

# MONOGRAPHIEN AUS DEM GESAMTGEBIET DER PHYSIOLOGIE DER PFLANZEN UND DER TIERE

HERAUSGEGEBEN VON

M. GILDEMEISTER-LEIPZIG · R. GOLDSCHMIDT-BERLIN  
C. NEUBERG-BERLIN · J. PARNAS-LEMBERG · W. RUHLAND-LEIPZIG

ZEHNTER BAND

**DIE REGULATIONEN DER PFLANZEN**

VON

**E. UNGERER**

ZWEITE ERWEITERTE AUFLAGE



SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG GMBH

# DIE REGULATIONEN DER PFLANZEN

EIN SYSTEM DER GANZHEITBEZOGENEN VORGÄNGE  
BEI DEN PFLANZEN

VON

**DR. E. UNGERER**

PROFESSOR · PRIVATDOZENT AN DER TECHNISCHEN  
HOCHSCHULE KARLSRUHE

ZWEITE ERWEITERTE AUFLAGE



SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG GMBH

ISBN 978-3-662-01874-3      ISBN 978-3-662-02169-9 (eBook)  
DOI 10.1007/978-3-662-02169-9

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

**COPYRIGHT 1926 SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG  
URSPRÜNGLICH ERSCHIENEN BEI JULIUS SPRINGER 1926  
SOFTCOVER REPRINT OF THE HARDCOVER 2ND EDITION 1926**

## Einleitung und Vorwort der ersten Auflage.

Zwei Gebieten gehört diese Arbeit an: der Botanik, sofern sie Tatsachen der botanischen Forschung, Ergebnisse der Physiologie der Pflanzen in bestimmter Weise ordnet; der Logik, sofern die Formen der Ordnung, das logische Recht der Betrachtungsweise, die systematische Gliederung der Begriffe ihr Gegenstand sind.

Aus zwei Quellen ist auch die Anregung zu der Aufgabe geflossen, welche sie sich stellt. Ein Ausgangspunkt waren Überlegungen, die an Kants Kritik der Urteilskraft anknüpften und klarstellen wollten, welche Tragfähigkeit der Begriff des „Organismus“, den Kant hier entwickelt, gegenüber den Ergebnissen der heutigen biologischen Forschung hat. Diese Untersuchung führte in das heiß umstrittene Gebiet der Zweckmäßighkeitsfrage, brachte dazu freilich aus dem Kantschen Werk einen Wegweiser mit in der Forderung, vor aller Theorie die Tatsachen sprechen zu lassen, zunächst einmal den unangreifbaren Sachverhalt eindeutig festzulegen, dem die widerstreitenden Erklärungen gelten. Hier nun mündet die zweite Quelle ein. Der aus dem Studium der experimentellen Morphologie der Pflanzen hervorgegangene Versuch, das System der pflanzlichen Regulationen aufzuzeigen, das sich dem von Driesch geschaffenen und von ihm wie von anderen Forschern vor allem nach der zoologischen Seite hin ausgebauten System der organischen Regulationen einfügen sollte, mußte den geeignetsten Stoff für jene Untersuchung bieten. Mit der erweiterten Grundlage der Untersuchung wandelte und erweiterte sich die Fragestellung. Das historische Interesse trat völlig in den Hintergrund, alle Sonderfragen waren einbeschlossen in der einen Aufgabe, die grundsätzliche Berechtigung der teleologischen Betrachtungsweise und ihre Grenzen darzulegen und sie auf das gesamte Tatsachengebiet der wissenschaftlichen Botanik systematisch anzuwenden.

Der erste Teil dieser Aufgabe war freilich in der Hauptsache schon gelöst. Die Frage nach Wesen und Wert der teleologischen

Begriffsbildung in der Biologie war in einem im letzten Jahrhundert immer erneuten Ringen zu einem gewissen Abschluß gekommen und hatte insbesondere in den Arbeiten von Driesch eine für den heutigen Stand biologischer Probleme endgültige Formulierung gefunden. Freilich war diese weit davon entfernt, allgemein anerkannt zu werden. Die Verwechslung von Ganzheitbetrachtung und Vitalismus, welche der klaren Erfassung des vorliegenden Problems stets am meisten im Wege gestanden hatte, mußte dann vor allem verhängnisvoll werden und zur Verkennung des geleisteten Fortschritts führen, wo dieser sich in den Werken eines der bedeutendsten Vertreter des Vitalismus fand. Es galt daher, den völlig hypothesenfreien, rein beschreibenden Begriff der Ganzheit, der bei Driesch gegenüber dem Kausalbegriff der „echten Ganzheit“ (als Ausdruck vitalistischen Geschehens) etwas in den Hintergrund tritt, scharf herauszuarbeiten und als Kern aller „teleologischer“ Begriffe der Botanik nachzuweisen. Dem Vorurteil, das in jeder Teleologie schon ein Zugeständnis an den Vitalismus sieht, der Einseitigkeit, welche einen wesentlichen Grundzug alles Lebendigen, sein eigentliches Kennzeichen übersieht und jeder echten „Zweckmäßigkeit“ mit abgewandtem Antlitz den Schild des Darwinismus entgegenhält, mußte ebenso begegnet werden wie dem unberechtigten Streben, hinter allen „Anpassungserscheinungen“ einen deus ex machina zu suchen. Diesseits von allem Vitalismusstreit mußte gezeigt werden, daß der ganze Sachverhalt des Lebensgeschehens mit bloßen Kausalbegriffen allein nicht dargestellt werden kann und nie dargestellt wurde, wie die wissenschaftliche Verarbeitung der Tatsachen stets und mit Recht „Ganzheitsbegriffe“ verwendet hat und verwendet. Es war zu zeigen, was „teleologische Betrachtungsweise“ frei von allen Beimischungen bedeute, wie sie notwendig und ohne Gefahren benutzt werde.

Keine Hypothese und keine Theorie sollte geschmiedet werden. Reinlichkeit der Begriffe war das wesentlichste Ziel der Bemühungen, deren Ergebnis sich in den Rahmen einer erst erstehenden Logik der Biologie eingliedern soll.

Die strenge und geordnete Besinnung über das Wesen der in einer bestimmten Wissenschaft verwendeten Begriffe und Methoden setzt einen gewissen Reifegrad dieser Wissenschaft voraus, erfolgte daher bei der Mathematik und bei den anorganischen

Forschungszweigen der Naturwissenschaft früher als bei den organischen. Ein Mißverständnis bezüglich dieser Logik der Einzelwissenschaften gilt es von vornherein abzuweisen: Wie die formale Logik nicht in erster Linie Kunstlehre des richtigen Denkens ist, sondern Ordnungslehre des vorliegenden Denkens, dessen Ordnungsbestandteile sie aufzeigt, so hat jeder Wissenschaftszweig seine Urteils-, Begriffs- und Methodenlehre, seine „Logik“, welche ihm nicht etwa Vorschriften über die Zweckmäßigkeit einzuschlagender Wege macht, sondern die ihn kennzeichnenden Arten von Begriffen und Beziehungen aufdeckt. Sorgsame Untersuchungen dieser Art haben seit dem Beginn des 17. Jahrhunderts, mit besonders regem Eifer in den letztvergangenen Jahrzehnten, die logischen Grundlagen der Physik und Chemie dargelegt, und die klare Sonderung der Begriffe, der Ziele und Wege der Erkenntnis haben wiederum ihre günstige Rückwirkung auf diese Wissenschaften selbst gehabt. So ist auch von einer Logik der Biologie eine einheitlichere Gestaltung der theoretischen Biologie zu erhoffen, die bisher fast so viele Sonderformen als Forscher aufweist. Zu dieser Logik der Biologie möchte diese Arbeit ein bescheidener Beitrag sein.

Weil sie nur als erster Beitrag, als Vorarbeit zu einer umfassenderen Behandlung der logischen Probleme der Biologie gewertet werden will, durfte auch darauf verzichtet werden, auf eine Reihe sonst naheliegender Fragen einzugehen.

Stoff der Untersuchung waren Vorgänge an Pflanzen. Gegenstand der Untersuchung die verschiedenen Formen von „Zweckmäßigkeit“ oder, wie es in der Arbeit heißen wird, von „Ganzheitserhaltung“, die in diesen Vorgängen sich äußert. Es erwies sich als erforderlich, über die zunächst allein berücksichtigten „Regulationen“ hinauszugreifen und auch die Fälle „normaler“ Ganzheitserhaltung, von „Harmonie“, in die Betrachtung einzubeziehen. Während bei diesen letzten eine Beschränkung auf die Anordnung des Stoffes in großen Klassen ohne allzu eingehende Zergliederung im einzelnen und ohne den Versuch der Vollständigkeit eintreten mußte, wurde bei den Regulationen eine Vollständigkeit wenigstens der typischen Fälle der Ganzheitserhaltung und eine möglichst scharfe Gliederung der einzelnen Gruppen erstrebt. Auf Grund eines ausgedehnten Studiums der weitläufigen Literatur, das nach Möglichkeit auf die

Originalarbeiten zurückgriff und Lehrbücher sowie zusammenfassende Darstellungen nur als willkommene Führer benutzte, wurde versucht, das gesamte Material der botanischen Physiologie nach der Verwendung teleologischer Begriffe zu prüfen und ein geordnetes System dieser Begriffe aufzubauen. Die sondernde Arbeit selbst, die Analyse der einzelnen Vorgänge, die in den Quellen meist unter ganz anderen Gesichtspunkten dargestellt waren, kam dabei in den wenigsten Fällen in der schließlichen Wiedergabe zum Ausdruck, sondern nur ihr Ergebnis, die Definition und Gliederung der teleologischen Formen. Die Darstellung mußte geradezu den umgekehrten Weg gehen als die Untersuchung. Begann diese, nachdem einmal die einfachsten Grundbegriffe festlagen, immer bei den Tatsachen, den einzelnen Vorgängen, deren Analyse dann zu einer immer eingehenderen Gliederung jener Begriffe führte, so mußte jene alles nach der als Ergebnis erhaltenen Begriffsgliederung anordnen, so daß die Tatsachen zu „Beispielen“ eines fertigen Schemas wurden. Eine einheitliche Bezeichnungsweise der Vorgänge war dazu unbedingt erforderlich, welche die Bedeutung jedes Begriffs so genau als möglich umgrenzte, um dadurch der manchmal beträchtlichen Verwirrung der Terminologie in der botanischen Literatur zu begegnen. Es geht nicht an, daß z. B. Ausdrücke wie Restitution und Regeneration bald in gleicher Bedeutung, bald als über-, bald als untergeordnet verwendet werden. Selbstverständlich ist die in der Arbeit vorgeschlagene Bezeichnungsweise bis zu einem gewissen Grade willkürlich und mag vielleicht nicht in allen Teilen Gegenliebe finden. Aber nicht auf die einzelnen Fachausdrücke, sondern auf ihre einheitliche, gleichartige Verwendung kommt es an, und mehr noch als auf die Berechtigung der einzelnen Worte auf die scharfe und strenge Sonderung des durch sie bezeichneten Sachverhalts. Wenn eine Neuprägung von Fachausdrücken nicht vermieden werden konnte, so war dafür die Notwendigkeit bestimmend, das Vorhandensein von Zusammenhängen und Unterschieden, die sich aus der Ganzheitsbeurteilung ergaben, durch ein besonderes Wort zu unterstreichen. Die Neuprägung von Worten für die Abgrenzung bestimmter Tatsachen und Probleme hat hier einen guten Sinn, wo es sich nur um die begriffliche Ordnungstätigkeit handelt und scheidet sich scharf von der Wortschöpfungsfreudigkeit einzelner neuerer,

sich „entwicklungsmechanisch“ gebärdender botanischer Arbeiten, die neue Gesetzmäßigkeiten aufzeigen wollen, dabei aber den Reichtum an gewonnenen gelehrten Ausdrücken mit wissenschaftlichen Ergebnissen verwechseln<sup>1)</sup>. Ein Anschluß an den berechtigten Grundstock der bestehenden Terminologie wurde stets erstrebt, soweit die teleologische Analyse keine Abweichungen verlangte. Je deutlicher die verschiedenen Arten von Vorgängen geschieden werden, desto genauer kann die Fragestellung bei ihrer Erforschung werden und desto weniger sind Mißverständnisse über die Bedeutung des Erforschten möglich. In der reinlichen Scheidung der teleologischen Begriffe, in ihrer den Problemen angepaßten Abgrenzung und Anordnung sehe ich die wesentlichste Aufgabe und die Notwendigkeit der vorliegenden Untersuchung.

