowachstumsreaktion 147.  
 — Wachstumsbeschleunigung 170.  
 Grenzplasmolyse, osmotischer Wert 144.  
 — Phaseolus 199 Abb. 200.  
 Grenzpotentiale, Kolloidgemische 130.  
 Griffel, Wechselgeotropismus 204.
- Grünalgen, siphonale, Plagiotropismus 121.  
 — Statolithenstärke 231.  
 Guanase, Milz 512.  
 Guanidin 260. 261. 263.  
 — Vicia 267.  
 Guanidinbildung, Vicia 270.  
 Guanidinbuttersäure 263.  
 Guaninbildung in Pflanzen 267.  
 Gymnospermen, Traumatotropismus 60.  
 Gynandrie 600. 603. 659. 679 f.  
 — Aves 638. 645.  
 — bilaterale Symmetrie 680.  
 — Definition 556. 557.  
 — Drosophila 672.  
 — Entstehung 681.  
 — Erblichkeit 682.  
 — Intersexualität, subtriploide 662. 680 Abb. 681 Abb.  
 — Kombination mit Intersexualität 682.  
 — Mammalia 645.  
 — Schmetterlinge 556.  
 — Verursachung 682.  
 — — genetische 682.  
 — — phänotypische 682.  
 — Vorkommen 680.  
 Gynandromorphismus, s. Gynandrie.  
 Hammel, Milz 506.  
 Hämoglobin, Milz 529. 530.  
 Haploide Chromosomenzahl 313.  
 — — Datura 338.  
 — — an tierischen Eiern 317.  
 Haptotropismus 65 ff.  
 — Asparagus 211.  
 — Avena 66 Abb.  
 — Leitungsvorgänge 65.

- Haptotropismus, Reiz-**  
 leitungen, echte 84.  
 — Triticum 66 Abb.  
**HARDERSche Drüse,**  
**GOLGI-Apparat** 387.  
 397.  
**Harnsäure, Milz** 512.  
**Harnstoff** 258. 263.  
 280ff. 285. 303.  
 — Amphibien 280.  
 — Bovista 280.  
 — Champignon 275.  
 280. 294.  
 — Eiweiß der Pflanze.  
 Beziehung zum 257f.  
 — Entstehung 291.  
 — — durch Eiweiß-  
 abbau im Organis-  
 mus 262.  
 — — durch hydroly-  
 tische Prozesse 260.  
 — Fische 280.  
 — Leber 274.  
 — Lycoperdon 274.  
 — Mammalia 280.  
 — Oxydative Synthese  
 290. 301.  
 — pathologische Pro-  
 zesse 298.  
 — Pflanzen 266. 269.  
 — Pilze 275. 276. 280.  
 290f.  
 — Schimmelpilze 278.  
 — Strukturbild 289.  
 — synthetischer 302.  
 — im Organismus  
 284 ff.  
 — Vorkommen in  
 Pflanzen 274f.  
**Harnstoffausartung**  
 294.  
**Harnstoffbildung** 268.  
 287. 300.  
 — — Anpassung 301 ff.  
**Harnstoffgärung** 273.  
**Harnstoffgehalt, Bo-**  
**vista** 279.  
 — Lycoperdon 279.  
 — Psallista 279.  
**Harnstoffgewinnung,**  
**Ahornblätter** 301.  
 — Phaseolusfrüchte  
 301.
- Harnstoffmengen, Li-**  
**stera** 278.  
 — Pisum 278.  
 — Urease 278.  
 — Vicia 278.  
**Harnstoffspaltung** 290.  
**Harnstoffsynthese** 297.  
**Harnstoffverbrauch in**  
**Pflanzen** 266.  
**Haustaube, Geschlechts-**  
**umkehr** 636.  
**Hefepreßsaft, Arginase**  
 268.  
**Helianthus, Geotropis-**  
**mus** 38f. 40.  
 — Hypokotylzuwachs-  
 geschwindigkeit 100.  
 101 Abb.  
 — Phototropismus  
 102.  
 — PICCARDSche Me-  
 thode 125.  
 — Relaxationsverhält-  
 nis 152.  
 — Schwerereiz 205.  
 — Wachstumsförde-  
 rung 102.  
 — Wachstumshem-  
 mung 102.  
 — Wachstumsregula-  
 toren 4. 9. 10.  
**Helix, GOLGI-Apparat**  
 365.  
 — Samenzellen, GOLGI-  
 Apparat 361.  
 — Sexualzellen, GOLGI-  
 Apparat 369.  
 — Spermatogonien,  
 GOLGI-Apparat 378.  
 — Spermatozoen,  
 GOLGI-Apparat 379.  
 — Spermien, GOLGI-  
 Apparat 378.  
**Hemipteren, Spermato-**  
**cyten, GOLGI-Appa-**  
**rat** 375.  
**Hemmungstoffe** 1.  
**Herbivoren, Urease** 274.  
**Heringssperma, Agma-**  
**tin** 270.  
**Hermaphroditismus,**  
**Crustaceen** 607.  
 — Mammalia 643.  
 — Pisces 633.
- Hermaphroditismus**  
**Rana** 613. 626.  
**HEROLDS Organ, Ly-**  
**mantria** 567. 576. 578.  
**Herzmuskeln** 447.  
**Heterocentron, Längs-**  
**polarität** 167.  
**Heterogametrie, Ly-**  
**mantria** 583.  
 — Rana 613. 628.  
**Heteroploidie, Allge-**  
**meines** 311f. 313.  
 338f.  
 — Bedeutung der Ana-  
 lyse 352.  
 — Chromosomengehalt  
 311.  
 — Datura 340. 341.  
 — Definition 311. 312.  
 — Drosophila 342.  
 — Entstehung 349.  
 — Epilobium 345.  
 — Funaria 338f.  
 — Nicotiana 345.  
 — Physomitrium 338f.  
 — Rosa 346.  
 — Salix 346.  
 — Solanum 345.  
 — Trifolium 346.  
 — Wichtigkeit für die  
 Entstehung man-  
 cher Formenman-  
 nigfaltigkeit 350.  
**Heterotrophien** 161 Abb.  
 226.  
**Hieracinin, Rosa** 350.  
 — Salix 350.  
 — Variation 350.  
**Hippocampus, Muskel-**  
**faser** 453 Abb.  
 — Sarcoplasma 452.  
**Histochemie, Muskel-**  
**fasern** 416ff.  
**Hitzereizung, Elodea** 73.  
**Hoden, Aves** 637.  
 — Bildung 566.  
 — Drosophila 672.  
 — Entwicklung 573.  
 615 ff.  
 — Lymantria 569.  
 — Rana 614 ff.  
 — Schweine 648.  
 — Verwachsung 566.  
 — Zwicke 644.

- Hodenextrakt, Aves 635. 637.  
 Holosteum, Temperaturfaktor 190. 191.  
 Homogenität, GOLGI-Apparat 368.  
 Homogentisinsäure 145.  
 Homosexualität 654.  
 Hordeum, Geotropismus 34.  
 — Phototropismus 29ff.  
 — Traumatotropismus 57. 58. 59. 61.  
 Horizontalgeotropismus, Allgemeines 218.  
 — Definition 237 240.  
 Hormone, Allgemeines 554.  
 — Kröten, Hoden 619.  
 — Mammalia 643.  
 — Papaver 202.  
 — Phototropismus 111.  
 — Wirbeltiere 630.  
 — Wirkung 638.  
 Hormonenreiz, Schweine 651.  
 Hormonproduktion, Gonade, Sebricht-Bantamhühner 642.  
 — Intersexualität 652.  
 Huhn, Eierstockhormone 639.  
 — GOLGI-Apparat 387. 388. 397.  
 — MÜLLERSche Gänge 639.  
 — Ovarium, zu Hoden regenerierend 639.  
 — Ovotestis 639.  
 — primäre Unterschiede zwischen den Geschlechtern 638.  
 — Vasa deferentia 639.  
 Hummel, Muskelfasern 431. 476 Abb.  
 — Sarcosomen 476.  
 Hund, Endcapillaren 511.  
 — GOLGI-Apparat 387.  
 Hund, Milz 506. 507 Abb. 511.  
 — — Innervation 517.  
 — — Kontraktionen 515.  
 — — Nerven 516.  
 — — Volumschwankungen 516.  
 — Milzexstirpation 539.  
 — Pulpareticulum 511.  
 — Venen 511.  
 Hunger, Milz 536.  
 Hungerhormone 1.  
 Hutpilze, Lamellen, Geotropismus, positiver 121.  
 Hyacinthus, polyploide Chromosomenzahlen 346.  
 — Polyploidie 348.  
 Hydantoinester 277.  
 Hydrangeablüten, Blütenbewegungen 203.  
 Hydrophilus, Anisotropie 429.  
 — COHNHEIMSche Felder 449.  
 — Fett 495.  
 — Fibrillen 451.  
 — Flügelmuskelform 475 Abb.  
 — Flugmuskel 471. 475.  
 — Lebensweise 453.  
 — Lipoidsubstanz 495.  
 — Muskelfaser 429. 448 Abb. 450 Abb. 454 Abb. 493. 494 Abb. 495.  
 — — Arbeitsleistung 451.  
 Hydrophilusmuskel, Tetanusversuche 451.  
 Hymenopteren, Muskelfasern, Sarcosomen 473.  
 Hyperbelgesetz 157.  
 Hypercholesterinämie, Milz 543.  
 Hypertripleide Formen 313.  
 Hypodiploide Formen 313.  
 Hyponastie, Definition 238.  
 Hypophyse, GOLGI-Apparat 387.  
 Hypospadië 654.  
 Hypotrophie, Definition 236.  
 — Coniferen 160.  
 — Fichte 160. 161 Abb.  
 — Laubbäume 160f.  
 — Ricinus 161 Abb.  
 Hypokotylen Geotropismus 34f.  
 — Reizstoffe, Wachstumsfördernde 49.  
 — Wachstumsbeschleunigung 47.  
 Hypoxanthus, Milz 512.  
 Idiosom, GOLGI-Apparat 369. 378f.  
 Idiosomatische Substanz, GOLGI-Apparat 365.  
 Induktion 149.  
 — Definition 133.  
 Induziertes Geschehen, Definition 237.  
 Infektionskrankheiten, Milz 536.  
 Inguinaldrüse, GOLGI-Apparat 387.  
 Inhärentes Geschehen, Definition 237.  
 Insekten, Ammoniak 303.  
 — Blütenbestäubung 228.  
 — Flugmuskeln, Fibrillen 464.  
 — Geschlechtsumwandlung 640.  
 — GOLGI-Apparat 361.  
 — Intersexualität 649.  
 — Muskelfasern 5.  
 — Skelettmuskeln 447 ff.  
 — Thoraxfibrillen 427. 464.  
 — zygot. geschlechtsbestimmende Faktoren 644.  
 Insektenmuskeln, Einwirkung von Wasser Salzen u. Säuren 456f.