Die Anordnung der Arbeit ergab sich ungezwungen aus den Bedingungen der Fragestellung und aus den oben bereits aufgezeigten Erfordernissen der Darstellung. Aus der Gegenüberstellung kausaler und teleologischer Betrachtungsweise erwächst in einer Entwicklung, die in großen Zügen dem geschichtlichen Gange der Forschung folgt, die Kennzeichnung des Wesens der Ganzheitbeurteilung. Die gewonnene Betrachtungsweise mußte dann in ihrer Anwendung so klar als möglich dargelegt und ihre Fruchtbarkeit an einer Reihe von Grundbegriffen der Biologie dargetan werden; es galt ferner, sie gegen Mißverständnisse sicher zu stellen und ihre Schwierigkeiten und Grenzen zu erörtern. Diesem allgemeinen Teil folgt das System der teleologischen Begriffe der Botanik, der Harmonien und Regulationen, in der oben bereits angedeuteten Weise. Zugleich als Zusammenfassung wesentlicher Ergebnisse der Arbeit und als eine Antwort auf Fragen, die in den ersten Abschnitten aufgeworfen wurden, schließt ein Kapitel über die teleologische Kennzeichnung des Organismus das Ganze ab.

Der für die Untersuchung gewählte Titel „Die Regulationen der Pflanzen“ bezeichnet zwar nur einen Teil, aber den bedeu-

---

<sup>1)</sup> Eine Bemerkung, die sich natürlich nicht gegen die „entwicklungsmechanische“ Betrachtungsweise in der Botanik richtete, wie sie insbesondere unter Küsters Führung zweifellos fruchtbare Arbeit leistete und noch leistet, sondern gegen damals moderne, inzwischen wohl fast vergessene Auswüchse (Zusatz der zweiten Auflage).



tungsvollsten, zentralsten der behandelten Probleme, deren weiterer Umkreis durch den Untertitel angedeutet werden soll.

Der Verfasser hofft, daß die Form der Arbeit nicht allzusehr darunter gelitten hat, daß infolge anderweitiger Berufsarbeit und nicht zuletzt infolge des Krieges volle sechs Jahre von ihrer ersten Inangriffnahme bis zu ihrem Abschluß verstrichen sind. Es war ihm ein gutes und ermunterndes Zeichen, daß da und dort inzwischen erschienene zusammenfassende Darstellungen der Tatsachen von anderen Gesichtspunkten aus sich in Einzelheiten der begrifflichen Gliederung der Regulationen mit seinen bereits schriftlich niedergelegten Ergebnissen mehrfach berührten. Da während dieser langen Zeit von verschiedenen zitierten Werken neue Auflagen erschienen, so wurde die neue Auflage meist nur an den Stellen genannt, wo im Anschluß an ihre Durchsicht Änderungen im Text der schon vorliegenden Kapitel notwendig wurden oder wo sie neue Belege für irgendeine Tatsache enthielt, sowie bei nachträglich erst entstehenden Abschnitten; im übrigen blieb der Bezug auf die frühere Auflage gewöhnlich stehen.

Die vorliegende Abhandlung wurde im Juni 1917 abgeschlossen; Arbeiten, die mir erst später zugänglich wurden, konnten daher nicht mehr berücksichtigt werden. Der größte Teil des Restitutionskapitels erschien mit einem vom Juli 1917 datierten Vorwort nach Abschluß der Gesamtarbeit als Heidelberger Dissertation unter dem Titel „Die pflanzlichen Restitutionen“ (Berlin 1918).

Infolge der durch den Krieg geschaffenen Verhältnisse blieb der übrige Teil der Abhandlung seither liegen und konnte erst jetzt zur Veröffentlichung kommen.

Besonderen Dank schuldet der Verfasser seinem inzwischen verstorbenen, hochverehrten Lehrer Herrn Geh. Hofrat Prof. G. Klebs (Heidelberg) sowie Herrn Prof. H. Driesch (Heidelberg) nicht nur für die nun lange Jahre zurückliegende Ausbildung in methodischer Experimentalforschung und strenger Begriffsarbeit, sondern besonders für die dauernde, liebenswürdigste Unterstützung und Förderung seiner wissenschaftlichen Betätigung.

Karlsruhe, im Dezember 1918.

**Dr. Emil Ungerer.**

## Vorwort zur zweiten Auflage.

Als im Jahre 1924 der Herr Verleger mir den Vorschlag machte, eine zweite Auflage der inzwischen vergriffenen „Regulationen der Pflanzen“ vorzubereiten, stand ich mitten in umfangreichen Untersuchungen anderer Art, die durch die Neubearbeitung dieser 2. Auflage erheblich verzögert, wenn nicht unterbrochen werden mußten. Die erste Auflage war im Jahre 1919 erschienen, das Manuskript aber schon im Juni 1917 abgeschlossen worden. Da mich inzwischen die philosophische Literatur in viel höherem Maße hatte beschäftigen müssen als die botanische, so war die Gesamtheit aller unterdessen — in mindestens 7 Jahren — erschienenen Arbeiten auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie einschließlich der Formbildungslehre auf ihre Bedeutung für die Probleme der vorliegenden Arbeit durchzusehen, in ihren für sie in Betracht kommenden Ergebnissen zu analysieren und in das hier versuchte System der Ganzheitbeurteilung einzugliedern. Denn das Neuerscheinen der Arbeit konnte nur einen Sinn haben, wenn sie dem gegenwärtigen Stand der Forschung in ihren Tatsachenangaben so gut als möglich entsprach. Ich mußte mir daher die Frage vorlegen, ob außer dem verhältnismäßig raschen Absatz der 1. Auflage auch innere Gründe dafür ins Gewicht fielen, diese Untersuchung der Ganzheitbegriffe der Pflanzenphysiologie nochmals aufzulegen. Dies schien mir angesichts der gegenwärtigen wissenschaftlichen Gesamtlage der Biologie und insbesondere der Botanik auch wirklich der Fall zu sein.

Die letzten Jahrzehnte des gewaltigen Aufschwungs der Pflanzenphysiologie, die die Methoden ihrer experimentellen Arbeit — ihre Fragestellung, Versuchsanordnung und die Analyse ihrer Ergebnisse — in ungeahntem Maße zu verfeinern vermochte, hatte diesen Zweig der Biologie in weitem Umfang zu einem Sondergebiet der Chemie und Physik gemacht. Die Pflanzen wurden Versuchsobjekte von gleichem Rang wie ein zunächst unbekannter chemischer Stoff, dessen Konstitution zu ermitteln, dessen Reaktionsmöglichkeiten festzustellen sind, wie ein Kristall, dessen

feinste Struktur die Beugungsbilder von Röntgenstrahlen vertragen, wie ein Element, dessen Atombau aus der Gesetzlichkeit seiner Spektrallinien erschlossen wird. Eine Reihe von Gesetzlichkeiten wurde vor allem für die „Reizerscheinungen“ der Pflanzen aufgefunden, in glücklichster Weise Ergebnisse der organischen Chemie und insbesondere die Fortschritte der physikalischen Chemie dazu verwendet, in den verwickelten Stoffwechsel der niederen und höheren pflanzlichen Organismen einzudringen. Aus ihrem Standort in der freien Natur waren die Pflanzen — ob es sich nun um Gefäßpflanzen, Algen, Pilze oder Bakterien handelte — zum Teil auf dem Weg über die Gewächshäuser in die Laboratorien gewandert und hatten dem Forscher unter den ungeheuer mannigfaltigen und verwickelten, mehr oder minder anormalen Bedingungen, die seine scharfsinnig ersonnene Apparatur herzustellen vermochte, die Antworten auf seine zugespitzt formulierten Fragen erteilt. Die Erfolge dieser Experimentalwissenschaft waren glänzend, ihr Triumph berechtigt. Während diese Chemie und Physik der Pflanzen über ihre Ablehnung seitens einer inzwischen fast ausgestorbenen, ausschließlichen Feld-, Wald- und Wiesenbotanik, welche physiologische Probleme mit ihren Mitteln vergleichender Beobachtung nebenbei mitzuerledigen glaubte, gelassen hinweggegangen war, hat sich nun aber inzwischen aus ihren eigenen Reihen heraus in immer erhöhtem Maße die Überzeugung geltend gemacht, daß auf dem Wege der Laboratoriumsphysiologie allein das eigentliche Ziel der Erforschung der Lebensvorgänge der Pflanzen nicht erreicht werden könne. Die Ergänzung durch Beobachtung und Experiment am natürlichen Standort, unter den normalen Lebensbedingungen der Gewächse, die stärkere Berücksichtigung der eigentlichen Lebensbeziehungen wurde von verschiedener Seite mit Nachdruck gefordert. Insbesondere hat sich, um wenigstens einen Namen zu nennen, H. Fitting (außer in seinen fachwissenschaftlichen Arbeiten vor allem in seinen akademischen Reden über „Die Pflanze als lebender Organismus“ sowie über die „Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage“) für diese Verschmelzung älterer und neuerer Arbeitsrichtungen, für eine erhöhte Berücksichtigung der Naturbedingungen des Pflanzenlebens und des eigentümlichen Charakters der Lebenserscheinungen eingesetzt. In der Lebensbedeutung und damit

Ganzheitsbeziehung liegt zweifellos das Gebiet, auf dem der Botaniker wie der Zoologe stets neben dem in ihr Arbeitsgebiet eindringenden Chemiker (und z. T. Physiker) sich behaupten werden, während dieser heute schon bei der Lösung zahlreicher chemischer und chemisch-physikalischer Einzelfragen der Pflanzen- und Tierphysiologie vor den meisten Biologen (von den heute sich mehrenden Ausnahmen abgesehen, die das Rüstzeug beider Wissenschaften gründlich beherrschen) den Vorrang seiner Fachkenntnis und Sondererfahrung hat. Mit solcher Betonung der Besonderheit des organischen Geschehens ist ein Umstand berührt, der mir für die Erforschung der Lebensvorgänge — nicht für die Wirklichkeitsdeutung als ein Ganzes — wichtiger zu sein scheint, als selbst die Entscheidung zwischen Mechanismus und Vitalismus der Lebensklärung. Denn ob ein Forscher sich für die rein chemisch-physikalische Lösbarkeit des noch ungelösten Restes der physiologischen oder morphologischen Probleme entscheidet oder gegen sie, fällt für seine Fragestellung und für die Gesamtaufassung seiner Wissenschaft weniger ins Gewicht, als ob er die — so in Zukunft vielleicht zu erklärende, aber jedenfalls bestehende — Eigenart der organischen Prozesse überhaupt übersieht. Und dieses Übersehen der besonderen Kennzeichen des Lebensgeschehens gegenüber der Gesamtheit der Vorgänge im Anorganischen ist ein für die Forschung zum mindesten so folgenschwerer und hemmender Auswuchs einer mißverstandenen Mechanistik, als das Verbauen aussichtsreicher Forschungswege eine üble Folgeerscheinung mißverstandener vitalistischer Theorien sein kann. In dem Kampfe um eine erneute unvoreingenommene Erfassung der Lebensprobleme vermag vielleicht auch die vorliegende Arbeit mitzuhelfen, welche die logische Struktur der gebietseigenen Begriffe der biologischen Geschehenswissenschaft, der Physiologie, auf dem Sondergebiet der Botanik aufzeigen und einen ersten geordneten Überblick über die Gesamtheit des wissenschaftlichen Erfahrungsstoffes geben soll, auf dem das System dieser Begriffe beruht und das er erfüllt.

Eine Umarbeitung der theoretischen Ausführungen dieses Buches gemäß den heutigen Anschauungen des Verfassers konnte nur in verhältnismäßig geringem Umfang vorgenommen werden, um nicht anderen, in Entstehung begriffenen Arbeiten vorzugreifen, und um die ohnedies unerläßliche Erweiterung in erträg-

lichen Grenzen zu halten. Die Arbeit beschränkt sich nach wie vor auf die Ganzheitbeurteilung der Vorgänge in den Pflanzen und verzichtet darauf, die teleologische Betrachtungsweise ihrer Einrichtungen und die ateleologische Gesamtbeurteilung der organischen Formen (die etwa der „Typus“betrachtung der idealistischen Morphologie entspricht), also die Grundbegriffe der „Funktionsformenlehre“ und der „Eigenformenlehre“ zu berücksichtigen, da dies den zur Verfügung stehenden Raum erheblich überschreiten müßte. Der Untertitel des Buches bringt diese Einschränkung zum Ausdruck. Der Ausgangspunkt der ersten Auflage, die Untersuchung der Teleologie Kants, wurde entsprechend den Ergebnissen meiner hierüber inzwischen erschienenen Untersuchung erweitert und über sie hinaus durch die Darstellung der Entwicklung der Kantschen Lehre in den Schriften seiner „vorkritischen“ Zeit ergänzt. Hierbei erwies es sich als fast unerläßlich, die Spannung zwischen herkömmlicher Teleologie und Vitalismus wie zwischen dieser Teleologie und der Ganzheitbeurteilung am Beispiel der Anschauungen der Aufklärungszeit (aus der heraus sich Kants Werk erhoben hatte) historisch zu veranschaulichen. Der Teleologie Kants wurde daher ein Kapitel über die Teleologie der Aufklärungszeit vorgeschaltet. Auf eine Erweiterung der übrigen geschichtlichen Ausführungen über die Entwicklung des teleologischen Denkens seit Kant, die in dieser Arbeit ja nur beispielhafte Bedeutung haben sollen, konnte um so mehr verzichtet werden, als sie in einer ausführlicheren Darstellung des Kampfes mechanistischer und vitalistischer Theorien, die weitgehend vorbereitet ist, mitberücksichtigt werden. Nur auf den Begriff der „Zielstrebigkeit“ bei C. E. v. Baer mußte kurz eingegangen werden. Weitere Ergänzungen des allgemeinen Teils betreffen Auseinandersetzungen mit antiteleologischen Äußerungen in der modernen botanischen Literatur und den Nachweis, daß auch die mit der Fortpflanzung zusammenhängenden teleologischen Vorgänge das System der Ganzheitbeurteilung nicht überschreiten oder gar sprengen. Die eingehendere Berücksichtigung der „Regulationen“ gegenüber den von ihnen in dieser Arbeit unterschiedenen „Harmonien“ wurde auch weiterhin beibehalten, wenn auch die Darstellung der letzteren erheblich erweitert wurde.

In den Kapiteln über die pflanzlichen Harmonien und Regu-

lationen, in denen die Ergebnisse der Experimentalforschung vom Gesichtspunkt der Ganzheitbeurteilung systematisch geordnet dargestellt werden, wurden außer zahlreichen kleineren Richtigstellungen und Erweiterungen in fast allen Unterabschnitten eine Reihe von Kapiteln auf Grund der inzwischen erschienenen Untersuchungen beträchtlich umgearbeitet oder erweitert. Dies betrifft z. B. die Darstellung der mit dem Wasserhaushalt der Pflanzen zusammenhängenden Probleme (über die früheren Ausführungen zur Xerophytenfrage, den Sonnen- und Schattenblättern usw. erheblich hinausgreifend), bei denen u. a. die Vorgänge an den Spaltöffnungen in der pflanzlichen Epidermis eine große Rolle spielen; die Turgor- und Permeabilitätsharmonien und -regulationen schließen sich an wie die verschiedenen Formen von Enzymregulierungen des Stoffwechsels bei niederen und höheren Gewächsen, die Anpassung von Assimilation und Atmung an die verschiedenen äußeren Bedingungen usw. Die Frage der „chromatischen Adaptation“ hatte inzwischen ein neues Gesicht bekommen, das Tatsachenmaterial über pflanzliche Hormone hatte sich erheblich vergrößert. Auch über das Flechtenproblem, über die Mykorrhiza und die Pflropfsymbiose war manches Neue ermittelt worden. Insbesondere bedurften ferner die Darlegungen über pflanzliche Bewegungserscheinungen, sowohl die mit den Richtungsbewegungen (den verschiedenen Arten von Taxis und Tropismus) verbundenen ganzheitbezogenen Vorgänge, als die harmonische Umstimmung bei den Wachstumsbewegungen der Rhizome, der Blüten- und Fruchstiele und die Frage der periodischen Bewegungen einer eingehenden Neubearbeitung.

Die Anordnung des Stoffes unter dem Gesichtspunkt der Ganzheitsbedeutung ist natürlich vielfach eine andere, als sie sich nach demjenigen der rein kausalen Forschung ergeben würden; das ausführliche Inhaltsverzeichnis soll hier ein rascheres Sichzurechtfinden ermöglichen. Insbesondere mag darauf hingewiesen werden, daß aus Gründen der Darstellung die Problemerkörterung verwandter Vorgänge bald bei den Harmonien, bald bei den Regulationen ausführlicher vorgenommen wurde.

Vollständigkeit des Tatsachenstoffes — selbst bezüglich des gut gesicherten unerreichbar — konnte nicht erstrebt werden, wohl aber beispielhafte Veranschaulichung der typischen Fälle und ihrer Mannigfaltigkeit. Zweifellos werden Einzelangaben der

Berichtigung bedürfen, Irrtümer stehen geblieben sein, die bei der großen Zahl der in Betracht kommenden Arbeiten übersehen wurden; der Kenner eines Einzelgebiets wird aus ihm gewiß Beispiele für bestimmte Formen des Ganzheitgeschehens anzugeben wissen, die noch hätten Aufnahme finden können. Die Einordnung der physiologischen Vorgänge bei den Pflanzen in ein System der Ganzheitbeurteilung kann ja auch nicht das Werk eines Einzelnen sein, sondern muß aus der Berücksichtigung ihrer Betrachtungsweise durch die einzelnen Forscher selbst zustande kommen. Darum fallen vielleicht gegenüber dem eigentlichen Ziel dieser Arbeit die wohl schwerlich vermeidbaren Lücken und Irrtümer, wie ich hoffe, nicht allzusehr ins Gewicht. Dieses Ziel aber ist, dafür zu wirken, daß innerhalb der pflanzenphysiologischen Forschung neben der kausalen Gesetzmäßigkeit des Geschehens die Ganzheitbeurteilung der organischen Vorgänge, durch die sie erst als Lebensvorgänge gekennzeichnet sind, und zwar in einheitlicher, systematischer Weise zu ihrem Recht komme.

Die „Zusammenstellung der vorgeschlagenen Bezeichnungen“ am Ende des Restitutionskapitels der 1. Auflage (S. 179—181) wurde ersetzt durch eine die ganze Arbeit umfassende „Übersicht über das Gefüge der Ganzheitbeurteilung in der Botanik (zugleich eine Zusammenstellung der vorgeschlagenen Bezeichnungen unter kurzer Festlegung ihrer Bedeutung)“, die hinter dem Text der Untersuchung (S. 307—311) eingefügt wurde. An die Stelle der vier hinter den Kapiteln stehenden Literaturverzeichnisse trat aus Zweckmäßigkeitsgründen ein einziges am Ende des Buches, das etwa um dreiviertel mehr Arbeiten enthält, als die früheren Verzeichnisse, wobei allerdings nicht nur neue Arbeiten, sondern auch ältere hinzukamen, die jetzt erst durchgesehen und benützt wurden. Es sind nur solche Arbeiten aufgenommen, deren Inhalt im Text des Buches irgendwie verwertet und angeführt wurden, auf Arbeiten, die weitere Literaturangaben enthalten, wurde häufig hingewiesen. Außerdem wurde ein Namenregister beigegeben. Um die Übersicht über die behandelten Probleme zu erleichtern, vor allem die Einordnung der pflanzenphysiologischen Tatsachen besser hervortreten zu lassen, erfuhr die „Inhaltsübersicht“ (S. XVIII—XXIV) eine erhebliche Erweiterung, indem den Kapitelüberschriften kurze Inhaltsangaben in Schlagwörtern bei-

gefügt wurden. Ich hoffe, daß das Buch durch diese Ergänzungen an Brauchbarkeit gewonnen hat.

Besten Dank schulde ich dem Herrn Verleger, sowie dem Herausgeber dieser Sammlung, Herrn Prof. Dr. W. Ruhland, Leipzig, für ihr stets erwiesenes freundliches Entgegenkommen.

Karlsruhe, im August 1925.