- Insektenmuskel, Fibrillen 461. 466.  
 — Lipoide 489.  
 — Sarcosome 421. 493.  
 — Thoraxfibrillen 423.  
 — Myosin 465.  
 — Sarcoplasma 466.  
 Intensitätpräsentationszeit 151.  
 Intercolumnare Spalträume, Muskelfasern 420.  
 — Substanz, s. Sarcoplasma.  
 Interfibrilläre Substanz, s. Sarcoplasma.  
 Intersexe, Biston 659.  
 — Cladoceren 667.  
 — Daphnia 656. 657. 667.  
 — Definition 556.  
 — Drehpunkt 560.  
 — Drosophila 672.  
 — Lymantria 603.  
 — Mensch 654.  
 — Morphologie 660f.  
 — Plebeius 600.  
 — Rana 618. 619.  
 — Saturnia 658.  
 — Schweine 647.  
 — Formeln, Lymantria 564.  
 — männl. Lymantria 560. 561. 563. 565. 574. 587. 588.  
 — Morphologie, Lymantria 565.  
 — weibl. Lymantria 560. 561. 563. 570. 576.  
 Intersexualität 599.  
 — Agamermis 608.  
 — Aves 634f. 637.  
 — Bonellia 656.  
 — Definition 556f. 569. 613.  
 — Drosophila 676.  
 — Entstehung 563.  
 — Forelle 633.  
 — Gynandromorphismus, Kombination mit 683.  
 — historische Übersicht 556f.  
 Intersexualität, Hormonenproduktion 652.  
 — Insecten 649.  
 — Lymantria 657f. 665. 678.  
 — Mosaik 560.  
 — Streptopelia 634.  
 — Theorie der triploiden 672f.  
 — Toggenburger Ziegen 646.  
 — Turtur 634.  
 — Xiphophoriden 633.  
 — diploide, Crustaceen 607f.  
 — —, Drosophila 602.  
 — Grad, Lymantria 565.  
 — hormonische, Zwickel 643.  
 — subtriploide, Gynandromorphismus 662.  
 — transitorische, Amphibia 614.  
 — — Rana 612.  
 — triploide 656f.  
 — — Befruchtung parthenogenetischer Eier 662.  
 — — Biston 658.  
 — — Drosophila 656. 657.  
 — — Historisches 657.  
 — — Lymantria 676.  
 — — Saturnia 658.  
 — — Schmetterlinge 676.  
 — zygotische Mammalia 642.  
 — — Aal 633.  
 — — Gammarus 608.  
 — — Mensch 654.  
 — — Pediculus 656f.  
 — — Schweine 647.  
 — — Ziege 646.  
 Intersexualerscheinungen, hormonischer Natur 638.  
 Intersexualitätsserie 561.  
 Intersexuelle Umwandlung, schildpattfarbige Katzen 653.  
 Invertin, Schweinemilz 513.  
 Ionentheorien 130.  
 Ipomoea, Windebewegungen 212.  
 Isoelektrischer Punkt, Muskelfaser 426.  
 Isogenomatische Formen 314.  
 Isotrope Schichten, Muskelfasern 420. 421.  
 Isotropie, Muskelfaser 421. 461. 462.  
 JAMINSche Ketten 74.  
 Janusgrünfärbung, GOLGI-Apparat 363.  
 Jetztzeit, geologische 230.  
 Jodide, Quellung 439.  
 Juvenilhermaphroditismus, Rana 556. 614.  
 Kallus Längspolarität 167.  
 Kallusgewebe, wuchern des 317.  
 Kaliumsalze, Einfluß auf Muskeln 440.  
 Kambrium 230.  
 Kamptomorphose, Definition 164. 232.  
 — Fichte 164.  
 — Rotholzbildung 165.  
 Kaninchen, GOLGI-Apparat 387. 397.  
 — Milz 506. 530. 531.  
 — Milzextirpation 539.  
 Karbon 230.  
 Kartoffel, Wundextrakt 2.  
 Kartoffeltriebe, Umstimmungsvorgänge 205.  
 Kastration, Kröten 629. 630.  
 Kataphoreseversuche 132.  
 Katze, GOLGI-Apparat 387. 389.  
 — Milz 506. 511. 529. Abb. 530. 531.  
 — — Nerven 516.  
 — — Venöse Blutbahn 510 Abb.

- Katze, Milz, arterielle Blutbahn 510 Abb.  
 — — Volumschwankungen 576.  
 — Milzextirpation 539.  
 — schildpattfarbige 653.  
 — — intersexuelle Umwandlung 654.  
 Keimungsstadien, Kürbis 162 Abb.  
 Keimwurzeln, Geotropismus 36f.  
 — Traumatotropismus 62f.  
 Kernphasenwechsel 314.  
 Kernplasmarelationen 320. 329. 347. 348. 613.  
 Kletterfarne, Phylogenie 232.  
 Klimmbewegungen 210f.  
 Klinogeotropismus, Definition 238.  
 Knochenmark, Blutbildungsstelle 530.  
 Knorpelzellen, GOLGI-Apparat 384. 392.  
 Kohlehydratstoffwechsel, Milz 542.  
 Koleoptile, Definition 237.  
 — Geotropismus 34f.  
 — innere Sekretion 43.  
 — Reizstoffe, tonisch wirkende 149.  
 — Traumatotropismus 51f.  
 — Verteilung der Susceptionsfähigkeit 224.  
 Kolloidgemische, elektrostatische Potentiale 130.  
 Kolloidprozeß, Muskelfaser 467.  
 Kommata 423.  
 Kompensationsmechanismus, Milz 526.  
 Komplementärbedingungen, Definition 238.  
 Komplexbastard, Lymantriarassen 585.  
 Kompositenhypokotylen, Geotropismus 48.  
 Kompositensprossen, Geotropismus 48.  
 Konstitutionsanomalien 348.  
 Kontraktile Vacuole, GOLGI-Apparat 400.  
 Kopulationsapparat, Lymantria 566. 575.  
 Kopulationsorgan, Lymantria 576.  
 — Zeitgesetz der Intersexualität 662.  
 Kotyledonenstiele, Wechselgeotropismus 204.  
 Krebsmuskeln, Lipoid 489.  
 — Myosin 465.  
 Kreisbewegung, Analyse 213.  
 — Antotropismus 215. 217.  
 — Pharbitis 216f.  
 — Sicyos 219.  
 Kressewurzeln, Endreaktion 140.  
 Kreuzung, Lycia 601.  
 — Nyssia 601.  
 — Poecilopsis 601.  
 Kreuzungsanalyse, Antiorhinum 351.  
 — Drosophila 351.  
 Kröten, BIDDERSches Organ 619.  
 — Brunstcharakter des Männchens 619.  
 — Drosophilatyp 630.  
 — Geschlechtsumkehr 630. 631. 630 Abb.  
 — Geschlechtsverschiebung 628.  
 — Hormone des Hodens 619.  
 — Kastration 629f.  
 — MÜLLERSche Gänge 630.  
 — Ovarium 630.  
 Kröten, Ovarrudiment 630.  
 Krümmung, Cobia 204.  
 — Geotropismus 172f.  
 — — Tropaeolum 204.  
 — Plasmolyse 143.  
 Krümmungsbewegung, Definition 240.  
 Krümmungsgeschwindigkeit, Avena 107ff. 108 Abb. 109 Abb.  
 Krümmungsimpuls 159. 174.  
 Krümmungsphasen, autotroper Ausgleich 144.  
 — Wachstum 144.  
 Krümmungsreaktion, Panireen III Abb.  
 Krümmungstendenz, geonegative 178. 197.  
 — geopositive 178. 197.  
 — — Richtung 180.  
 Kryptogamen, Wechselgeotropismus 204.  
 Kumulationen 312. 314.  
 Künstliche Parthenogenese 318.  
 KUPFFERSche Sternzellen der Leber 538.  
 Kürbis, Keimungsstadien 162 Abb.  
 — Stemmorgane, Geomorphose 162.  
 Lacerta, GOLGI-Apparat 394.  
 Lachs, Milz 525.  
 — — zur Laichzeit 525 Abb.  
 — Muskulatur 297.  
 Lactacidogenphosphorsäure, Muskelfaser 467.  
 Labiaten, Geotropismus 46.  
 — Statolithenstärke 126.  
 Labien, Lymantria 13. 14. 16.  
 Lamium, Temperaturfaktor 190.  
 Längskraft, Definition 237.

- Längspolarität 166f.  
 — Crambe, Rhizom 176 Abb.  
 — Definition 240.  
 — Heterocentron 167.  
 — Kallus 167.  
 — Marsilia 166.  
 — Populus 167.  
 — Weidenstecklinge 167.  
 Längspolaritätscharakter, Anthurium 160.  
 — Neottia 166.  
 Längs- und Querreizung 174.  
 — Lepidium 174.  
 Lastkrümmungen, aktive 125.  
 Lateralgeotropismustheorie 218.  
 Laubmoose, Herstellung multivalenter Pflanzen 316ff.  
 — Seten, Geotropismus, negativer 121.  
 Laubmooskapseln, Geotropismus, positiver 121.  
 Lebensfähigkeit vieler Spaltungsindividuen 352.  
 Leber, Erythrozytenabbau 538.  
 — GOLGI-Apparat 387.  
 — Harnstoffbildung 274.  
 — Mammalia, Arginasegehalt 264.  
 Lebermoosbrutknospen Dorsiventralität 160.  
 Lebermoose, Plagiotropismus 121.  
 — Geosuszeption 127.  
 Leberzellen, GOLGI-Apparat 394.  
 Lecithin, Hundemilz 512.  
 — Muskelfaser 483. 495. 496.  
 Leguminosen, Geotropismus 224.  
 Leguminosenblätter, Temperaturfaktor 191.  
 Leitungswege bei Reizen 69.  
 Lepidium, Geotropische Krümmung 172.  
 — Hauptwurzeln, orthotrope 186.  
 — — plagiotrope 186.  
 — Orthogeotropismus 192.  
 — Plagiogeotropismus 192.  
 — Phototropismus 103.  
 — PICCARDSche Methode 125.  
 — Quer- und Längsreizung 174.  
 Lepidiumwurzeln, Bestimmung der kritischen Zeit 153.  
 — Polare Modifikation 182.  
 — Sinusgesetz 152.  
 Lepidoptera, Akrosom, GOLGI-Apparat 382.  
 Leptom 2.  
 Letalfaktor 351.  
 Leucocyten, Milz 511. 533.  
 Leucocytenbildung, Milz 533.  
 Libellen, Muskelfasern 431.  
 — Muskelfaser, Sarco-some, Reduktion 477.  
 — Muskelsäulchen 475.  
 Libellula, Flügelmuskulatur 474.  
 Lichtgleichgewicht, Phototropismus 97.  
 Lichtkrümmung, s. Phototropismus 103.  
 Lichtturgorreaktion, Phaseolus, Blattgelenke 112.  
 Lichtwachstumsreaktion, Avena, Koleoptile 104. 105 Abb. 106 Abb. 107.  
 — Beziehung zu phototropischer Krümmung 99f. 100 Abb.  
 Lichtwirkung, Bowia 215.  
 Lienasen, Milz 513.  
 Lienin 544.  
 Limax, GOLGI-Apparat 387. 396.  
 — — Spermatocyten 375.  
 Limnaea, GOLGI-Apparat, Embryonalzellen 368.  
 Limnaea-Furchung, GOLGI-Apparat 383.  
 Linum, PICCARDSche Methode 125.  
 — Sproßquerschnitt 126.  
 Lionotus, GOLGI-Apparat 399.  
 Lipase, Schweinemilz 513.  
 Lipoide 424.  
 — GOLGI-Apparat 363.  
 — Insektenmuskelfaser 489.  
 — Krebsmuskelfaser 489.  
 — Muskelfaser 482 484. 486f. 488. 489. 492. 493. 495. 496. 497.  
 — Rana, Muskelfaser 496. 497 499.  
 Lipoidreaktion, GOLGI-Apparat 365f.  
 Listera, Harnstoffmengen 278.  
 Lolium, Traumatotropismus 51.  
 Lophospermum, Geotorsionen 168.  
 Lumularia, Dorsoventralität 160.  
 — Rhizoidbildung 160.  
 Lupinus, Asparagin 281.  
 — Geotropische Krümmungen 172. 173.  
 — Geotropismus 50.  
 — Geowachstumsreaktion 147.  
 — Wachstumsbeschleunigung 47.  
 — Wachstumsregulatoren 4. 7. 8. 16.  
 — Hypokotylen, Geotropismus 48.  
 — — Wuchsstoffe 87.