E. Ungerer.



# Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung und Vorwort der 1. Auflage . . . . .	III
Vorwort der 2. Auflage . . . . .	IX
I. Grundlegung der Teleologie (Ganzheitbeurteilung) . .	1
1. Die Teleologie der Aufklärungszeit . . . . .	1
Die mechanistische Teleologie der Aufklärungszeit. Christian Wolff als ihr Hauptvertreter (1). Die Lebens- und Trieblehre des Reimarus (4).	
2. Die Teleologie Kants . . . . .	9
In der „Naturgeschichte und Theorie des Himmels“ (9); im „Einzig möglichen Beweisgrund“ (10); im „Traum eines Geistersehers“ (11); in der „Kritik der Urteilskraft“ (13). Teleologie und Vitalismus bei Kant (17).	
3. Teleologie und Kausalität . . . . .	19
Kants Lehre als Ausgangspunkt. — Chr. Sigwart (19), W. Wundt. — H. Lotze, E. v. Hartmann (21), P. N. Coßmann. — Zwei Arten der Verhältnisbestimmung von Kausalität und Finalität (22).	
4. Ganzheit und Zweck . . . . .	23
Selbigkeit [Identität], Grund-Folge, Ganzheit; Beharrliches, Ursache-Wirkung, Werdeganzheit (24). Zweck und Ganzheit (26). „Zielstrebigkeit“ bei C. E. v. Baer (27). Der Ganzheitsbegriff bei O. Liebmann, G. Wolff, W. Roux (28). Der Sinn der „teleologischen“ Betrachtungsweise der Naturwissenschaft: die Ganzheitbeurteilung (29).	
5. Mechanismus und Vitalismus . . . . .	30
Einzelheitsfolgeverknüpfung und Ganzheitsfolgeverknüpfung (30). Vitalismus und Ganzheitbeurteilung (31).	
6. Der teleologische Faktor in den Systemen des Mechanismus . . . . .	32
O. Bütschli und J. Schultz, W. Roux (32), J. Reinke, W. Pfeffer (34), G. Klebs (35).	
II. Die teleologische Methode der Biologie . . . . .	37
1. Ganzheitbeurteilung im Bereiche der biologischen Einzelwissenschaften . . . . .	37
Einteilung der Biologie (37). Die Teleologie in der Systematik. — Die Teleologie in der Physiologie: Nützliche Einrichtungen und ganzheit-erhaltende Vorgänge [Terminologisches] (38); indirekte und direkte Ganzheitshaltung (39). Die teleologischen Begriffe der „physiologischen Anatomie“ (40). Beispiele für nützliche Einrichtungen, indirekt und direkt ganzheitshaltende Vorgänge (41).	
2. Die kausale und die teleologische Methode . . . . .	42
a) Wesensunterschied und Vereinbarkeit beider Methoden . . . . .	42
Einwände gegen die teleologische Methode und deren Widerlegung (42). Ausschluß von Widersprüchen zwischen kausaler und teleologischer Denkweise (43).	
b) Teleologie und Lamarckismus; Nolls Morphästhesie . . . . .	44
Die teleologischen Formeln des Lamarckismus und Psycholamarckismus. Erledigung der Einwände, die auf der Verwechslung der Ganzheitsbeurteilung mit dem Lamarckismus beruhen (44). Die drei Bedeutungen der Morphästhesie Nolls (45).	

	Seite
e) Gebietsübertretungen . . . . .	47
d) Analyse wichtiger Begriffe mit kausal-teleologischem Doppelsinn (Potenz, Funktion, Korrelation) . . . . .	48
Die Anwendung des Potenzbegriffs in der Biologie (48); Analyse des Potenzbegriffs (49); Potenz und Außenbedingungen (50); Potenz und „typische“ Entwicklung (51); die Bedeutung der inneren Bedingungen (52).	
Die zwei Bedeutungen des Funktionsbegriffs an Beispielen erläutert (53); harmonische Funktion und Eigenfunktion (54).	
Der Korrelationsbegriff der formalistischen Morphologie (55) und der kausalen Morphologie. — Beispiele von Korrelationen (56); Unwesentlichkeit des teleologischen Moments (58). Definition des kausalen Korrelationsbegriffs und seine Gliederung (59).	
3. Die Anwendung der Ganzheitbetrachtung. . . . .	60
a) Fehler in der Anwendung der Ganzheitbetrachtung. . .	60
Verwechslung von Ganzheitsbeurteilung mit reiner Nützlichkeitsbetrachtung (60), mit Vitalismus und verwandten Kausalhypothesen; mit anthropomorphistischer Zweckbetrachtung [Beispiel] (61). Goebels und Trolls Kritik der Teleologie (62) und die Vereinbarkeit ihrer Grundüberzeugung von der Natura naturans mit der Ganzheitsbeurteilung (63); der Homunculus (64).	
b) Die drei Arten der Ganzheit . . . . .	64
„Der Organismus“ als Ganzes (64). Form, Zusammenhang der Stoffwechselfunktionen und Ablauf eines Bewegungsgefüges als Arten von Ordnung, die als „Ganzes“ erhalten werden. — Formbildungs-, Stoffwechsel- und Bewegungsvorgänge als Mittel der Ganzheits-erhaltung (65).	
c) Ganzheitsbeurteilung und Pathologie (einschließlich der Gallenfrage, des Symbiose- und insbesondere Flechtenproblems und der Transplantationen) . . . . .	66
Pathologie a); Lehre von den ganzheitstörenden Vorgängen nur auf Grundlage der Ganzheitsbeurteilung möglich. — Pathologische Teil-„Ganzheit“ (66). Das Gallenproblem (67); Schmarotzer und Wirt; Symbiose, insbesondere Küsters „Eucecidien“ (68); die Flechten-„Symbiose“ (69); die ektotrophe Mykorrhiza. Transplantationen [Pflropfsymbiose] (71).	
d) Die Schwierigkeiten des Begriffs der Ganzheit beim pflanzlichen Organismus . . . . .	74
Die Pflanze als „offene“ Form (74). Spaltung der Ganzheit (75).	
4. Die Grundbegriffe der Ganzheitsbeurteilung . . . . .	75
a) Normalität; Harmonie und Regulation . . . . .	75
Bedeutung der Gliederung ganzheitsbezogener Vorgänge (75). Der Begriff des „Normalen“; „harmonische“ Vorgänge in Zuordnung zu „normaler“ Ganzheit (76), „regulatorische“ Vorgänge in Zuordnung zu „Störungen“ der normalen Ganzheit. Schwierigkeiten der Unterscheidung (77).	
b) Restitution, Anpassung und Bewegungsregulation . . .	79
Nach der Art des erhaltenen Ordnungsgefüges sind zu unterscheiden: Funktionsregulationen oder Anpassungen (79), Formregulationen oder Restitutionen, Bewegungsregulationen als die drei Typen der Ganzheits-erhaltung nach Störungen (80).	
Nach der Art der Ausführung der Regulation sind zu unterscheiden: Rein stoffwechselfunktionelle, morphologische und kinetische Regulationen als Mittel der Wiederherstellung.	
Restitution „ausgeschalteter“, nicht abgetrennter Teile (81). — Die „primären“ und „sekundären“ Adaptationen Drieschs (82).	
Anhang: Zur Terminologie (das „Typische“ und das „Normale“) Auseinandersetzung mit der Terminologie W. Roux'.	82

	Seite
III. Die pflanzlichen Harmonien . . . . .	85
Kausale und ganzheitbezogene Ordnung der physiologischen Tatsachen. — Drieschs Kompositions(oder Konstellations-)harmonie, Kausalharmonie und Funktionalharmonie (85). Form-, Funktions- und Bewegungsharmonien (86).	
1. Die Formharmonien . . . . .	86
a) Morphologische Formharmonien: Kompositionsharmonien . . . . .	86
Definition der Kompositionsharmonien und Abtrennung der Konstellationsharmonien (86). Erhaltung der typischen räumlichen Anordnungsbesonderheit; Organisationstypen und Organisationsbausteine; der Entwicklungsverlauf des Einzelwesens und von Kolonien typischer Form (87). Polarität (88); Rektipetalität [Autotropismus]; Anisotropie (89); morphologische und physiologische „Polarität“. — Vorbereitung künftiger geordneter Formbildung durch Meristemgruppen, ruhende Knospen usw. (90), Fortpflanzungsorgane. [Die Fortpflanzung als morphologische Formharmonie ohne Annahme besonderer „Art“-Erhaltung] (91). Die „reziproke Harmonie“ Drieschs. — Harmonien im restitutiven und im pathologischen Geschehen (92).	
b) Kinetische Formharmonien . . . . .	92
Autotropismus. — Exotropismus.	
2. Die Funktionsharmonien . . . . .	94
a) Morphologische Funktionsharmonien . . . . .	94
c) Konstellationsharmonien . . . . .	94
Das Zusammenpassen der Gewebe des Durchlüftungs-, Assimilations-, Leitungs- und Speicherungssystems (94). Korrespondierende Tüpfel. Endogene Entstehung der Seitenwurzeln. Haftscheibenbildung vor Berührungszreiz. Vorauserfolgende Anlage von Vernarbungs- (95) bzw. Trennungsgeweben (96). Nährgewebe für die Keimlinge. Harmonien der geschlechtlichen Fortpflanzung. Harmonien zwischen Schmarotzer und Wirt (97). Schwierigkeit der Unterscheidung von Korrelationsharmonien und korrelativen Morphosen. Konstellationsharmonien bei Transplantationen (98) und pathologischen Vorgängen (99).	
b) Morphologische Kausalharmonien . . . . .	99
I. Induzierte Morphosen . . . . .	99
Der kausale und der teleologische Begriff der „Morphose“ (99). Induktion der Polarität (100). Schwierigkeit des Begriffs der Morphosen. Photo-, Bary- (101), Thigmo-, Hydro-, Aeromorphosen. Zuordnung der zeitlichen Folge der Gestaltungsvorgänge in der Morphogenese zu den Außenbedingungen (102), die Stufen der Fortpflanzung und ihre Bedingungen. „Stellvertretende Reizfaktoren“ [Jennings] (103). — „Unmittelbare“ und „mittelbare“ induzierte Morphosen (104). Der Wasserhaushalt der Pflanzen (105). Definition der Xerophyten; „Sonnenpflanzen“ und ihre physiologischen Funktionsharmonien (106); „Mesophyten“ und insbesondere „Schattenpflanzen“. Die morphologischen Funktionsharmonien der Xerophyten (108) und ihre verschiedenen Gruppen. Die sukkulente Wüstenkakteen (112); hygrophytische sukkulente Strandpflanzen. Land- und Wasserformen der amphibischen Gewächse (113). Harmonische Reduktionen (114).	
II. Funktionelle Morphosen . . . . .	114
des Wasserhaushalts (114). Rotholz als Druckholz, Weißholz als Zugholz. Der Bau der Wurzeln (115). Funktionelle Morphose und funktionelle Anpassung (116).	
III. Korrelative Morphosen . . . . .	117
Die Ausbildung einer Blattspur; Gipfelknospe und Achselknospe; die primäre Atemhöhle unter den Spaltöffnungen (117). Die sogenannte „physiologische Restitution“. Korrelationen	