- Lupinus, Stengel, Reizstoffe, tonisch wirkende 137.
- Lupinuswurzeln, Bestimmungen der kritischen Zeit 153.
- Endreaktion 140.
- Geotropische Reaktion 44.
- Krümmung 143.
- Lycia Kreuzung 601.
- Lycoperdon, Harnstoff 274.
- Harnstoffgehalt 279.
- Urease 270.
- Lycopus, Geotropismus 46.
- Lymantria, Analkegel 568 Abb. 569 Abb. 574.
- Anhangsdrüsen 574.
- Antennen 580. 581 Abb. 582 Abb. 584 Abb. 585 Abb.
- Ausführgänge 574.
- Chromosom X, Y 562, 563.
- Determination 580.
- Differenzierung der Organe 565.
- Drehpunkt 564. 565. 574. 578. 582. 596.
- Eier 565. 571.
- Eigruppen 571.
- Eiröhren 565. 567.
- Eiröhrenbildung 566.
- Eizell-Nährgruppen 574.
- Enddarm 574.
- Epistatisches Minimum 595.
- Flügel 583.
- Geographische Rasse 561.
- Geschlechtsformeln 564.
- Gonade 566.
- Grad der Intersexualität 564.
- HEROLDS-Organ 566. 576. 577. 577 Abb.
- Heterogametie 583.
- Hoden 569. 570 Abb.
- Hodenbildung 566.
- Lymantria, Hodenentwicklung 574.
- Hodenverwachsung 566.
- Intersexe 561. 603.
- — Formeln 564.
- — Morphologie 565.
- Intersexualität 557f. 618f. 621. 675. 678.
- —, männliche 561ff. 565. 574. 578. 587f.
- — Maß 596.
- —, weibliche 561f. 565f. 576f.
- — Männchen 574. 578.
- — Weibchen 570. 576f.
- Intersexualität, triploide 676.
- Kopulationsapparat 576 Abb. 577 Abb. 578 Abb. 579 Abb. 580 Abb.
- Labien 566f. 574.
- Mütterliche Vererbung des Weiblichkeitsfaktors 586.
- Non-Disjunction 592. 593.
- Ovar 567. 572 Abb. 573 Abb. 574 Abb. 575 Abb.
- Kopulationsorgan 566. 574.
- — weibliches 576.
- Penis 566. 574. 578.
- Quantitative Gegenwirkungen 343f.
- Rassen, Quantitätstheorie 589.
- Reziproke Kreuzung der weiblichen Intersexualität 587.
- Rückkreuzungsintersexe 602.
- Sekund. Geschlechtscharaktere 557.
- Sexualverhältnisse 561.
- Spermatogenese 567. 569. 573.
- Spermatogonien 574.
- Uncus 566. 574. 578.
- Lymantria, Ureier 573.
- Ursamenzellen 573.
- Umwandlungsmännchen 590f.
- Umwandlungsweibchen 592.
- Valven 567. 573.
- Vererbung des Männlichkeitsfaktors 583.
- X-Chromosom 562. 563. 583f. 593. 594.
- Y-Chromosom 562. 563. 593. 676. 677.
- —, Lage des 592ff.
- Zeitgesetz der Intersexualität 560. 574. 578f. 596.
- Flügelform, Antenne 568.
- — Gonaden 569. 570.
- Rassen 591.
- Komplexbastard 585.
- Lysimachia, Rhizome 190.
- Lymphknoten 506.
- Magen-Darm-Verdauung, Milz 543.
- Magenschleimhaut, Carnivoren, Urease 274.
- Maiskoleoptil, Wachstumsregulatoren 7.
- Makrophagensiderose 542.
- MALPIGHISCHE Körperchen, Milz 508.
- Mammalia, Drosophila-Typus 642.
- Experimenteller Hermaphroditismus 642.
- Geschlechtschromosomen 645.
- Gonadenhormone 642. 653.
- Gynandromorphismus 645.
- Harnstoff 280.
- Hormone 642.
- Intersexualität, zygotische 642.
- Milchproduktion 643.
- Milz 506. 507.

- Mammalia, Myoproteid** 427.  
 — Ooötestis 646.  
 — Penis 642.  
 — Sekund. Geschlechtscharaktere 642.  
 — Zygotische, geschlechtsbestimmende Faktoren 644.  
**Mangrove, Atemwurzeln, Geotropismus** 223.  
**Mangrovebäume, Atemwurzeln, Geotropismus, negativer** 121.  
**Mannit** 298.  
**Männlichkeitsfaktor, Drosophila** 674.  
 — Rana 622.  
**Marchantia, Dorsoventralität** 160.  
 — Rhizoidbildung 160.  
**Marsilia, Längspolarität** 166.  
**Marsiliablätter, Wechselgeotropismus** 232.  
**Massenbeschleunigung, Beziehung zur Endreaktion** 150.  
**Massenwirkungsgesetz** 208.  
**Maus, GOLGI-Apparat** 387. 388. 396.  
 — Milz, Kontraktionen 515.  
 — Zwerchfell, Muskelfaser 470, Abb.  
**Meerschweinchen, Milz** 506. 530. 531.  
 — — Exstirpation 535.  
 — — Kontraktionen 515.  
 — Siderose 542.  
**MEIBOMsche Drüse, GOLGI-Apparat** 387.  
**Membranen** 466.  
**Mendelfaktoren, autosomaler Natur** 563.  
**Mensch, GOLGI-Apparat** 387. 388.  
 — Homosexualität 654.  
 — Hypospadie 654.  
 — Intersexe 654.  
**Mensch, Intersexualität, zygotische** 654.  
 — Milz 505. 506. 511. 541.  
 — — Blutkreislaufschema 508.  
 — — Eisen 513.  
**Mentha, Geotropismus** 46.  
 — Reizstoffbildung 135. 136.  
**Meristemzellen, GOLGI-Apparat** 371.  
**Metallimprägation, GOLGI-Apparat** 364.  
**Metallionentheorie** 132.  
 — Alkalien 133.  
 — Erdalkalien 133.  
 — Potentialdifferenzen 133.  
**Metamikroskopische Struktur, GOLGI-Apparat** 367.  
**Mikrosome, Geosuszeption** 129.  
**Milchdrüse, GOLGI-Apparat** 387 392.  
**Milchproduktion, Mammalia** 643.  
**Milchsäure** 425.  
**Milz, Aal** 506.  
 — Adenose 512.  
 — Adenoides Gewebe 508.  
 — Adrenalin 524.  
 — Albuminate 512.  
 — Amphibia 506. 530.  
 — Anatomie 505f.  
 — Arterien 508. 509. 514.  
 — Atemschwankungen des Kreislaufs 517.  
 — Aves 506. 507. 531.  
 — Azetonbildung 543.  
 — Bewegungen 515. 523.  
 — Bleichung 519 Abb. 520. 521.  
 — Bildung von Antikörpern 534.  
 — Bilirubinbildung 541.  
 — Blutbahn, geschlossene 508.  
**Milz, Blutbildung** 530.  
 — Blutkreislauf, intermediärer 510.  
 — — offener 509.  
 — Blutumlaufszeit 524.  
 — Blutentzug 528.  
 — Capillaren 510.  
 — Chemische Zusammensetzung 511f.  
 — Cholesterinstoffwechsel 543.  
 — Diapédese der roten Blutkörperchen 509.  
 — Einfluß auf die Größe des Stoffwechsels 543.  
 — Eisen 513.  
 — Eisenablagerung 542.  
 — Eisenstoffwechsel 540. 541.  
 — Enzyme 512.  
 — Erythrocyten 511. 530. 532.  
 — Erythrophagen 531.  
 — Exstirpation 534f. 539.  
 — Farbwechsel 519. 520 Abb. 521 Abb.  
 — Fische, Erythrocyten 530.  
 — Frosch 541.  
 — Funktion 514ff.  
 — Gallenfarbstoff 541.  
 — Gasterosteus 506.  
 — Ganglienzellen 511.  
 — Ganglion coeliacum 516. 517.  
 — — semilunare 516.  
 — GefäÙanordnung 2 Typen 511.  
 — GefäÙversorgung 506.  
 — Gewebewucherungen 537.  
 — Glykogen 512.  
 — Glykogenzunahme 544.  
 — Guanase 512.  
 — Hammel 506.  
 — Harnsäure 512.  
 — Hämoglobin 528. 529.



- Milz, Hund 506. 507 Abb. 511.  
 — — Exstirpation 539.  
 — — Innervation 577.  
 — — Kontraktionen 515.  
 — — Nerven 516.  
 — — Volumschwankungen 516.  
 — — Zusammensetzung 512.  
 — — Hunger 536.  
 — — Hypercholesterinämie 543.  
 — — Hypoxanthin 512.  
 — — Infektionskrankheiten 536.  
 — — Kaninchen 506. 529. 530.  
 — — Katze 506. 511. 527 Abb. 529. 530.  
 — — Blutbahn 510 Abb.  
 — — Exstirpation 539.  
 — — Nerven 516.  
 — — Volumschwankungen 516.  
 — — Kompensationsmechanismus 526.  
 — — Kohlehydratstoffwechsel 542.  
 — — Kontraktionen 517. 518.  
 — — Lachs 526.  
 — — Laichzeit 526 Abb.  
 — — Lienen 513.  
 — — Lienin 544.  
 — — Leukocyten 511.  
 — — Leukocytenbildung 534.  
 — — Magen-Darm-Verdauung 543.  
 — — MALPIGHISCHE Körperchen 508.  
 — — Mammalia 506. 507.  
 — — Mäuse, Kontraktionen 515.  
 — — Meerschweinchen 506. 529. 530.  
 — — Exstirpation 536.  
 — — Kontraktionen 515.
- Milz, Mensch 505. 506. 511. 541.  
 — — Blutkreislaufschema 508, Abb.  
 — — Eisen 513.  
 — — Zusammensetzung 512.  
 — — Muskel 527.  
 — — Muskelfaser 507.  
 — — Nebennieren 517.  
 — — Nerven 511. 516.  
 — — Nervenreißung 516.  
 — — Nervus linealis 516. 518. 519 Abb.  
 — — splanchnicus 517. 521.  
 — — sympathicus 517. 521.  
 — — Nucleoproteide 512.  
 — — Onkometer 515.  
 — — Pferd 511.  
 — — Phagocytose 532. 537.  
 — — Phosphatide 512.  
 — — Plagiostomen 506. 507.  
 — — Pulpastränge 511.  
 — — Purinbasen 512.  
 — — Ratten 529. 530.  
 — — Stoffwechsel 543.  
 — — Reptilia 506. 507. 531.  
 — — Respiratorischer Stoffwechsel 542.  
 — — Reticulumzellen 532.  
 — — Rind 511.  
 — — Schaf 506. 511.  
 — — Schwein 511.  
 — — Erepsinartiges Enzym 513.  
 — — Diastase 513.  
 — — Invertin 513.  
 — — Lipase 513.  
 — — Urease 513.  
 — — Trypsin 513.  
 — — Siderocyten 539.  
 — — Splanchnicus major 516. 517. 522. 524.  
 — — Sympathicusreizung 519 Abb. 523.  
 — — Sympathische Fasern 522.
- Milz, Sympathische Nachwirkung 518.  
 — — Teleostier 506. 507.  
 — — Thrombocyten 533.  
 — — Tonus des Herzens und der glattmuskuligen Organe 544.  
 — — Transplantation 514. 544.  
 — — Übergang von Arterien-capillaren in die Venen 511.  
 — — Vagus 516. 517. 522.  
 — — Venen 508. 509. 514.  
 — — Veränderungen in der Leber 538.  
 — — Vitaminfreie Nahrung 536.  
 — — Volumschwankungen 515f.  
 — — Xanthin 512.  
 — — Xanthin-Oxydase 512.  
 — — Zentum im Rückenmark 525.  
 — — Zerstörung artfremder Blutkörperchen 533.  
 Milzextrakt 545.  
 Milztransplantationen 545.  
 Mimosa, Bewegungsvorgang der Blätter 67.  
 — — Geschwindigkeit des Saftsteigens 75.  
 — — Intercellularen, Wasserabgabe 67.  
 — — Reizleitung 85.  
 — — — Blattstiel 77.  
 — — — Geschwindigkeit 69. 79.  
 — — Reizleitungsvorgang 67.  
 — — Reizstoffe 71.  
 — — Reizübermittlung 87.  
 — — Saftleitung, Geschwindigkeit 79.  
 — — Saftstrom 84.  
 — — Siebzellen 70.  
 — — Traumatonastie 67. 68, Abb.  
 — — Wundstoffe, Reizleitung 72.