	bei Transplantationen. Korrelationen beim Abblühen, bei der Ausbildung der Frucht [pflanzliche Hormone Fittings] und beim Keimen des Pollens. Die Teilungs- und Wachsenzyme [Leptomhormone], Wund- und Nekrohormone, Meristemhormone Haberlandts (118). Gipfelknospe und Ausläuferknöllchen bei <i>Circaea intermedia</i> . Noll's Morphästhesie bei Siphoneen und Phanerogamenwurzeln (121).	
b)	Physiologische Funktionsharmonien . . . . .	122
a)	Funktionalharmonien . . . . .	122
	Ausnützung der verschiedenartigsten Kohlenstoff- und Stickstoffquellen. Harmonien der Speicherung; „Nährstoffe“ und „Sparstoffe“.	
β)	Physiologische Kausalharmonien . . . . .	124
	Die Rolle der Oxalsäure (124). Reizwirkung durch eigene Stoffwechselprodukte bei Bakterien und Pilzen (125). Elektion der optimalen Nährstoffe. Regulierung der Enzyymbildung [Enzymharmonien] (126). Permeabilitätsharmonien (130) und Turgorharmonien (131). „Chemische Schutzmittel“ ohne oder mit nur mittelbarer Ganzheitbeziehung. Die chromatische Adaptation (132); harmonische Ausbildung des Chlorophylls (134). Harmonische Regelung der Transpiration und des Assimilationsgaswechsels; insbesondere Spaltöffnungsregulierungen (135), Zusammenhang mit Enzymharmonien (139) und Permeabilitätsharmonien (140), Saugwirkung konzentrierten Zellsafts auf die Interzellularen; Temperaturanpassungen (141). Auswanderung von Stoffen aus Blättern vor dem Laubfall (143).	
c)	Kinetische Funktionsharmonien . . . . .	144
a)	Einfache kinetische Funktionsharmonien . . . . .	145
	I. Kinetische Kausalharmonien . . . . .	145
	Definition der kinetischen Kausalharmonien. Die Richtungsbe- wegungen: Taxis und Tropismus (145). Positive Phototaxis als Kausalharmonie (146); Phototaxis der Chloroplasten; „stell- vertretende Reizfaktoren“. Der Phototropismus als Kausal- harmonie (147); stellvertretende Reizfaktoren; Photosynthese und Phototropismus. Strahlenrichtung und Lichtintensität in ihrer Bedeutung für Phototaxis und Phototropismus (148). „Photokinesis“. Hinweis auf entsprechende Regulationen (150). Harmonien beim Geotropismus [stellvertretende Reizfaktoren], der Thigmotaxis, dem Haptotropismus, Hydrotropismus, Thermotropismus (151), Chemotropismus und der Chemo- taxis (152). „Phobotaxis“ und „Topotaxis“ (153). Stellver- tretende Reizfaktoren (154). Kein „Gesetz der Zweckmäßigkeit“ der Organismen oder ihrer Reizbewegungen. Nicht- harmonische Tropismen. Harmonien der Reizleitung bei den Tropismen (155). Die Reizstimmung und die Akkommodation der Stimmung. Bedeutungsanalyse des Begriffs der „Gewöh- nung“ (156). „Stimmungswechsel“ [Beispiel: <i>Saprolegnia</i> ]. Harmonische „Reizkonkurrenz“ bei Richtungsbe- wegungen (157); Beispiele solcher „Umstimmungen“ [Rhizome, Blüten- und Fruchtstiele; Droseratentakeln] (158).	
	II. Kinetische Funktionalharmonien . . . . .	161
	Definition. — Die pulsierenden Vakuolen (161). Die rotierenden Plasmabewegungen (162).	
β)	Koordinierte kinetische Funktionsharmonien. . . . .	162
	Definition. Beispiele [ <i>Drosera</i> , <i>Mimosa</i> ] (162).	
3.	Die Bewegungsharmonien . . . . .	163
a)	Rhythmisierungen. . . . .	163
	Die pulsierenden Vakuolen. Die Zilien (163). Periodische Bewegungen	

	Seite
von Organen der Phanerogamen. „Aitonomie“ und „autonome“ Bewegungen (164); dasselbe Problem bei anderen pflanzlichen Vorgängen. Beispiele autonomer periodischer Bewegungen (165). Beispiele aitonome periodischer Bewegungen [insbesondere „Schlafbewegungen“] (168). Periodische Bewegungen in Abhängigkeit von Reizrichtung bzw. örtlich verschiedener Reizintensität [ <i>Closterium</i> ] (169).	
b) Rhythmische Koordinationen . . . . .	170
Autonome Bewegungen bei <i>Phaseolus</i> und bei den Geißeln der Volvocaceen.	
<b>IV. Die pflanzlichen Regulationen . . . . .</b>	<b>171</b>
1. Die Formregulationen oder Restitutionen . . . . .	171
Terminologisches.	
a) Morphologische Restitutionen . . . . .	172
α) Totalrestitution . . . . .	173
Drieschs <i>Clavellina</i> -Restitution und das „harmonisch-äquipotentielle System“. „Offene“ und „geschlossene“ Formen bei Pflanzen (173). Restitution bei <i>Dictyostelium</i> auf Grund eines harmonisch-äquipotentiellen Systems (174). Totalrestitution bei Meeresalgen (175). Regulatorische Reduktion. — Totalrestitution bei zentrifugierten Pflanzen und Pflanzenteilen (176).	
β) Partialrestitution . . . . .	174
I. Reparatur (Wiederbildung) . . . . .	180
1. Regeneration . . . . .	181
1* Sprossungsregeneration . . . . .	182
aa) Organregeneration . . . . .	182
Wurzelvegetationspunkte (182); weitere Einteilung der hier beobachteten Regenerationsvorgänge (183); die Phasen der Regeneration (184). Sproßvegetationspunkte. Zweifelhafte Fälle (185).	
bb) Strukturregeneration . . . . .	186
Algen (186), Pilze (189), Moose (190), Farne, Phanerogamen (191).	
2* Ersatzregeneration . . . . .	193
aa) Organregeneration . . . . .	193
Die „interkalare“ Regeneration bei N e m e c (193). Die „Ersatzvegetationspunkte“ bei L i n s b a u e r. Vermutliche weitere Beispiele (194).	
bb) Strukturregeneration . . . . .	195
„Meristematische“ Strukturregeneration (195); Strukturregeneration durch Umdifferenzierung von Dauergewebe, und zwar „mittelbare“ (196) oder „unmittelbare“ (197).	
2. Kallusrestitution . . . . .	198
Das Wesen der Kallusrestitution (198), die Entstehung und Beschaffenheit der Kallusgewebe (199).	
aa) Organkallusbildung . . . . .	200
Übergangsformen zur Regeneration. Bau und Entstehung der typischen Organkallusbildungen (200). Beispiele (202).	
bb) Strukturkallusbildung . . . . .	204
Künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises; Kallusrestitution an Blütenköpfchen (204), bei Keimpflanzen; der Überwallungswulst der Holzgewächse (205).	

	Seite
II. Reproduktion (Neubildung) . . . . .	206
1. Kompensation . . . . .	206
1* Organkompensation . . . . .	207
aa) Kompensatorische Hypertrophie . . . . .	207
Kompensatorisches Auswachsen von Nebenblättern und Verlaubung von Hochblättern (207), kompensatorisches Wachstum der Keimblätter und des Hypokotyls, die Keimblätter von <i>Streptocarpus</i> (208); Eintreten der Nebenwurzeln für die Hauptwurzel (209).	
bb) Kompensatorische Hypertypie . . . . .	209
Schwierigkeiten der Abgrenzung (209). Ersatz des Stengels durch den Blattstiel; kompensatorische Knollenbildung durch andersartige Organe (210), Kallusknollen; Ersatz des Sproßvegetationspunktes durch das Hypokotylknöllchen (211); Umgestaltungen wachsender Achsen, Rhizome, Ausläufer, Wurzelträger usw. (212).	
2* Anlagekompensation (Präventivrestitution) . . . . .	213
aa) Kompensatorische Anlageausgestaltung . . . . .	214
<i>Chara</i> , Lebermoose und Laubmoose (214); Farne; Phanerogamen, sowohl latente Sproß- (215) als Wurzelanlagen (218).	
bb) Kompensatorische Anlageumgestaltung . . . . .	218
Knospenschuppenanlagen bei <i>Prunus</i> (218); Spitzknospen und Scheidenknospen bei <i>Pinus</i> ; Ausläuferknospen (219); Kompensationen bei Kallusrestititionen. Lebermoosanthridien (220).	
2. Adventivrestitution . . . . .	220
Sonderung von andersartigen Vorgängen (220).	
aa) Organadventivbildung . . . . .	222
Algen; Moose (222); Pteridophyten (223); Phanerogamen (224).	
bb) Strukturadventivbildung . . . . .	227
Algen und Pilze (227); Phanerogamen [Primärblattspreite bei <i>Cyclamen</i> ] (228).	
b) Kinetische Restititionen . . . . .	229
Aufrichten von Seitensprossen bei Phanerogamen und Characeen (229); Umschaltung von Seitenwurzeln; Eintreten eines Blattes für einen Sproß; Laubblattstiele als „Stützblätter“ bei <i>Geranium</i> (230). Richtungsänderungen restituierender Zellen (231).	
2) Die Funktionsregulationen oder Anpassungen . . . . .	231
a) Morphologische Anpassungen oder Adaptationen . . . . .	232
a) Induzierte Adaptation . . . . .	233
Landpflanzen unter Wasser (233), Wasserpflanzen auf dem Land. Anpassungen an trockenen und an feuchten Standort (234). Übergänge zwischen Anpassungen und Restititionen (235); Umkehrungen der Polarität (236). Ersatz von Wasserausscheidungsorganen. Vernalbungsvorgänge verschiedener Stufe (237) bis zur Wundkorkbildung (239); die Rolle der Wundhormone (241). Regulatorische Reduktionen als Schutz gegen Verletzung (242). Regulatorische Reduktionen auf andersartige Funktionsstörungen (243), im Anschluß daran die Erscheinungen der „Notreife“ und verwandte Erscheinungen (246).	

	Seite
β) Funktionelle Adaptation . . . . .	247
Durch Verstärkung des beanspruchten mechanischen Gewebes (248); bei der Stoffleitung (251), [mittelbare und unmittelbare funktionelle Anpassungen (253 ff.)]; bei der Stoffspeicherung (256); in aufgerichteten Achselsprossen (260).	
γ) Korrelative Adaptation . . . . .	260
Korrelative Ausbildung des Festigungsgewebes (261); des Leitungsgewebes (262); des Assimilationsgewebes (265); im Rahmen restitutiven Geschehens. Bedeutung der „Funktionskompensationen“ (267).	
b) Physiologische Anpassungen . . . . .	267
Schwierigkeit der Abgrenzung von Harmonien und Regulationen. Anpassung an anormale Nahrungsquellen (268); Atmung, intramolekulare Atmung und Gärung (270); Regulationen der Atmungintensität (272). Turgorregulationen (274), Permeabilitätsregulationen bzw. -harmonien (277). Reduktive Stoffwechselregulationen (281). Anpassung an extrem hohe und tiefe Temperaturen und an Gifte (282), pflanzliche Immunität (283).	
c) Kinetische Anpassungen . . . . .	283
Traumatotaxis (284); Traumatotropismus. Regulatorische Abkehrbewegungen bei verschiedenen Arten von Taxis (286) und Tropismus (288). Regulatorische „Sinnesumkehr“ des Tropismus (290). Richtungsänderungen von Zellen bei morphologischen Anpassungen (291).	
3. Die Bewegungsregulationen . . . . .	291
Mögliche Beispiele regulatorischer Wiederherstellung eines gestörten Rhythmus.	
V. Die teleologische Kennzeichnung des Organismus . . . . .	294
Zweckmäßige „Einrichtungen“ (294); ganzheitbezogene Vorgänge (295). Die Ganzheitbeurteilung bei Kant (297). Das Ziel der vorliegenden Arbeit (301). Nochmals die Schwierigkeit der Trennung von Harmonien und Regulationen. Das Wesen der Ganzheitbeurteilung. Ihre Gegenüberstellung mit der Aristotelischen Entelechienlehre (302) und der Darwinistischen Teleologie (303). Die Definition des Organismus (305). Bedeutung der Ganzheitbeurteilung für die Ursachenforschung (306).	
Übersicht über das Gefüge der Ganzheitbeurteilung in der Botanik (zugleich eine Zusammenstellung der vorgeschlagenen Bezeichnungen unter kurzer Festlegung ihrer Bedeutung) . . .	307
Verzeichnis der angeführten Arbeiten . . . . .	312
Druckfehlerverzeichnis . . . . .	356
Namenverzeichnis . . . . .	357

# I. Grundlegung der Teleologie (Ganzheitbeurteilung).

## 1. Die Teleologie der Aufklärungszeit.

Für viele Anhänger einer mechanistischen Lebenserklärung ist der Vitalismus schon durch ihre Überzeugung gerichtet, daß er den Begriff der Ursache mit dem des Zweckes verknüpfe, daß er den Zweck, den „Fremdling in der Naturwissenschaft“, wie Kant ihn genannt hat, als Erklärungsprinzip verwende, eine ursprüngliche Zweckmäßigkeit aller organischen Vorgänge und Formen behaupte. Was es mit dieser Verknüpfung von Teleologie und Vitalismus auf sich hat, wird im Verlauf dieser Untersuchung erörtert werden. Recht aufschlußreich ist aber schon ein kurzer geschichtlicher Überblick über die Versuche der letzten beiden Jahrhunderte, mit dem Zweckproblem in der Naturforschung — insbesondere in der Biologie — ins Reine zu kommen. Gleich ein Blick in die Blütezeit der Teleologie in der Naturwissenschaft, in die Zeit der bürgerlichen Aufklärung in Deutschland, zeigt, daß diese Zeit, die in Zweckbetrachtungen aller Dinge und aller Einzelheiten der Dinge schwelgte wie kaum je eine andere, ebenso fern von vitalistischen Neigungen war als das streng mechanistische Denken eines Descartes, — zum Teil noch ferner, da manche ihrer Führer unter dem Einfluß der Leibnizschen Lehre von der vorherbestimmten Harmonie die Wirkung der Seele auf den Körper leugneten, diesen letzten, zugunsten der menschlichen Seelensubstanz und ihrer Verbindung mit der Körperwelt geretteten Überrest vitalistischen Denkens im System des Descartes.

Man muß schon die Werke des deutschen Hauptvertreters dieser bürgerlichen Aufklärung, die Werke Christian Wolffs selbst lesen, wenn man ganz verstehen will, welche Bedeutung die



Zweckbetrachtung für das Denken jener Zeit gewonnen hat. In dem deutschen metaphysischen Hauptwerk, den „Vernünfftigen Gedancken von Gott, der Welt und der Seele des Menschen, auch allen Dingen überhaupt“ (1719. 1722)<sup>1)</sup>, wird das Thema von der Zweckerkenntnis der Welt im 4. Kapitel „Von der Welt“ und besonders im 6. Kapitel „Von Gott“ angeschlagen. Der 2. Band seiner Physik, die „Vernünfftigen Gedancken von den Absichten der natürlichen Dinge“ (1723. 1752) führt es in Breite durch — von den „Absichten“ des Weltganzen über die der einzelnen Weltkörper bis zu denen der verschiedenen Kreaturen —, während der 3. Teil der Physik, die „Vernünfftigen Gedancken von dem Gebrauche der Theile in Menschen, Thieren und Pflantzen“ (1725. 1743) den Nutzen aller Einzelheiten des inneren Aufbaus der Lebewesen darlegen will, wobei der menschliche Körper in erster Linie berücksichtigt wird, bei den einzelnen Organen da und dort Erörterungen über die Wirbeltiere eingeflochten und die Pflanzen in besonderem Schlußkapitel behandelt werden. Die Hauptabsicht der Welt ist die Offenbarung der Herrlichkeit Gottes. In der Zufälligkeit des gesamten Naturgeschehens äußert sich sein Wille und seine Macht, denn Raum und Zeit könnten auch anders dinglich erfüllt sein als sie sind, die Weltwirklichkeit ist nicht mathematisch deduzierbar; in der vollkommenen Verknüpfung, in der in allen ihren Teilen nachweisbaren Harmonie des Ganzen tritt seine Vernunft und Weisheit zutage. Die Welt ist also dazu da, um bewundert zu werden und zu andächtiger Verehrung ihres Schöpfers anzuleiten. Darum ist allein der Mensch als das einzige vernunftbegabte Bewußtseinswesen, als die „einge Kreatur, durch die Gott seine Hauptabsicht erreichen kann“, um seiner selbst willen gemacht, alles andere um seinetwillen, teils — wie Sonne, Erde, Wolken, Winde, Pflanzen, Tiere — damit er zu leben vermag, teils — wie die Vielheit der Fixsterne, Planeten und Monde, die Mannigfaltigkeit der Gesteine und Mineralien, die gewaltige Menge von Arten und Individuen in dem bunten Gewimmel der Tiere und in dem präch-

---

<sup>1)</sup> Alle angeführten Werke sind nach dem Erscheinungsjahr der benützten Ausgabe (bzw. Auflage) zitiert; bei historisch bedeutsamen Arbeiten ist das Jahr der Erstausgabe (wie z. B. oben) mitgenannt. In dem alphabetischen Literaturverzeichnis am Ende des Buches sind die Arbeiten desselben Verfassers zeitlich geordnet.

tigen Pflanzenteppich der Erde — um im Vergnügen ihrer Betrachtung die Unerschöpflichkeit und Unendlichkeit der Vernunft und Macht Gottes zu erfassen. Da die ganze Weltveranstaltung nur auf das menschliche Begreifen abgesehen ist, so kann es in der Welt nichts grundsätzlich Unbegreifliches geben: Weiß der aufgeklärte Mensch auch noch nicht alles, so weiß er doch schon recht viel, und da alles sich wissen läßt, so wird er bei weiterer Bemühung der göttlichen Allwissenheit sich immer mehr, wenn auch als endliches Wesen nie vollkommen, annähern können. Ein wenig selbst bei Wolff — und wie viel mehr bei den vielen schwächeren Geistern dieser Zeit — verbirgt sich hinter der schönen Gebärde ehrfürchtigen Staunens die fade Nüchternheit spießbürgerlichen Wissensdünkels, der weder vor der größten noch vor der kleinsten Frage — und Antwort zurückschreckt<sup>1)</sup>. Besonders gefährlich aber ist es für die naturwissenschaftliche Betrachtungsweise geworden, daß auch die göttlichen „Absichten“ der Dinge, deren Erkenntnis das Ziel dieser Naturbetrachtung ist, als Ursachen der besonderen Beschaffenheit dieser Dinge immer wieder bezeichnet werden, daß nach dieser ihrer Besonderheit in den deutschen Schriften immer wieder nicht mit der Finalfrage „Wozu?“ , sondern mit der Kausalfrage „Warum?“ gefragt wird. „Warum die Würbelbeine hohl sind“, so steht etwa am Rande, und die Antwort im Text lautet: „Weil das Rücken-Marck durchgehen muß, damit die Nerven daraus durch den Leib sich bequemer vertheilen lassen“ (1725. 1743, S. 583). Und wonach wird nicht alles dieses stets auf den Zweck einer bestimmten Einrichtung abzielende „Warum“ gefragt! Warum die oberen Wirbel kleiner sind als die unteren? — der besseren Ausführung der Rückgratbeugungen wegen. „Warum man zwey Füße hat?“ (1725. 1743, S. 561—563) — „denn auf einem Fusse stehet man nicht gewiß“; „hätten wir nur einen Fuß, so müsten wir fort hüpfen“; „es hat aber auch der Mensch nicht mehr als zwey Füße vonnöthen gehabt, weil er aufgerichtet gehen und stehen soll“. Und dazu paßt es, daß der Nutzen der

<sup>1)</sup> Diese Verurteilung einer panteleologischen Metaphysik ist nicht blind gegen Wolffs Verdienste, die — wie überhaupt seine philosophische Bedeutung — nicht in den uns hier allein beschäftigenden Gebieten der Weltanschauung und Naturauffassung, sondern in der Ontologie, in seiner Gegenstands- und Wissenslehre liegen.

Fixsterne ebenso abgehandelt wird, wie der Nutzen des Nebels oder des Regenbogens, und daß Wolff, als er keine „sonderliche Absicht“ der Sternschnuppen aufzufinden vermag, daran die Betrachtung knüpft: „Jedoch da wir den gantzen Zusammenhang der natürlichen Dinge noch nicht verstehen; so sind wir nicht entgegen, wenn jemand mit der Zeit herausbringen sollte, was wir bey dem Lichte, so uns jetzund in der Erkenntniß der Natur leuchtet, noch nicht erblicken können“, und hierzu treuherzig an den Rand drucken läßt: „Bescheidenheit des Autoris“ (1723. 1752, S. 341).