- Mimosa Blatt, Reizleitung, Ergebnisse 82.  
 — Spross, Reizleitung 82.  
 Wurzeln, Reizleitung 70.  
 Mitochondrien, Verhältnis zum GOLGI-Apparat 361 f. 367. 368. 376. 378. 398.  
 Mitosen, GOLGI-Apparat 374.  
 Mitteldarmdrüse, GOLGI-Apparat 387.  
 Modifikationsfaktoren 563.  
 — Drosophila 653.  
 — Rana 628 f.  
 — Schweine 653.  
 Mohnblüte, s. Papaver.  
 Mohnknospe, Florale Bewegungen 228.  
 Molge, GOLGI-Apparat 387.  
 Monocie 555.  
 Monogenomatische Formen 314.  
 Monokotyledonen, Traumatotropismus 60.  
 Monoxanthylallantoin 277.  
 Monströse Ausbildungsformen 328.  
 — Moose 328.  
 — Phascum 328.  
 Moose, Beeinflussung negativer Zellteilungen 323.  
 — Chromosomen-Plasmarrelation 320.  
 — Sporogone, Geotropismus, negativer 223.  
 — Rizoide, Geotropismus, positiver 121.  
 — Monströse Ausbildungsformen 328.  
 — Plasmaunterschiede 352.  
 — Polyploide Genome 348.  
 — Polyploide Bastarden 329. 348.
- Moose, Polyploide Rasse, Reine Linie 322.  
 Mooskapsel, Reduktionsteilungen 316.  
 Moosprotoneme, Vielfachung der Genome 315.  
 Morphologische Dorsalität, s. Dorsoventralität, morphologische.  
 Morphologie der Intersexe 660 f.  
 Mosaikbildungen, Saturnia 658.  
 Mucorineen, Phototropismus 96.  
 Multivalente Pflanzen, Herstellung 316 ff.  
 Musca, Sarcosomen 480 Abb.  
 Muschel, Urease 274.  
 Muskelfaser, Aktionsströme 497.  
 — Albumin 425.  
 — Anisotropie 437. 489. 492. 497.  
 — Aphodius, Säurewirkung 424 Abb.  
 — Arbeitsleistung, Dytiscus 451.  
 — Astacus 476 Abb.  
 — Bau 430.  
 — Bienen 450.  
 — Cephalin 495. 496.  
 — Cholesterin 467 495. 496.  
 — Cuorin 496.  
 — Dytiscus 448 Abb. 449 Abb. 450. 455. 457 Abb. 460 Abb. 462 Abb. 464. 483. 490 Abb. 491 Abb.  
 — Echter Tonus 498.  
 — Einfluß von Kaliumsalzen 440.  
 — Einwirkung von Wasser, Salz und Säuren 432.  
 — Eiweiß 416.  
 — Energieentwicklung 498.  
 — Ernährung 468.  
 — Exoplasmakörner 447.
- Muskelfaser, Extraktionsmethode 417.  
 — Fett 493.  
 — Fibrillen 418. 421. 433. 436. 437. 438. 441. 444. 446. 450. 456. 457. 461. 465. 467. 477. 484. 488. 491. 496.  
 — Fibrillenbündel 446.  
 — Fischfleisch 438.  
 — Gelatinierung des Eiweißsols 427.  
 — Globuline 436.  
 — Glykogen 481. 482. 492.  
 — GOLGI-Apparat 469.  
 — Grenzschrift 466.  
 — Herz 447.  
 — Hippocampus 453, Abb.  
 — Histochemie 416 ff.  
 — Hydrophilus 429. 448 Abb. 450 Abb. 454 Abb. 493. 494 Abb. 595.  
 — — Arbeitsleistung 451.  
 — Hymenopteren, Sarcosomen 473.  
 — Hummel 476 Abb.  
 — Insekten 421.  
 — — Einwirkung von Wasser, Salzen und Säuren 456 f.  
 — Intercolumnare Spalträume 420.  
 — Interfibrilläre (intercolumnare) Substanz, s. Sarcoplasma.  
 — Interstitielle Körner, s. Sarcosome.  
 — Isotrope Schichten 420. 421.  
 — Isotropie 461. 462.  
 — Kolloidprozeß 467.  
 — Kontraktionsvorgang 418. 422.  
 — Lactacidogenphosphorsäure 467.  
 — Lecithin 483. 495. 496.

- Muskelfaser, Libellen**  
431.  
— Sarcosome, Reduktion 477.  
— Lipoider 482. 484. 487f. 488. 489. 492. 493. 495. 496. 497.  
— Maus, Zwerchfell 470 Abb.  
— Milz 507. 527.  
— Myelin 483. 485. 489. 492. 495.  
— Myosin 417. 428. 436. 438. 441. 465. 467.  
— Zoothamnium 422.
- Myosinfibrin** 417.  
— Myogen 417. 425. 426. 428. 437. 441. 442. 467.  
— Myogenfibrin 436.  
— lösliches 417.  
— unlösliches 417.  
— Myoproteid 427.  
— Myostromin 417.  
— Myoxus 447.  
— Nebenscheiben 447.  
— Neuropteren, Sarcosomen 473.  
— Osmose 433. 434.  
— Pepsinverdauung 484.  
— Permeabilität 492.  
— Phosphatiden 483. 488. 495.  
— Polarisiertes Licht 437. 438. 444. 456. 461. 462. 488.  
— Prionus 493.  
— Quellung 433. 435. 438. 467.  
— Querschnitt, verschiedene Stadien 473 Abb. 474 Abb.  
— Querstreifung 422 Abb. 437.  
— auf sarkoplasmatischer Grundlage 472.  
— Rana 478. 496.  
— Anisotrope Lipoidausscheidungen 485, Abb. 486, Abb.  
— Reizorte 463.
- Myosinfibrin, Restphosphorsäure** 467.  
— Salzaufnahme 439.  
— Sarcolemm 449. 462.  
— Sarcoplasma 418. 419. 433. 437. 438. 447. 449. 455. 457. 464. 465. 467. 468ff. 469. 489. 490. 492. 493. 497.  
— Sarcoplasmanetze 445 Abb. 470. 471.  
— Sarcosomen 445. 447. 463. 464. 467. 469. 472. 473. 493. 495.  
— Sarcosomenentwicklung 478.  
— Schleie 438. 487, Abb.  
— Struktur und Funktion, Beziehung zwischen beiden 447 ff.  
— Thoraxfibrillen 447.  
— Tracheen 493.  
— Trophospongien 469. 470. 471. 478.  
— Verkürzungsprotein PH 426.  
— Wasseraufnahme 439.  
— Wasserstarre 437.  
— Wechselbeziehung zwischen Fibrillen und Sarcosomen 477.  
— Wechselwirkung zwischen Sarcoplasma und Fibrillen 483.  
— Zwischensubstanz 478. 479.
- Muskelfibrillen, s. Muskel, Fibrillen.**  
**Muskelplasma** 416.  
**Muskelsäulchen, Libellen** 475.  
**Muskelstroma** 418.  
**Mutation** 312.  
**Mutterkorn, Arginase** 270
- Myelin, Muskelfaser**  
483. 485. 489. 492. 495.  
**Myogen, Muskelfaser**  
417. 425. 426. 428. 437. 441. 442. 467.  
**Myogenfibrin, Muskelfaser** 417. 436.  
**Myoproteid, Amphibien**  
427.  
— Fische 427.  
— Mammalia 427.  
— Muskelfasern 427.  
**Myoprotein** 428.  
**Myosin, Amphibienmuskeln** 443.  
— Arthropoden 465.  
— Dytiscus 465.  
— Fischmuskel 443.  
— Froschmuskel 443.  
— Insektenmuskeln 465.  
— Krebsmuskeln 465.  
— Muskelfaser 417. 419. 428. 436. 438. 441. 465. 467.  
— Oktopodenmuskeln 465.  
— Schleie 443.  
— Wirbeltiermuskel 466.
- Myosinmicelle** 466.  
**Myosinfibrin** 417.  
**Myosin-Gel** 439.  
**Myostromin** 417.  
**Myoxus, Muskelfaser** 447.
- MÜLLERSche Gänge, Hühner** 639.  
— Kröten 630.  
— Rana 618.  
— Schwein 648.  
— Zwicke 644.
- Nachtschlafstellung** 229.  
**Nagetiere, Scheckungsfaktor** 674.  
**Narcissus, Polyploidie** 348.  
— polyploide Chromosomenzahlen 346.  
**Narkotika, Einfluß auf Genome** 315.

- Narkotika, Wirkung auf geotropischen Reizvorgang 158.  
 Nassula, GOLGI-Apparat 399.  
 Nastie, Definition 238. — Geotropismus 180.  
 Nebenhoden, GOLGI-Apparat 388.  
 Nebennieren, Milz 517.  
 Nebenscheiben, Muskelfaser 447.  
 Nebenwurzeln 185. — geonegative Tendenz 187.  
 Nekrohormone 1.  
 Neottia, Längspolaritätscharakter 166.  
 Nepa, Dotter, GOLGI-Apparat 377.  
 Nepenthes, Wechselgeotropismus 204.  
 Nerven, Milz 511. 516.  
 Nervenreizung, Milz 516.  
 Nervenzellen, s. Neurone.  
 Nervus lienalis, Milz 516. 518. 519 Abb.  
 — splanchnicus, Milz 517. 521.  
 — sympathicus, Milz 517.  
 Neurone, GOLGI-Apparat 383 ff.  
 Neuropteren, Muskelfasern, Sarcosomen 473.  
 Neutralrotfärbung, GOLGI-Apparat 363.  
 Nicotiana, Entstehung polyploider Rassen 318.  
 — haploide Pflanzen 318.  
 — Heteroploidie 345.  
 — Polyploidie 348.  
 Niere, GOLGI-Apparat 388. 389 f.  
 Nitrate, Quellung 439.  
 Non-Disjunction 348.  
 — Lymantria 592. 593.  
 Nucleoproteide, Milz 512.  
 Nutationsbewegungen, Definition 238.  
 Nyktnastie, Definition 238.  
 Nyktnastische Bewegungen 195. — — Definition 207.  
 Nyssia, Kreuzung 601.  
 Oberflächenspannungstheorie, Fibrillen 429.  
 Obisium, Centriol, GOLGI-Apparat 379.  
 — Spermatogenese, GOLGI-Apparat 370.  
 — Spermatozoen, GOLGI-Apparat 377.  
 Ochsenleber, Urease 273.  
 Oenothera, Gigasmutanten 317.  
 — Pollenkörner, Keimsporenzahl 328.  
 — Phototropismus 195.  
 — polyploide Gigasform 345.  
 Oktopoden, Muskeln 465.  
 — Myoxin 465.  
 Onkometer, Milz 515.  
 Orchideen, Blütenstiele, Torsionen 168.  
 Ornithus 263. 265. 269. — -d 268.  
 — -i 268.  
 Ornithinbildung 268.  
 Orthogeotropismus, Allgemeines 208.  
 — Avenakoleoptilen 192.  
 — Blütenumstimmungsbewegungen 203.  
 — Lepidium 192.  
 — Vicia 192.  
 Orthoploidie 313.  
 Orthotrope Hauptwurzeln 186.  
 — Organe, Definition 238.  
 Oryctes, Sarcosomen 479.  
 Oryza, Traumatotropismus 51. 58.  
 Osmiophile und -phobe Substanz, GOLGI-Apparat 370.  
 Osmiumsäure, Fixierung des GOLGI-Apparates 360.  
 Osmose, Muskelfaser 433. 434.  
 Osmotische Saugkraft, Definition 238.  
 — — Turgordruck, Definition 238.  
 — — Wert, Definition 238.  
 — — Zustandsgrößen 143. 149.  
 Osmunda, geotropische Reaktionsfähigkeit 156.  
 Osteoblasten, GOLGI-Apparat 392.  
 Ovarialextrakt, Aves 635. 637.  
 Ovarialhormon, Aves 641.  
 Ovarienentwicklung, Rana 625.  
 Ovarium, Aves 637.  
 — Drosophila 672.  
 — Kröten 630.  
 — Lymantria 570.  
 — Rana 614 f.  
 — Zwicke 643.  
 Ovarrudiment, Kröten 630.  
 Oviduct, GOLGI-Apparat 388. 397.  
 Ovotestis, Drosophila 672.  
 — Hühner 639.  
 — Mammalia 646.  
 — Schweine 647.  
 Oxamid 287.  
 Oxydationshypothese, Harnstoff 301.  
 Pancreas, GOLGI-Apparat 367 f. 370. 387. 392. 395. 396.  
 Panniceen, hypokotyle Geosuszeption 124.