Wie die Welt, so ist der lebende Organismus ein verwickelter Aufbau aus zahllosen höchst zweckmäßigen und höchst zweckmäßig ineinandergefügten Einrichtungen, aus deren Bau auf ihre Leistung geschlossen wird: die zweckvollen Organe, nicht die Funktionen sind das Primäre. Es ist jene Einstellung zur Physiologie, welcher der große Morphologe A. P. Decandolle in seiner Pflanzenphysiologie (1833) den klassischen Ausdruck verliehen hat durch die Definition: „die Physiologie sucht aus der Betrachtung der Organe eine Kenntnis vom Leben der Wesen zu gewinnen“. Das eigentliche Kausalproblem wird von der Aufklärungsphilosophie nicht geleugnet; im Gegenteil, strenge kausale Verknüpfung wird überall vorausgesetzt, aber sie steht nicht im Vordergrund, sie ist minder wesentlich, von geringerem Erkenntniswert. Nicht etwa durch organische Sonderkräfte, sondern durch den allseitig in sich verknüpften Zusammenhang aller Einzelheiten des Weltgeschehens werden die zweckmäßigen Einrichtungen und Leistungen bewirkt: als „Absichten“ liegen sie alle im göttlichen Weltplan. Die Welt ist das große Uhrwerk Gottes, von dem es wichtiger ist, Sinn und Zusammenhang seiner Einrichtung aufzuzeigen, als die kausale Zuordnung des Zustandes bestimmter Teile in einem bestimmten Zeitpunkt zu demjenigen im vorangegangenen. Wolff selbst gebraucht häufig den Vergleich der Welt mit einer Uhr und sagt z. B. im Anschluß daran in seinem deutschen metaphysischen Hauptwerk: „Die Welt ist eine Maschine! . . . . Der Beweis ist nicht schwer. Eine Maschine ist ein zusammengesetztes Werk, dessen Bewegungen in der Art der Zusammensetzung gegründet sind.“ (1719. 1722, § 557, S. 333) und weiterhin im § 1081: „Wir erkennen demnach bloß dadurch, daß nur ein GOtt sey, weil alles in der

Welt mit einander verknüpft ist, und daher nicht mehr als in einem einzigen Dinge seinen Grund haben kan. Aber eben deswegen ist die Welt eine Maschine. Wenn man demnach nicht zugeben wollte, daß die Welt eine Maschine wäre; so würde man einem auch die Erkänntnis von der Einheit GOTTes wegnehmen“ (S. 653). Darum hält natürlich Wolff im 1. Band seiner Physik, in den „Vernünftigen Gedancken von den Würckungen der Natur“ (1723. 1746) bezüglich der Entwicklung der Lebewesen an der Anschauung von der bloßen Auswicklung vorher vorhandener Teile der von Ewigkeit her bestehenden Keime fest, also an Präformation und Evolution (vgl. den IV. Teil, Cap. VI: Von der Erzeugung der Menschen und Thiere).

Alles ist determiniert durch die Vernunft des Schöpfers; Ausschaltung jeder „Freiheit“ innerhalb dieses Mechanismus scheint unvermeidlich. Gegen diese fatalistische Konsequenz indessen verwahrt sich Wolff entschieden, da er als Aufklärungsphilosoph den Glauben an die sittliche Besserung auf Grund vernünftigen Zuredens nicht entbehren kann, und einen Ausweg glaubt er in der dem Rüstzeug der Leibnizschen Theodizee entlehnten Feststellung zu finden, daß ja — bei aller Regelmäßigkeit des Zusammenhangs der nun einmal seienden Welt — das Gesetz wie das Dasein dieser Welt selbst von Gottes freier Entscheidung abhängen und insofern nicht notwendig sei. Über den Zwiespalt der unentbehrlichen Voraussetzung völliger Determiniertheit und der Ablehnung ihrer unbequemen Folgerungen kommt er damit aber nicht hinaus, da wir es mit der nun einmal vorhandenen und nicht mit einer der übrigen möglichen Welten zu tun haben.

Wie streng mechanistisch diese Aufklärungsteleologie in bezug auf die organischen Funktionen denkt, tritt bei dem verdienstvollen Darsteller des Instinktproblems wie überhaupt der Fragen tierischen Seelenlebens hervor, bei H. S. Reimarus, vor allem in seinen „Allgemeinen Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über die Kunsttriebe“ (1762. 1773). Dies ist um so bedeutungsvoller, als er das Problem der Verknüpfung organischen und seelischen Lebens vorsichtiger und vorurteilsfreier als die übrigen Naturphilosophen der deutschen Aufklärung behandelt. Er spricht den Tieren eine Seele zu (sogar jedem potentiell lebens- und bewegungsfähigen Teil niederer Tiere eine be-

sondere Seele), behandelt die gegenseitige Einwirkung von Seele und Körper als Tatsache, die man hinzunehmen hat, mögen auch der Aufhellung der Art dieser Verknüpfung unergründliche Schwierigkeiten im Wege stehen. Wenn er so den Bereich der Leibnizschen Monadologie in einem wichtigen Punkt überschreitet und die Cartesische Wechselwirkungslehre auf die Tiere ausdehnt, so dürfen doch diese seelischen Fähigkeiten nur für die Erklärung der tierischen Bewegungen, der Instinkte und Willkürhandlungen, nicht etwa für den Aufbau des Körpers und für seine organischen Funktionen verantwortlich gemacht werden, die vielmehr durchaus mechanischer Gesetzmäßigkeit unterstehen. Trotzdem die wunderbare Einrichtung der Lebewesen allein nach „Endursachen“ zu verstehen ist, die göttliche Zwecke und nicht menschliche Erdichtungen sind, die den „wirkenden Ursachen“ übergeordnet sein müssen, weil sie zu ihnen als den „Mitteln“ dieser Zwecke erst den Grund in sich enthalten, ist der organische Körper als solcher ein Automat, eine in erstaunlicher Weise aus unzähligen Maschinen zusammengefügte Maschine, die nur beim beweglichen Tier im eigentlichen Sinne „lebt“, sofern sie seelisch gelenkt wird, sofern das Tier Außenweltreize wie Innenreize empfindet, Lust und Unlust fühlt, durch Affekte oder durch angeborene Handlungseinrichtungen bestimmte Triebe äußert. Die „mechanischen Triebe“ zu Lebenshandlungen können zwar ebenfalls mit Seelischem in Verbindung stehen, aber sie können auch ohne dieses rein mechanisch wirken und sind daher aus der Maschinenstruktur zu erklären, wenn Reimarus auch nicht ableugnen will, „daß man die besondere Art und Weise, wie jede Lebenshandlung zugehe, durch die uns bekannten Regeln des Mechanismi in allen Fällen nicht völlig erklären könne; und daß zwischen dem Mechanismo der menschlichen Kunstmaschinen, und eines animalischen Körpers ein unbekannter Unterschied sei“ (a. a. O., S. 8). Daher sind sie streng zu scheiden von den seelisch bedingten „Vorstellungs- und Willkührtrieben“, die erst dem Tier eigentliches „Leben“ verschaffen, das der Pflanze nicht zukommt. „Nehmen wir dem thierischen Körper, in unsern Gedanken, alle Empfindung und Sinne weg: so ist er eine wandernde Pflanze, eine cartesianische Maschine, aber kein lebendiges eigentliches Thier. Daher sind auch das Athmen, das Schlagen des Herzens, der Umlauf des

Geblüts, die Verdauung, die Absonderung der Säfte, und überhaupt alle Handlungen, welche man Lebenshandlungen (*actiones vitales*) nennet, nicht so anzusehen, als ob in ihnen an sich das Leben bestünde, sondern nur als solche, die das thierische Leben, und die *actiones animales* unterstützen. Sie dienen dem Leben so, wie die Knochen dem Leibe, ohne welche die Nerven, Muskeln, Fleisch, Adern, Gefäße und Glieder keinen Anhalt und Schutz hätten, noch ihr Amt verrichten könnten. Da geht aber erst unser Leib, da geht also auch das Leben eigentlich an, wo die Empfindung anfängt, wo wir anfangen zu fühlen, und uns wenigstens dunkel und undeutlich bewußt zu werden“ (a. a. O., S. 9f.). Die Kräfte der Natur unterscheiden sich nur durch den Grad ihrer Determiniertheit. Selbst der freie Wille und die Vernunft des Menschen sind allgemein gattungsmäßig determiniert, jener durch seinen Gegenstand, „das Gute und Böse“, und durch die „allgemeinen Regeln alles Wollens“, an die er gebunden ist, diese durch die „Regeln der Übereinstimmung und des Widerspruchs“. Stärker durch seinen Gegenstand und durch seine Wirkungsbedingungen determiniert sind sinnliches Wahrnehmen und Vorstellen. Die Handlungen der Tiere weiterhin und damit die Naturkräfte, auf denen sie beruhen, sind „specificie determiniert . . ., daß sie bloß zu einer gewissen Art der Handlung, auf diese und keine andere Weise, einen Trieb haben“ (a. a. O., S. 423). Dies gilt vor allem für die „Kunsttriebe“, die eigentlichen „Instinkte“ (die Reimarus von den auf sinnlichen Affekten beruhenden „Willkürtrieben“ in vorbildlicher Weise unterschieden hat), auf Grund deren alle Tiere einer Naturart „nach einerley bestimmten Weise, Regel und Modell, wenigstens in dem Wesentlichen“, handeln, „so daß ihnen bloß zufällige Beschaffenheiten verschiedentlich zu bestimmen übrig bleiben“ (a. a. O., S. 157), und von deren großem Teil gilt, er werde „von der Geburt an, ohne alle äußerliche Erfahrung, Unterricht, oder Beyspiele, und doch ohne Fehl ausgeübet; und ist also gewiß natürlich angeboren und erblich“ (S. 160). Nur die Kräfte der toten Natur — und der tierischen, soweit sie dem Einfluß der Seele entzogen sind — sind so vollständig determiniert, daß „alles, was zu einer einzigen Handlung erfordert wird, durch die eingepflanzten Regeln bestimmt ist“ (S. 422). Auch für Reimarus ist die Welt eine göttliche Schöpfung, und Naturerkennen ein Weg zur Er-

kenntnis Gottes, — aber nicht dies Erkanntwerden ist der Zweck der Weltveranstaltung, sondern die Glückseligkeit all der geschaffenen lebenden Wesen, die darum in viel höherem Maße als bei Wolff um ihrer selbst willen da sind. Er sieht in Gott „einen Liebhaber des Lebens, der als die erste Quelle des Lebens, alle übrige mögliche Arten der Lebendigen aus ihrem Nichts hervorzuziehen wollen, welche noch ihres Daseyns froh werden, und irgend einer Stufe der Lust und Glückseligkeit genießen konnten: einen Geist, der alle wesentlichen Bestimmungen der endlichen Dinge und ihrer Kräfte die zu dem frohen Genusse jeder Art des Lebens nöthig und dienlich waren, aufs deutlichste und auf einmal übersah: einen Werkmeister, der die leblose Natur mit der lebendigen in Übereinstimmung zu bringen wußte: einen Erfinder und Geber aller nicht nur mechanischen Gesetze, Regeln und Ordnung, sondern auch der regelmäßigen Künste und Geschicklichkeiten in den Seelen, durch welche er die Vollkommenheit des Ganzen und jeder Theile nicht allein zur Wirklichkeit bringen, sondern auch stets erhalten wollte: kurz, das weiseste und gütigste Wesen, welches seine Vorsorge und Liebe auch auf diejenigen Geschöpfe erstreckt hat, die ihren Schöpfer nicht erkennen, oder mit Danke und Hochachtung verehren können“ (S. 372/73).

Noch ist der Einfluß von Leibnizens „prästablierter Harmonie“ aufs stärkste fühlbar, aber die Anerkennung der Selbständigkeit und teilweisen Freiheit des Seelischen bei aller generellen und spezifischen Determiniertheit hat die strenge Verknüpftheit des Geschehens, das nur in seinem allgemeinsten Ziele vollkommen bestimmt ist, etwas gelockert, — gelockert freilich nur in bezug auf seelisch gelenkte Handlungen, nicht in bezug auf das, was wir heute organisches Leben nennen, gelockert nicht im Sinne einer Wirkung besonderer Lebenskräfte: die Stahlische „Seele“ als Lebenskraft wird ebenso entschieden abgelehnt, wie der „Archäus“ des Paracelsus. Bei aller Anerkennung der hohen Zweckmäßigkeit der Lebensmaschine und ihrer Funktionen bleibt es hier bei der vorherbestimmten göttlichen Einrichtung, bei der determinierten Struktur, beim Mechanismus.