- Panniceen, Koleoptile, Geosuszeption 124.  
 — — Reizstoffleitung 139.  
 — Krümmungsreaktion III Abb.  
 — Reizleitung 110.  
 — Turgorreaktion III Abb.  
 Panicum, Koleoptilenspitzen 126 Abb.  
 Papaver, Autotropismus 202.  
 — Epinastie 201.  
 — Hormone 202.  
 — Suszeption 209.  
 — Umstimmungsprozeß 202.  
 — Wechselgeotropismen 201f.  
 — Wuchshormone 202.  
 Parallelotrop, Definition 238.  
 Paramaecium, geotaktische Stimmung 177.  
 — GOLGI-Apparat 399. 400.  
 — Statolithentheorie 176.  
 Parathyreoidea, GOLGI-Apparat 387. 389.  
 Parenchymatöse Organe 541.  
 Parotis, GOLGI-Apparat 387.  
 Parthenogenese, diploide 656.  
 — Solenobia 662.  
 Parthenogenetische Eier, Befruchtung 662.  
 Patella, Dotter, GOLGI-Apparat 376.  
 Pediculus, Drosophilatyp 606.  
 — Intersexualität 605.  
 — weibliche Intersexualität 606.  
 Pegmatosomen 358.  
 Penis, Lymantria 566. 574. 578.  
 — Mammalia 642.  
 Pepton, Schimmelpilze 298.  
 Permeabilität 133.  
 — Geotropismus 35.  
 — Muskelfaser 492.  
 — Plasma 26.  
 Permeabilitätsänderungen, Phototropismus 110.  
 Permeabilitätsverschiebung, polare 28.  
 Perzeption, Definition 238. 239.  
 Perzeptionsgebiet des Phototropismus 110.  
 Petromyzon, GOLGI-Apparat 387. 388.  
 — Protandrie 633.  
 Pfahlwurzel, Geotropismus, positiver 121.  
 Pferd, Milz 571.  
 Pflerbohne, s. Vicia Faba.  
 Pflanzen, Ammoniakbildung in 284.  
 — Arginase 270.  
 — autonome Symmetrieverhältnisse. Geotropismus 117.  
 — erwachsene, Geotropismus 45f.  
 — GOLGI-Apparat 371ff.  
 — Herstellung multivalenter 316ff.  
 — höhere, Asparagin 281.  
 — — Glutamin 281.  
 — Lichtrichtung, Geotropismus 117.  
 — mycotrophe, Arginasegehalt 275.  
 — — Ureasegehalt 275.  
 — Neubildung von Eiweiß 303.  
 — Verbreitung von Urease 271.  
 — Vorkommen von Harnstoff 257ff. 274ff.  
 PFLÜGERS Hermaphroditen 612.  
 Pflöpfchimärenversuche 317.  
 Pflropfung, Zellverschmelzung 318.  
 Pflropfungsmethode 329.  
 Phagozytose, Gefäßwandzellen 532.  
 — Milz 532. 537.  
 Phanerogamensprossen, Wechselgeotropismus 204.  
 Phaps, Geschlechtsumkehr 636.  
 Pharbitis, Kreisbewegungen, Analyse 216f.  
 — Krümmung, zyklogeotropische 216.  
 — Windbewegungen 212f.  
 — Zyklogeotropismus 213 Abb. 214 Abb.  
 Phaseolus, Blattgelenke, Phototropismus 111.  
 — — Lichtturgorreaktion 112.  
 — Grenzplasmolyse 199 Abb. 200.  
 — Relaxationsverhältnis 152.  
 — Schlafbewegungen 196. 197 Abb.  
 — Schwerereiz 205.  
 Phaseolusfrüchte, Allantoin 277.  
 — Allantoinensäure 277.  
 — Harnstoffgewinnung 301.  
 Phaseolusgelenk, osmotische Veränderung 198. 199.  
 Phloëm, Reizleitung 71. 78.  
 Phobische Bewegung 176.  
 Phosphatide, Milz 512.  
 — Muskelfaser 483. 488. 495.  
 Phosphor, Hundemilz 512.  
 Photo- als Vorsilbe, Definition 238.  
 Photonastie, Definition 238.

- Phototropismus 17 ff.  
 — Ausläufer 211.  
 — Avena 18. 25. 27. 29. 103.  
 — Balsaminenstengel 80.  
 — BLAAUWSche Theorie 95 ff.  
 — Diffusion, bei 18 ff.  
 — Efeuschwebesprossen 195.  
 — Geotropismus 209 f.  
 — Helianthus 102.  
 — Hordeum 29 ff.  
 — Hormone 111.  
 — Lepidium 103.  
 — lokomotorische Bewegungen 113.  
 — Mucorineen 96.  
 — Oenothera 195.  
 — Permeabilitätsänderungen 110.  
 — Perzeptionsgebiet 110.  
 — Phaseolus, Blattgelenke 111.  
 — Phycomyces 97. 99 Abb. 102. 103.  
 — Raphanus 103.  
 — Reaktionsgebiet 110.  
 — Reizleitungen, echte 84.  
 — Reizstoffe 17.  
 — Secale 29 ff.  
 — Sinapiswurzeln 103. Abb.  
 — Tricicum 29 f.  
 — Wachstumsgleichgewicht 97.  
 — Wachstumsreaktion 106 Abb. 146.  
 — Wurzeln 102.  
 Photowachstumsreaktionen 210.  
 Physcomitrella, Blattzellen, Chromosomenplasmarelation 321.  
 — Bastarde als Art- u. Gattungsbastarde 331 f. 333 Abb.
- Physcomitrella, Bastarde, Längsschnitt in verschiedenen Valenskombinationen 335 Abb. 336 Abb.  
 — reine Linie 323.  
 — Sporogone 334 Abb.  
 — Zunahme des Volumens bei reinen Linien und Bastarden 333 Abb.  
 Physcomitrium, Beeinflussung vegetativer Zellteilungen 323.  
 — diploide Gonen 324.  
 — haploide Sporen 324.  
 — heteroploide Rassen 338.  
 — Regenerationsvorgang der Seta zu bivalenten Protoneumen 316 Abb.  
 Physcomyces, Bewegungsmechanismus 114.  
 — geotropische Krümmung 144.  
 — Phototropismus 102. 103.  
 — Sporangienträger, Phototropismus 97. 99 Abb.  
 — Wachstumsbeschleunigung 98.  
 — Wachstumsförderung 102.  
 — Wachstumshemmung 102. 169.  
 — Zylinderlinsenwirkung 102.  
 PICCARDSche Methode, Brassica 125.  
 — — Helianthus 125.  
 — — Lepidium 125.  
 — — Linum 125.  
 — — Vicia Faba 125.  
 PICCARDScher Zentrifugalversuch 123.  
 Picea 186.  
 Pilze, Geotropismus 231.  
 — — negativer 121.  
 — haploide Fruchtkörper 318.
- Pilze, Harnstoff 275. 276. 280. 290 f.  
 — Sporangienträger, Geotropismus, negativer 223.  
 — Urease 272.  
 Pisces, Blutbildung 530.  
 — Harnstoff 280.  
 — Hermaphroditismus 633.  
 — Milz 531.  
 — Muskelfaser 438.  
 — Myoproteid 427.  
 Piscesmuskeln, Myosin 443.  
 Pisum, Harnstoffmengen 278.  
 Plagiogeotropismus 178 ff. 208. 227.  
 — Asparagus 211.  
 — Ausläufer 211.  
 — Avenakoleoptilen 192.  
 — Betawurzeln 193.  
 — Blätter 121.  
 — Blütenstiele 121.  
 — Blütenumstimmungsbewegungen 203.  
 — Caulerpa 121.  
 — chemische Reize 191.  
 — Definition 121. 207. 238. 240.  
 — Fichte 194.  
 — Gipfeltrieb 194.  
 — Grünalgen, siphonale 121.  
 — Holosteum 190. 191.  
 — Korrelationswirkungen als Faktoren 193.  
 — Lamium 190.  
 — Lebermoose 121.  
 — Leguminosen 190.  
 — Lepidium 192.  
 — Lichtfaktor 189.  
 — Ontogeniefaktor 192.  
 — Rhizome 121. 227.  
 — Salix 191.  
 — Saxifraga 191.  
 — Schwerkraft 192.  
 — Seitenwurzeln 121.

- Plagiogeotropismus  
   Temperaturfaktor 189. 190f.  
 — Thalli 121.  
 — Trauerformen 227.  
 — Vicia 192.  
 — Wasserfaktor 191.  
 Plagiostomen, Milz 506. 507.  
 Plagiotrop, s. a. Plagiogeotropismus.  
 — wachsende Zweige 163.  
 Plagiotrope Hauptwurzeln 186.  
 — Nebenwurzeln 186.  
 — Organe 178.  
 Plagiotroper Wuchs 184f.  
 Plasma, Permeabilität 26.  
 — Rhizopoden 429.  
 Plasmahaut, Proteinlipoidpartikelchen 131.  
 Plasmakonstitutions-elemente der Erbmasse 352.  
 — der Moose 352.  
 Plebeius, Intersexe 600.  
 Poecilopsis, Kreuzung 601.  
 Podophyllum, Geosuszeption 124.  
 Polare Modifikation 182.  
 Polarisiertes Licht, Muskelfasern 437. 438. 444. 456. 461. 462f. 488.  
 Polarität (s. a. Symmetrie).  
 — Bryopsis 166.  
 — inhärente, Caulerparhizoide 168.  
 Polaritätsuntersuchungen 132.  
 Polygenomatische Formen 314.  
 Polyploidie 313.  
 — Definition 311.  
 — Drosophila 331.  
 — Hyacinthus 348.  
 — Narcissus 348.  
 Polyploidie, Nicotiana 348.  
 — Rosa 348.  
 — Salix 348.  
 Polyploide Bastardrassen, s. Bastardrassen, polyploide.  
 — Chromosomenzahlen Chrysanthemum 436.  
 — — Dahlia 436.  
 — — Fuchsia 436.  
 — — Hyacinthus 436.  
 — — Narcissus 436.  
 — Genome, Aegilops, Triticum-Bastarde 348.  
 — — Moosbastarde 348.  
 — — Primula 348.  
 — — Pygaera 348.  
 — Rassen, Artemia 320.  
 — — Datura 320. 326 Abb.  
 — — Drosophila 320.  
 — — Echiniden 320.  
 — — Solanum 320.  
 — — Spirogyra 320.  
 — — Eigenschaften 318ff.  
 — — reine Linien 319f.  
 — — Entstehung 315ff.  
 — — — Epilobum 318.  
 — — — Funariaceen 318.  
 — — — Nicotiana 318.  
 — — — Primula 318.  
 — — — Pygaera 318.  
 — — — Viola 318.  
 — — künstliche Erzeugung 317.  
 — Reihen, Ursachen der Entstehung 318.  
 — Zellen, Bastardnatur 347.  
 Polysperme Befruchtung an tierischen Eiern 317.  
 Polyspermie 318.  
 Polyspermieversuche 324.  
 Polytoma, geotropische Bewegungen 176.  
 Populus, Längspolarität 167.  
 Präkambrium 230.  
 Präsentationszeit 158.  
 — Ablenkungswinkel 152.  
 — Avenakoleoptile 157.  
 — geotropische Reaktion 522.  
 — Vicia 157.  
 Präsentationszeitmethode 151.  
 Primula, Entstehung polyploider Rassen 318.  
 — Gigasmutanten 317.  
 — polyploide Genome 348.  
 — — Gigasform 345.  
 Prionus, Muskelfaser 493.  
 Progonade, Rana 56.  
 Prostata, GOLGI-Apparat 388.  
 Protamine 265.  
 — Fischsperma 265.  
 Protandrie, Petromyzonten 633.  
 Protein, Entionisierung 425.  
 Proteolyse, Eiweiß der Pflanze, Arginin 267.  
 Protisten, geotropische Bewegungen 176.  
 — Suszeption 177.  
 Protozoen, GOLGI-Apparate 371.  
 Psalliota, Harnstoffgehalt 279.  
 Pseudohermaphroditismus, s. Intersexualität.  
 Pseudomucin 261.  
 Pseudoscorpione, Spermatogenese, GOLGI-Apparat 359. 370.  
 Psilophytenform 230.

- Psychrokline Reaktion 190.  
 Psychroklinie 227.  
 Pteridophyten 230.  
 — Traumatotropismus 60.  
 Pubertätsdrüse, Zwicke 644.  
 Pulpareticulum, Milz 511.  
 Pulpastränge, Milz 571.  
 Purinbasen, Milz 512.  
 Purine, Hundemilz 512.  
 Purinstickstoff, Hundemilz 512.  
 Pygaera, Entstehung polyplorder Rassen 318.  
 — polyplode Bastardrassen 341.  
 — — Genome 348.  
**Quantitätsrelation zwischen Weiblichkeitsbestimmern u. Männlichkeitsbestimmern 563.**  
**Quantitätstheorie, Lymantria, Rassen 590.**  
**Quellung, Alkalichloride 441.**  
 — Bromide 439.  
 — Chloride 439.  
 — Citrate 439.  
 — Jodide 439.  
 — Muskelfaser 433.435. 438. 467.  
 — Nitrate 439.  
 — Rhodanide 439.  
 — Sulfate 439.  
 — Tartrate 439.  
**Quellungstheorie 429. 430.**  
 — Fibrillen 429.  
**Querkraft, Definition 237.**  
**Radiär, Definition 239.**  
**Radiäre Organe 185.**  
 — Polarität, s. a. Dorsentralität.  
 — — 159. 175. 180. 239.  
**Rana, Adulthermaphroditen 614ff.**  
 — Autosom 622.  
 — Drehpunkt 627.  
 — Drosophilatyp 613. 622.  
 — Eisenstoffwechsel 540.  
 — Epistatisches Minimum 622.  
 — Genitalstränge 615.  
 — Geographische Rassen 620.  
 — Geschlechtliche Entwicklung 615.  
 — Geschlechtsumwandlung 629.  
 — Geschlechtsverschiebung 625. 628 Abb.  
 — GOLGI-Apparat 387. 388.  
 — Gonade 615.  
 — Gonochorismus 625. 626.  
 — haploide Tiere 318.  
 — Hermaphroditen 613.  
 — Hermaphroditismus 626.  
 — Heterogametie 629.  
 — weibliche 613.  
 — — männliche 613.  
 — Hoden 614f. 617 Abb. 618 Abb.  
 — Intersexualität 618. 619.  
 — Juvenilhermaphroditen 556. 614. 615 Abb. 616 Abb. 617 Abb. 618 Abb.  
 — Keimdrüse, indifferente 615 Abb. 619 Abb.  
 — Lokalrassen 612.  
 — Männlichkeits- und Weiblichkeitsfaktoren 622.  
 — Milz 541.  
 — Modifikabilität 628 f.  
 — MÜLLERSche Gänge 618.  
 — Musculus flexor Carpi radialis 498. Abb. 499.  
**Rana, Musculus sartorius 499.**  
 — Muskel 478. 496.  
 — — anisotroper, Lipoider, 485 Abb. 486 Abb.  
 — — Glykogenfärbung 482 Abb.  
 — — Lipoider 496. 497. 499.  
 — Muskelfibrille 437.  
 — Muskeln, Myosin 443.  
 — Ovar 614. 615. 616 Abb.  
 — Ovarienentwicklung 625.  
 — Progonade 628.  
 — Rassen 614.  
 — Selbstbefruchtung des Zwitter 613.  
 — Sexualitätstypus u. geographische Lage 621.  
 — Spermatogenese 615.  
 — Spermien 622.  
 — Temperaturkoeffizienten 629.  
 — Transitorische Intersex 611.  
 — Überreifekulturen 628.  
 — Undifferenzierte Rassen 618.  
 — X-Chromosomen 613.  
 — Y-Chromosomen 623.  
 — Zwitter mit mehr weiblicher Tendenz 624.  
**Ranken 219 f. 229.**  
 — Autonomietheorie 219.  
 — Circumnutation 219.  
 — Nord - Südpendelbewegungen 220.  
 — Pendelbewegungen 220.  
 — Phylogenie 232.  
 — Traumatostomie 82.  
 — Tropismustheorie 219.  
**Rankenbewegungen 211 f.**  
**Ranunculus, Ausläufer 186.**



- Ranunculus, Internodien 178 Abb. 179.  
 — Lichtfaktor 189.  
 — Statolithenstärke 126.
- Raphanus, Phototropismus 103.
- Rassen, Rana 614. 618.
- Ratten, Grundumsatzsteigerung 542.  
 — Milz 529. 530. 543.
- Reaktionsfähigkeit, Geotropismus, Os-munda 156.
- Reaktionsgebiet des Phototropismus 110.
- Reaktionszeit 158.
- Reduktionsteilung, Bastarden, Störungen 329.  
 — Beeinflussung 323.  
 — — bei der Mooskapsel 316.  
 — Epilobium 316.  
 — Vorgänge 347.
- Regenerationsvorgang, Seta 316 Abb.
- Regenwurm, Urease 274.
- Reine Linien, Eigenschaften polyplorder Rassen 319f.  
 — Moose 322.  
 — Physcomitrella 323.
- Reiz, Krümmungsprozeß, Definition 240.  
 — Leitung durch Diffusion (s. a. Reizstoffleitung) 86.  
 — Messung 150.  
 — Unterschied von Erregung 83.
- Reizleitung, HABERLANDScheTheorie 69.  
 — Mimosa 67. 69.  
 — — Blatt 77. 82.  
 — — Geschwindigkeit 79.  
 — — Sproß 82.  
 — Paniceen 110.  
 — Phloem, 71. 78.  
 — Problem 1ff.  
 — RICCASche Hypothese 71.
- Reizleitung, Schlauchzellen 69.  
 — sekundäre 84.  
 — Siebzellen 70.  
 — Unterscheidung von Erregungsleitung 83.
- Wundstoffe, Mimosa 72
- Reizmengengesetz 151f. 153. 155. 158f. 168. 233.
- Reizorte, Muskelfaser 463.
- Reizphysiologische Probleme, Einfluß auf Entwicklungsphysiologie 116.
- Reizreaktionskette, Analyse 164 ff.  
 — Endreaktion 140.  
 — Geomorphosen 168.  
 — Geotaxis 122. 176.  
 — Geotorsionen 168f.  
 — Geotropismus 117.  
 — Messung 150.  
 — quantitative Analyse 150f.  
 — Schema 122.  
 — Schwerereiz 148.
- Reizstoffbildung, Avenakoleoptilen 134f. 135 Abb.  
 — Geosuszeption 133. 134 ff.  
 — geotropische Reizreaktionskette 122.  
 — Hormone 149.  
 — Mentha 135. 136 Abb.  
 — Ober- und Unterseite 148.
- Reizschatten, Farnspermatozoiden 114.
- Reizstoffe, Allgem. 132.  
 — Beziehung zu Saftstrom, Ergebnisse 82.  
 — Bryophyllum 2.  
 — Crassulaceen 2.  
 — diffus wirkende 134.  
 — haptotropische Diffusion 139.  
 — Kalanchoe 2.  
 — Mimosa 71.
- Reizstoffe, Peperomia 2.  
 — phototropische Diffusion 139.  
 — Phototropismus 17.  
 — Piperaceen 2.  
 — Spezifität 87.  
 — Statolithentheorie 89.  
 — tonisch wirkende 137. 149.  
 — tonische 134. 137f.  
 — traumatotrope 137.  
 — tropistisch wirkende 419.  
 — tropistische 134.  
 — wachstumsfördernde 135. 137.  
 — wachstumshemmende 135. 137.  
 — Wirkung auf fremde Arten 83.
- Reizstoffleitung 122. 138 ff. 139 Abb. 149.
- Reizübermittlung, Combretum 87.  
 — Mimosa 87.
- Rektipetalität 146.  
 — Definition 235.
- Relaxationsverhältnis, Helianthus 152.  
 — Phaseolus 152.  
 — Vicia 152.
- Reptilia, Harnsäure 264.  
 — Milz 506. 507. 531.
- Restphosphorsäurefraktion, Muskelfaser 467.
- Respiratorischer Stoffwechsel, Milz 542.
- Resultantengesetz 153.
- Reticulumzellen, Milz 532.
- Rhizoidbildung, Lumularia 160.  
 — Marchantia 160.
- Rhizome, Lichtfaktor 190.  
 — Plagiogeotropismus 227.  
 — Plagiotropismus 121.
- Rhizopoden, Plasma 429.

- Rhodanide, Quellung 439.  
 Rhynia, Geotropismus 230.  
 Ricinus, Hypotrophie 161 Abb.  
 Rind, Milz 511.  
 Rinderzwillinge 643.  
 Roripa, Wurzelspitzenlängsschnitt 126 Abb.  
 Rosa, Bastardierung 346.  
 — Heteroploidie 346.  
 — Polyploidie 348.  
 Rotationskrümmungen 153.  
 Rotholz, Fichte 161 Abb.  
 Rotholzbildung 160. 165.  
 Rückkreuzungsintersexe 601.  
 — Lymantria 601.  
 Ruderplättchen, Bolina 425.  
 Rumphius-Phänomen 194.  
 Saffleitung, Mimosa, Geschwindigkeit 79.  
 Saftsteigen, Geschwindigkeit, Cucurbitaceen 78.  
 — — Mimosa 75.  
 Saftstrom, Beziehung zu Reizstrom, Ergebnisse 82.  
 Salamanderspermatozyten, GOLGI-Apparat 375.  
 Salamandrella, GOLGI-Apparat 388.  
 Salix, Bastardierung 346.  
 — Heteroploidie 346.  
 — Polyploidie 348.  
 — Temperaturfaktor 191.  
 Samenpflanzen 230.  
 Sammelchromosomen 660.  
 Sarcolemm, Dytiscus 464.  
 — Muskelfaser 449. 462.  
 Sarcoplasma, Arthropodenmuskel 452.  
 — Aves 452.  
 — Dytiscus 451.  
 — Fledermäuse 452.  
 — Hippocampus 452.  
 — Insektenmuskel 466.  
 — Muskelfaser 418. 419. 433. 437. 438. 447. 449. 455. 457. 463. 464. 465. 467. 468 ff. 469. 489. 490. 492. 493. 497.  
 — Wirbeltiermuskel 466.  
 Sarcoplasmagitter, Dytiscus 491 Abb.  
 — Muskelfaser 445 Abb. 470. 471.  
 Sarcoplasmakörner, s. Sarcosomen.  
 — — Beziehung zu Fibrillen 469.  
 Sarcosomen, Amphimallus 476. 479.  
 — Bombus 746.  
 Sarcosomen, Dipteren 480.  
 — Dytiscus 481. 484. 491. 495.  
 — Eristalis 481.  
 — Hummel 476.  
 — Insektenmuskelfaser 493.  
 — Musca 480 Abb.  
 — Muskelfaser 445. 447. 463. 464. 467. 469. 472. 473. 493. 495.  
 — — Entwicklung 478.  
 — — Reduktion 477.  
 — Oryctes 479.  
 — vitale und supravitale Färbung 481.  
 Sarcosomocyten 478.  
 Saturnia, Bastarde 658 f.  
 — — Spermatogenese 658.  
 — Chromosomen, triploide 658.  
 — Intersexe 658.  
 — Intersexualität, triploide 658.  
 Saturnia, Mosaikbildungen 658.  
 — trivalente Gruppen 658.  
 Säure- und Zuckerveränderungen im gereizten Organ 145.  
 Saxifraga, Temperaturfaktor 191.  
 Schaf, Milz 506. 511.  
 Scheckungsfaktor, Nagetiere 674.  
 Schimmelpilze, Ammoniak 298.  
 — Harnstoff 278.  
 — Mycelium 303.  
 — Pepton 298.  
 Schizophyllum, Bastardierung 349.  
 Schlafbewegungen 195. 229.  
 — Analyse 196.  
 — Phaseolus 196. 197 Abb.  
 Schlafstellung, Biophytum, Fiedergelenk 200 Abb.  
 Schlauchzellen 76.  
 Schleie, Muskelfaser 438. 487 Abb.  
 — Myosin 443.  
 Schmetterlinge, Gynandromorphen 556.  
 — Intersexualität, triploide 676.  
 Schnecke, Urease 274.  
 Schwefel, Hundemilz 512.  
 Schweine, Determinationspunkt 651.  
 — Drehpunkt 652.  
 — Hoden 648. 648 Abb. 649 Abb. 650 Abb. 651 Abb.  
 — Hormonenreiz 651.  
 — Intersexe 647.  
 — Intersexualität, zygotische 647. 652 Abb.  
 — Milz 511. 513.  
 — Modifikationsfaktor 653.  
 — MÜLLERSche Gänge 649.

- Schweine, Ovotestis 648.  
653 Abb.  
— WOLFFSche Gänge 649.
- Schwerereiz, geotropische Reaktionsfähigkeit 205.  
— Helianthus 205.  
— Phaseolus 205.  
— Vicia 205.
- Schwerkraft, Plagiogeotropie 192.  
— Reizwirkungen 116 ff.  
— Suszeption 164 f.  
— Wirkung auf Asymmetrie 117.  
— Wirkung auf tonische Reize 117.
- Schwertschwanz, Urease 274.
- Scrophulariaceen, Blütenbewegungen 202.  
— Geotropismus 46.
- Sebright-Bantamhühner, Hormonenproduktion der Gonade 642.
- Secale, Phototropismus 29 ff.  
— Traumatotropismus 51. 58. 59 Abb. 61.
- Secretausstoßung, GOLGI-Apparat 397 f.
- Secretbildung, GOLGI-Apparat 401.
- Secretgranula, GOLGI-Apparat 391 ff. 393 f.
- Sekretion, GOLGI-Apparat 386 f.
- Sedum, Wundhormone 2.
- Seeigel, haploide Tiere 318.
- Seeigelkreuzungen 600.
- Seerose, Wundextrakt 2.
- Sehne 467.
- Seitenäste, Geotropismus 116.
- Seitenwurzeln, Plagiotropismus 121.
- Sekundäre Geschlechtscharaktere, Lymantria 557.
- Sekundäre Mammalia 642.
- Sempervivum, Wundhormone 2.
- Senecio, Geotropismus 48.
- Sensorische Phase, geotropische Reizreaktionskette 122.
- Sexualhormone 638.
- Sexuelle Zwischenstufen 554.  
— — Definition 555.
- Sicyos, Kreisbewegungen 219.
- Siderose, Meerschweinchen 540.  
— Milz 539.  
— Tauben 540.
- Silberinprägung, GOLGI-Apparat 360 f.
- Silphium, Geotropismus 48.
- Silur 230.
- Sinapis, Wachstumshemmung 103.  
— Wurzeln, Phototropismus 103 Abb.
- Sinusgesetz 152. 155. 168. 182.
- Sinusgesetz, Lepidium, Wurzeln 152.
- Siphonales, Geotropismus 231.  
— — negativer 121.  
— — positiver 121.  
— Protoplasmabewegung 178.
- Sippen, heteroploide 312.
- Sippenkonstante Maßzahl 320.
- Skelettmuskeln 447.
- Smerithus, Spezieskreuzungen 600.
- Sojasamen, Urease 272.
- Solanum, Chloroplasten 323.  
— Heteroploidie 345.  
— Pollenkörner, Keimsporenzahl 328.  
— polyploide Rassen 320.
- Solanum, nigrum gigas 325 Abb.  
— — Linie B 325 Abb.
- Solenobia, Parthenogenese 662.
- Solmotia, Puppen 666 Abb.
- Speicheldrüsen, GOLGI-Apparat 387. 392.  
— Limax, GOLGI-Apparat 396.
- Spermatiden, GOLGI-Apparat 375.
- Spermatocyten, GOLGI-Apparat 365. 375.
- Spermatogenese, GOLGI-Apparat 377 f.  
— Lymantria 567. 570. 574.  
— Rana 615.  
— Saturniastarde 658.
- Spermatogonien, Lymantria 574.
- Spermatozoen, GOLGI-Apparat 375.
- Spermien, Rana 622.
- Spermiogenese, GOLGI-Apparat 369 f.
- Spermogenese, Lymantria 567.
- Spezieskreuzungen, Biston 600.  
— Smerithus 600.
- Spilopelia, Geschlechtsumkehr 636.
- Spiranthes, Blüten, Torsionen 168.
- Spirillum, geotropische Bewegungen 176.
- Spirogyra, polyploide Rassen 320.  
— vegetative Zellen, Chromosomenplasmarelation 321.  
— Vervielfachung der Genome 315.
- Spitzensuzzeption, Reizstoffe, tonisch wirkende 149.
- Splanchnicus major sin. Milz 516. 517. 522. 524.

- Sporenzellen, Ureasegehalt 295.
- Sporogone, *Funaria* 334 Abb.
- *Physcomitrella* 334 Abb.
- Sporophyten 317.
- Regeneration zu Gametophyten 318.
- Stachys, Geotropismus 46.
- Statolithen 181.
- Definition 239.
- Geodorsoventralität 138.
- Statolithenapparat, Geotropismus, positiver u. negativer 209.
- Statolithenstärke, Avenakoleoptilen 127.
- Grünalgen 231.
- Hydrolysierung 130.
- Labiaten 126.
- *Ranunculus* 126.
- Wurzeln 126.
- *Columella* 127.
- Statolithenstärketheorie 126 ff., Abb. 148.
- Statolithentheorie 49.
- *Paramaecium* 176.
- Statolithentheorie und Reizstoffbildung 98.
- Statolithenverlagerung 148.
- Staubblätter, Wechselgeotropismus 204.
- Stemorgan, Cucurbitaceen 162.
- Dickenwachstum 165.
- Kürbis 162.
- Stenobrothus, Diktyokinese, GOLGI-Apparat 381.
- Sterilität der Nachkommen 352.
- Stickstoff, Milz, Mensch 512.
- Stigmatopelia, Geschlechtsumkehr 636.
- Stimmung, geotaktische 177.
- Stimmung, geotaktische Chromulina 177.
- — *Euglena* 177.
- — Eudorinen 177.
- — *Paramaecium* 177.
- — Volvocaceen 177.
- Stoffwechsel, Beeinflussung der Größe durch die Milz 542.
- Stratum germinativum, GOLGI-Apparat 388.
- Streptopelia, Geschlechtsumkehr 636.
- Intersexualität 634.
- Struktur und Funktion, Beziehung zwischen beiden, Muskelfasern 447 ff.
- Submaxillaris, GOLGI-Apparat 387.
- Sulfate, Quellung 439.
- Suszeption 239.
- geotropische Reizreaktionskette 122.
- *Papaver* 209.
- Protisten 177.
- Reizreaktionskette 148.
- Schwerereiz 164 f.
- Suszeptionshypthesen, Radialdruck 125.
- Symmetrie, Definition 239.
- Sympathicusreizung, Milz 519 Abb. 523.
- Sympathische Fasern, Milz 522.
- Tagesschlafstellung 229.
- TALBOTSches Gesetz 155.
- Talgdrüse, GOLGI-Apparat 387. 396.
- Tange 230.
- Tartrate, Quellung 439.
- Tauben, Gametenstadium 637.
- Geschlechtsumkehr, zygotische 635. 636. 638.
- Geschlechtsumwandlung 638.
- Tauben, Siderose 542.
- Eier 636.
- — Dimorphismus 636.
- Tausendblatt, Wundextrakt 2.
- Tegenasiaspermatocyten, GOLGI-Apparat 375.
- Teilungsgeschwindigkeiten 328.
- Teleostier, Blutgefäßsystem 507.
- Milz 506. 507.
- Tenthredo, Trophospongien 470. 471.
- Testmethoden, *Drosophila* 670.
- Tetanusversuche, *Dytiscus* 451.
- *Hydrophilus* 452.
- Tetraploide Formen 313.
- Pflanzen, Kreuzung mit *Datura*, Tabelle 331.
- Tetraploidie, *Aegilops*-Weizenbastarde 346.
- Baumwollrassen 346.
- *Triticum* 346.
- Tetraploidie, Weizen schlechterer Sorte 346.
- Zuckerrohr 346.
- Thalli, Plagiotropismus 121.
- Thallophyten 230.
- Geosuszeption 127.
- Thigmotropismus 116.
- Thioharnstoff, Urease 295.
- Thoraxfibrillen, Insekten 427. 464.
- Insektenflugmuskeln 423.
- Thoraxfibrillen, Muskelfaser 447.
- Thrombocyten, Milz 533.
- Thyllenbildungen 2.
- Thymus, Autolyse 263.
- Thyreoidea, GOLGI-Apparat 387. 389.
- Tierkörper, Urease 273.

- Tierorgane, Arginasegehalt 272.
- Tierreich, Arginase 276.
- Tilia 186.
- Toggenburger Ziegen, Intersexualität 646.
- Tonische Reize, s. a. Reize, tonische.
- Definition 239,
- Schwerkraft 117.
- Topische Bewegung 176.
- Torisonen, Ausläufer 211.
- Definition 239.
- Orchideen, Blütenstiele 168.
- Spiranthes, Blüten 168.
- Tozzia, Rhizom, negative Geotropie 190.
- Trabekelvenen 508.
- Trachealdrüse, GOLGI-Apparat 387.
- Tracheen, Muskelfaser 493.
- Tracheiden, Rotholz 160. 161 Abb.
- Weißholz 160.
- Tradescantia 186.
- Geotropismus 42.
- geotropische Reaktionsfähigkeit 156.
- Geotorsionen 195.
- morphologische Dorsovertralität 187.
- Wachstumsbeschleunigung 170.
- Wachstumsregulatoren 47.
- Tradescantiablätter, morphologische Dorsovertralität 189.
- Tradescantiasprossen, autonome Entfaltungsbewegung 195.
- Tränendrüsen, GOLGI-Apparat 387.
- Transitorische Intersexualität, Definition 614.
- Transplantationen, Milz 514.
- Transversalgeotropismus 218.
- Transversalgeotropismus, Definition 237. 240.
- Transversalkrümmungen, Vicia 218 Abb.
- Traumatonastie 67 ff.
- Definition 238.
- Mimosa 67. 68 Abb.
- Ranken 82.
- Reizleitungen, echte 84.
- Traumatotrope Krümmungen 147 f.
- Traumatotrophische Reize, Avena 40.
- — Leitungsbahnen 56.
- Reizübertragung durch Diffusion 47.
- Traumatotropismus 51 ff. 73.
- Avena 51. 54. 58. 59 Abb. 61 Abb.
- Bromus 51. 58.
- Diffusion 64.
- Dikotyledonen 60.
- Fermente 61.
- Gymnospermen 60.
- Hordeum 51. 58. 59 Abb. 61.
- Keimwurzeln 62 f.
- Koleoptilen 51 f.
- Lolium 51.
- Monokotyledonen 60.
- Oryza 51. 58.
- Pteridophyten 60.
- Reizleitungen, echte 84.
- Secale 51. 58. 59 Abb. 61.
- Triticum 51. 58. 59 Abb. 61.
- Wachstumsregulatoren 51.
- Wuchsstoffe, wachstumsfördernde 54. 55.
- — wachstumshemmende 55.
- Wundreizstoffe 51.
- Zea 51. 59 Abb.
- Trifolium, Bastardierung 346.
- Trifolium, Heteroploidie 346.
- Triploide Drosophila 670.
- Eier 656.
- Formen 313.
- Intersexualität, s. Intersexualität, triploide.
- Triticum, Geotropismus 34.
- Haptotropismus 66 Abb.
- Phototropismus 29 f.
- Tetraploidie 346.
- Traumatotropismus 51. 58. 59 Abb. 61.
- Triticumbastarde, polyploide Genome 348.
- Triton, Drosophilatyp 629.
- Geschlechtsverschiebung 628.
- Geschlechtsumwandlung 629. 630.
- GOLGI-Apparat 387. 389 f. 392. 401.
- Triturus, GOLGI-Apparat 387.
- Trivalente Gruppen Datura 658.
- Gruppen, Saturnia 658.
- Rassen 315.
- Tropaeolum, Blütenbewegungen 203.
- Geotropische Krümmungen 204.
- Trophocyten 478.
- Trophospongien, GOLGI-Apparat 368.
- Muskelfaser 469. 470. 471. 478.
- Tenthredo 470 Abb. 471.
- Tropismus, Definition 240.
- Tropismustheorie, Ranken 219.
- Trypsin, Schweinemilz 513.
- Tryptase 264.
- Tsuga, Geodorsovertralität 163.

- Tubuli contorti, GOLGI-Apparat 388. 389f.  
 Tumorzellen, GOLGI-Apparat 389. 392.  
 Turgordruck 145.  
 Turgorreaktion, Panicen 111 Abb.  
 Turtur, Geschlechtsumkehr 636.  
 — Intersexualität 634.  
 Tussilage, Blütenbewegungen 203.  
  
 Überkrümmungen 146.  
 Übermännchen 674.  
 Überweibchen, Drosophila 674.  
 Ulotrichales, Geotaxis 231.  
 — Geotropismus 231.  
 Umstimmungsvorgänge, Definition 207.  
 — Kartoffeltriebe 205.  
 Umstimmungsprozeß, Papaver 202.  
 Umwandlungsmännchen, Lymantria 590. 591.  
 Umwandlungsweibchen, Lymantria 592.  
 Uncus, Lymantria 567. 575. 578.  
 Univalensgenom, Funaria 324.  
 Univalente Rassen 315.  
 Urease 269. 270. 271ff. 286. 292. 300.  
 — Ammoncyanat 289.  
 — Aspergillus 299.  
 — Astacus 274.  
 — Bakterien 272.  
 — Blutegel 274.  
 — Bolbitis 295.  
 — Carnivoren 274.  
 — Champignon 295.  
 — Harnstoffmengen 278.  
 — Herbivoren 274.  
 — Lycoperdon 270.  
 — Muschel 274.  
 — Ochsenleber 273.  
 — Pilze 272.  
 — Regenwurm 274.  
 — Schnecke 274.  
  
 Urease, Sojasamen 272.  
 — Schweinemilz 513.  
 — Schwertschwanz 274.  
 — Thioharnstoff 295.  
 — Tierkörper 273.  
 — Verbreitung bei Pflanzen 271 ff.  
 Ureasegehalt, Pflanzen, mycotrophe 275.  
 — Sporenzellen 295.  
 Ureide 301.  
 — komplexe 260.  
 Ureier, Lymantria 573.  
 Urodela, GOLGI-Apparat 395.  
 Ursamenzellen, Lymantria 573.  
  
 Vacuome, GOLGI-Apparat 363. 371.  
 Vagus, Milz 516. 517. 522.  
 Vallisneria, Reizleitung 85.  
 Valven, Lymantria 567. 578.  
 van 't Hoff'sche Regel 157.  
 Variation, Hieracinus 350.  
 — Rosa 350.  
 — Salix 350.  
 Variationsbewegung, Definition 240.  
 Vaucheria, Geotaxis 231.  
 — Geotropische Krümmung 144.  
 Vegetationspunkt 3.  
 Vegetative Zellteilungen, Beeinflussung bei  
 — Funaria 323.  
 — Mossen 323.  
 — Physcomitrium 323.  
 Venen, Milz 508. 509. 514.  
 — Hund 511.  
 Vererbungsforschung 311.  
 Vererbungstheorie 557.  
 Verkürzungsprotein 437.  
  
 Verkürzungsprotein, pH, Muskelfaser 426.  
 Versiculäre Acrosombildung 382.  
 Versuchspflanzen, Variation des Lichtes 158.  
 — Variation des Sauerstoffs 157.  
 — Variation der Temperatur 157.  
 — Variation des Vorlebens 157.  
 Verticibasalität, Definition 240.  
 Vervielfachung der Chromosomen 319.  
 Vicia, Arginase 270.  
 — Geotropismus, negativer 121.  
 — Guanidin 267.  
 — Guanidinbildung 270.  
 — Harnstoffmengen 278.  
 — Orthogeotropismus 192.  
 — PICCARDSche Methode 125.  
 — Plagiogeotropismus 192.  
 — Präsentationszeit 157.  
 — Relaxationsverhältnis 152.  
 — Schwerereiz 205.  
 — Transversalkrümmungen 218 Abb.  
 — Wachstumsregulatoren 10.  
 — Epikotyle Reizung 154.  
 — Keimwurzel, Geotropismus, positiver 119f. 120 Abb.  
 — Wurzeln, Osmotische Zustandsgrößen 144.  
 — Wurzelspitzen, elektrische Leitfähigkeit 145.  
 — Wurzelspitze, Geotropismus, positiver 119.

- Viola, Entstehung poly-  
 ploidier Rassen 318.  
 Viskositätsänderungen,  
 Geosuszeption 130.  
 Vitalfärbung, GOLGI-  
 Apparat 359. 362.  
 363f.  
 Vitaminfreie Nahrung,  
 Milz 536.  
 Vitis-Ampelopsis, Wech-  
 selgeotropismus 204.  
 Vögel, s. Aves.  
 Volvocaceen, Geotak-  
 tische Stimmung  
 177.  
 Vorläuferkrümmung  
 216.  
 Vorticella, Fibrillen 422.  
 — GOLGI-Apparat 399.  
  
**Wachstumsbeeinflus-  
 sung, tonisch durch  
 die Horizontallage**  
 170.  
 — Geotonus 169.  
**Wachstumsbeschleuni-  
 gung** 47.  
 — Commelinaceen 170.  
 — Dianthus 170.  
 — Gelenke 170.  
 — Grasknoten 170.  
 — Hypokotylen 47.  
 — Lupinus 47.  
 — Phycomyces 98.  
 — Tradescantia 170.  
 — Wurzeln 170.  
**Wachstumsbewegung,**  
 Definition 240.  
**Wachstumsdifferenzen,**  
 Geomorphosen 160.  
**Wachstumsfördernde**  
**Stoffe, Geotropis-**  
**mus** 50.  
 — Helianthus 102.  
 — Hypokotylen 49.  
 — Phycomyces 102.  
 — — Traumatotropis-  
 mus 58.  
 — — Wurzeln 49.  
**Wachstumsgeschwin-  
 digkeit, Avena** 107ff.  
 108 Abb. 109 Abb.  
 — Avena, Koleoptile  
 112. 113.
- Wachstumsgleichge-  
 wicht, Phototropis-**  
**mus** 97.  
**Wachstumshemmende**  
**Stoffe, Geotropis-**  
**mus** 50.  
 — — Traumatotropis-  
 mus 58.  
**Wachstumshemmung** 3.  
 Helianthus 102.  
 — Phycomyces 102.  
 169.  
 — Sinapis 103.  
 — Wundstoffe 65.  
**Wachstumsreaktion,**  
 phototropische 106  
 Abb. 146.  
**Wachstumsregulatoren**  
 3f.  
 — Analyse 11f.  
 — Avena 4ff. 9. 47.  
 — Cardamine 7.  
 — Dikotylenkeimsten-  
 gel 4.  
 — Einfluß der geotro-  
 pischen Reaktion 36.  
 — Gramineen 47.  
 — — Koleoptilen 4.  
 — Helianthus 4. 9. 10.  
 — Lupinus 4. 7. 8. 16.  
 — Maiskoleoptil 7.  
 — Tradescantia 47.  
 — Traumatotropismus  
 51.  
 — Vicia 10. 14.  
 — Zea 8. 16.  
 Wasser, Milz, Mensch  
 512.  
 Wassergehalt 145.  
 Wasserstoffionentheorie  
 nach SMALL 131f.  
**WEBERSCHES** Gesetz  
 153f.  
**Wechselgeotropismen**  
 195ff.  
 — Nyktinastische Be-  
 wegungen 195.  
 — Nepenthes 204.  
 — Papaver 201f.  
 — Phanerogamenspros-  
 sen 204.  
 — Phylogenie 231.  
 — Staubblätter 204.
- Wechselgeotropismen,**  
 Vitis-Ampelopsis  
 204.  
**Wechselgeotropismus**  
 227f.  
 — Griffel 204.  
 — Kotyledonenstiele  
 204.  
 — Kryptogamen 204.  
 — Marsiliablätter 232.  
**Weiblichkeitsfaktor**  
 Rana 622.  
**Weiblichkeitsgene im**  
**Y-Chromosomen,**  
 Drosophila 674.  
**Weidenstecklinge. Geo-**  
**morphosen** 159.  
 — Längspolarität 167.  
**Weizen von schlechterer**  
**Sorte, Tetraploidie**  
 346.  
**Wimperblättchen, Cte-**  
**nophoren** 425. 496.  
**Windebewegungen**  
 211f. Abb.  
 — Autotrope Nachwir-  
 kungen 214.  
 — Phylogenie 232.  
**Windekreisen** 229.  
**Windepflanzen** 212f.  
 — Autonomietheorie  
 217.  
 — Circumnutation 217.  
 — Tropismen theorien  
 218.  
**Wirbeltiere, Hormone**  
 630.  
**Wirbeltiermuskel, Fi-**  
**brillen** 466.  
 — Myosin 466.  
 — Sarcoplasma 466.  
**WOLFFSCHE** Gänge,  
 Schweine 649.  
**Wuchs, plagiotroper**  
 184f.  
**Wuchshormone** 88.  
 — Papaver 202.  
**Wuchsstoffe** 1.  
 — Lupinus, Hypoko-  
 tyle 87.  
 — Zea-Koleoptile 87.  
**Wundextract, Begonia**  
 2.  
 — Kartoffel 2.

- Wundextract, Seerose 2.  
 — Tausendblatt 2.  
 Wundhormone 1.  
 Wundreiz, Geotropismus 37.  
 Wundreizstoffe, Traumatotropismus 51.  
 — Wachstumshemmung 47.  
 Wundstoffe, Mimosa, Reizleitung 72.  
 — Wachstumshemmung 65.  
 Würmer, Ammoniak 303.  
 Wurzeln, Geotropische Krümmungen 172.  
 — Geotropismus 116.  
 — — negativer 121.  
 — Phototropismus 102.  
 — Reizstoffe, tonisch wirkende 149.  
 — Statolithenstärke 126.  
 — Verteilung der Suszeptionsfähigkeit 224.  
 — Wachstumsbeschleunigung 170.  
 — Wachstumsfördernde Reizstoffe 49.  
 — dekapitierte Reizstoffe, tonische 137.  
 Wurzelkrümmung, geotropische 226.  
 Wurzelspitze, Innere Sekretion 43.  
  
 X-Chromosomen 598.  
 — Lymantria 561 f. 583 f. 593 f.  
 — Rana 613.  
 — Chromosomenmechanismus 679.  
 Xanthin, Milz 512.  
 Xanthin-Oxydase, Milz 512.  
  
 Xanthydrol 277. 287.  
 Xiphophoriden, Intersexualität 633.  
  
 Y-Chromosomen 600.  
 — Drosophila 671.  
 — Lymantria 561 f. 593. 676. 677.  
 — Rana 624.  
 — Lage von Lymantria 592 f.  
  
 Zea, Geotropismus 42. 50.  
 — Polyploide Bastardformen 330.  
 — Traumatotropismus 51. 59 Abb.  
 Zea, Wachstumsregulatoren 8. 16.  
 Zea-Koleoptil 16.  
 — Wuchsstoffe 87.  
 Zea-Wurzeln, Geotropische Reaktion 44.  
 Zeitgesetz der Intersexualität, Kopulationsapparat 662.  
 — Lymantria 560. 574. 578. 583. 596.  
 Zelle, Viskosität 133.  
 Zellenarbeit, Rhythmus der, GOLGI-Apparat 393.  
 Zellfunktion, GOLGI-Apparat 372.  
 Zellgrößen 328.  
 Zellinhaltsbestandteile, Geotaxis 177 f.  
 Zellpolarität, GOLGI-Apparat 388.  
 Zellteilungshormone 2.  
 Zellteilungsstoffe 1.  
 Zellvacuolen, Geosuszeptionsvorgang 129.  
 Zellverschmelzung nach Pfröpfung 318.  
  
 Zellvolumenvergrößerung, Chromosomenvermehrung 320.  
 Zellwachstum 150.  
 Zellzahlen 328.  
 Zenaida, Geschlechtsumkehr 636.  
 Zenaidura, Geschlechtsumkehr 636.  
 Zentrifugalkraft, Geosuszeption 122.  
 Zentrosome, Geosuszeption 129.  
 Ziege, Intersexualität, zygotische 646. 647 Abb.  
 Zoothamnium, GOLGI-Apparat 399.  
 — Muskelbau 422.  
 Zuckerrohr, Tetraploidie 346.  
 Zweckmäßigkeit, Definition 240.  
 Zwicke, Hoden 643.  
 — MÜLLERSche Gänge 644.  
 — Ovar 644.  
 — Pubertätsdrüse 644.  
 Zwischensubstanz, Muskelfaser 478. 479.  
 Zwitter, Selbstbefruchtung, Rana 613.  
 Zwittertum, s. Intersexualität.  
 Zytophase, Definition 315.  
 — diploide 314. 315.  
 — tetraploide 315.  
 Zygotische geschlechtsbestimmende Faktoren, Insekten 644.  
 — Mammalia 644.  
 Zyklorgeotropismus 121. 213 f.  
 — Bowia 214.  
 — Pharbitis 213 Abb. 216. 221.  
 — Definition 240.