Von dieser Gedankenwelt der Aufklärung her wird die Stellungnahme des großen Vollenders und Überwinders der Aufklärung, Immanuel Kants, verständlich, der in zwei wesent-

lichen Punkten über diesen Standpunkt hinaus kam, durch zwei Einsichten, deren Formulierung die Auffassung des Lebensproblems bis in unsere Tage bestimmt hat.

## 2. Die Teleologie Kants.

In der Entwicklung des jungen Kant läßt sich deutlich die allmähliche innere Befreiung von den Anschauungen Christian Wolffs, in der erkenntnistheoretischen Grundeinstellung zur Metaphysik ebenso wie in der Nützlichkeitsauffassung des Weltgeschehens feststellen. Schon in der frühen „Naturgeschichte und Theorie des Himmels“ (1755), die noch ganz von Leibnizschem Geiste gesättigt ist, mit dem Kant außer durch unmittelbare Kenntnis einzelner Schriften auf dem Umwege über den vielgelesenen und die Universitätswissenschaft stark beeinflussenden Wolff bekannt geworden war, läßt sich dies feststellen. Auch für den jungen Kant ist die Welt die schönste Offenbarung Gottes durch die vollkommene Harmonie und innere Verknüpfung aller Erscheinungen, auch ihm scheint alles „wohlanständig“ und höchst zweckmäßig zusammengeordnet, aber wichtiger dünkt es ihn, den Spuren göttlichen Geistes in den allgemeinen Gesetzen der Natur nachzugehen als in der Zufälligkeit zweckmäßiger Einzeleinrichtungen, die wunderbar und unerklärbar erscheinen müssen. Auf diesen Grundgedanken ist ja das ganze kühne Unternehmen aufgebaut, die Beschaffenheit der Welt, die astronomische Ordnung, nach mechanischen Ursachen zu erklären, eine „Naturgeschichte und Theorie“ der Himmelserscheinungen zu geben. Und etwa gleichzeitig mit Reimarus' „Abhandlungen von den vornehmsten Wahrheiten der natürlichen Religion“ (1754), sieben Jahre vor der Erstauflage der oben verwerteten „Abhandlungen über die Kunsttriebe der Thiere“ (1762) sieht Kant den Zweck der Welt und der Mannigfaltigkeit ihrer toten und lebenden Geschöpfe ebenso wie jener Denker nicht im Menschen als der Krone der Schöpfung und dem Bewunderer göttlicher Vollkommenheit, sondern sie sind ihm alle um ihrer selbst willen da; und zwar nicht nur, um glücklich zu sein, wie bei Reimarus, sondern um zusammen die große Harmonie alles Seienden hervorzubringen. „Die Unendlichkeit der Schöpfung fasset alle Naturen, die ihr überschwinglicher



Reichthum hervorbringt, mit gleicher Nothwendigkeit in sich. Von der erhabensten Klasse, unter den denkenden Wesen, bis zu dem verachtetsten Insekt, ist ihr kein Glied gleichgültig; und es kann keins fehlen, ohne daß die Schönheit des Ganzen, welche in dem Zusammenhange besteht, dadurch unterbrochen würde. Indessen wird alles, durch allgemeine Gesetze, bestimmt, welche die Natur, durch die Verbindung ihrer ursprünglich eingepflanzten Kräfte, bewirkt. Weil sie in ihrem Verfahren lauter Wohlanständigkeit und Ordnung hervorbringt; so darf keine einzelne Absicht ihre Folgen stören und unterbrechen“ (1755, S. 152). Ja er ist sogar überzeugt, daß die von der Sonne weiter abstehenden Planeten, etwa der Jupiter, außerordentlich viel vollkommeneren Wesen als den Menschen beherbergen mögen. An der einzigen Stelle, an der er die Erklärung der Organisation lebender Wesen in dieser Schrift streift, begnügt er sich mit der Feststellung der unendlichen Verwickeltheit ihres Aufbaus gegenüber der verhältnismäßigen Einfachheit des Weltaufbaus im ganzen. Die Erörterung gipfelt in dem oftgenannten Satz: „Man darf es sich also nicht befremden lassen, wenn ich mich unterstehe zu sagen: daß eher die Bildung aller Himmelskörper, die Ursache ihrer Bewegungen, kurz, der Ursprung der ganzen gegenwärtigen Verfassung des Weltbaues, werde können eingesehen werden, ehe die Erzeugung eines einzigen Krauts oder einer Raupe, aus mechanischen Gründen, deutlich und vollständig kund werden wird“ (a. a. O., S. 15).

Im Rahmen einer Erörterung über die Möglichkeit eines Gottesbeweises nimmt er den Lieblingsgegenstand der Aufklärung, die Physikotheologie wieder auf, um nun auch ausführlicher über die Zweckmäßigkeit der Lebewesen und über damit zusammenhängende Einzelfragen, wie die nach Epigenesis oder Präformation, sich auszusprechen im „Einzig möglichen Beweisgrund zu einer Demonstration des Daseins Gottes“ (1763). Die schon in der Naturgeschichte des Himmels angedeutete Ablehnung eines auf der Zufälligkeit und Unerklärbarkeit zweckmäßiger Naturerscheinungen, auf das Wunder, gegründeten Gottesbeweises als unphilosophisch, und der Hinweis, daß die Einordnung aller Erscheinungen in die Einheit einer allesumfassenden allgemeinen Gesetzlichkeit zu einer viel würdigeren Gottesvorstellung führe, ist der eine der beiden Leit-

gedanken dieser Schrift. Ausdrücklich wird die Hoffnung, durch Forschung nach solcher allgemeiner Gesetzlichkeit eine befriedigende Erklärung der Naturerscheinungen zu erreichen, auch auf die Organismen ausgedehnt, allerdings nicht in der Form, als ob damit die Lebenserscheinungen als solche und die Organisation der Lebewesen erklärt werden könnten, bezüglich derer der Standpunkt der „Naturgeschichte des Himmels“ festgehalten wird. Freilich führt der Gedanke einer unendlichen Welt ununterbrochener göttlicher Schöpfung, den jenes Werk ausgesprochen hatte, vereint mit demjenigen der Erzeugung der Gesamtharmonie auf Grund einer allgemeinen Naturgesetzlichkeit hier ausdrücklich zur Ablehnung einer das Einzelne des Geschehens vorbildenden automatischen Bestimmung alles Werdens, einer Präformation des Gesamtgeschehens oder auch des Einzelgeschehens, wie sie die „Auswicklungslehre“ bezüglich der Lebewesen und ihrer Keime behauptet hatte, und daher zu einer „Neubildungslehre“, zur „Epigenesis“ im embryologischen Schul-sinn. „Was aber jene natürliche Ordnung der Auswicklung anlangt, so ist sie nicht eine Regel der Fruchtbarkeit der Natur, sondern eine Methode eines unnützen Umschweifs. Denn es wird dadurch nicht der mindeste Grad einer unmittelbaren göttlichen Handlung bespart. Demnach scheint es unvermeidlich: entweder bei jeder Begattung die Bildung der Frucht unmittelbar einer göttlichen Handlung beizumessen oder der ersten göttlichen Anordnung der Pflanzen und Thiere eine Tauglichkeit zuzulassen, ihres Gleichen in der Folge nach einem natürlichen Gesetz nicht bloß zu entwickeln, sondern wahrhaftig zu erzeugen“ (1763 [1911], S. 71).

Schon in den „Träumen eines Geistersehers“ (1766) tritt an zwei Stellen zutage, weshalb Kant auf der einen Seite die mechanistische Erklärung methodisch so weit als möglich treiben will, andererseits aber von ihr eine grundsätzliche Lösung des Lebensproblems nicht erwartet. „Was in der Welt ein Prinzipium des Lebens enthält, scheint immaterieller Natur zu sein. Denn alles Leben beruht auf dem inneren Vermögen, sich selbst nach Willkür zu bestimmen. Da hingegen das wesentliche Merkmal der Materie in der Erfüllung des Raumes durch eine notwendige Kraft besteht, die durch äußere Gegenwirkung beschränkt ist. Daher der Zustand alles dessen, was materiell ist, äußerlich

abhängend und gezwungen ist, diejenigen Naturen aber, die selbsttätig und aus ihrer inneren Kraft wirksam den Grund des Lebens enthalten sollen, kurz diejenigen, deren eigene Willkür sich von selber zu bestimmen und zu verändern vermögend ist, schwerlich materieller Natur sein können. Man kann vernünftigerweise nicht verlangen, daß eine so unbekannte Art Wesen, die man mehrenteils nur hypothetisch erkennt, in den Abteilungen ihrer verschiedenen Gattungen sollte begriffen werden; zum wenigsten sind diejenigen immateriellen Wesen, die den Grund des tierischen Lebens enthalten, von denjenigen unterschieden, die in ihrer Selbsttätigkeit Vernunft begreifen und Geister genannt werden“ (1766 [1921], S. 15 Anm.). „Übrigens ist die Berufung auf immaterielle Prinzipien eine Zuflucht der faulen Philosophie und darum auch die Erklärungsart in diesem Geschmacke nach aller Möglichkeit zu vermeiden, damit diejenigen Gründe der Welterscheinungen, welche auf den Bewegungsgesetzen der bloßen Materie beruhen, und welche auch einzig und allein der Begreiflichkeit fähig sind, in ihrem ganzen Umfange erkannt werden. Gleichwohl bin ich überzeugt, daß Stahl, welcher die tierischen Änderungen gerne organisch erklärt, oftmals der Wahrheit näher sei als Hofmann, Boerhave u. a. m., welche die immateriellen Kräfte aus dem Zusammenhange lassen, sich an die mechanischen Gründe halten und hierin einer mehr philosophischen Methode folgen, die wohl bisweilen fehlt, aber mehrmals zutrifft, und die auch allein in der Wissenschaft von nützlicher Anwendung ist, wenn andererseits von dem Einflusse der Wesen von unkörperlicher Art höchstens nur erkannt werden kann, daß er da sei, niemals aber, wie er zugehe, und wie weit sich seine Wirksamkeit erstrecke“ (1766 [1921], S. 20). Der Vitalist ist „oftmals der Wahrheit näher“, aber der Mechanist folgt „einer mehr philosophischen Methode“. Inhaltlich neigt Kant zum Vitalismus, aber methodisch zum Mechanismus. Wie Reimarus, so hält auch er das „eigentliche“ Leben der Tiere, die Selbsttätigkeit, die willkürbestimmte Bewegung für seelisch bedingt: alles Seelische aber erscheint ihm als nicht gedanklich — und das heißt erfahrungsgesetzlich — faßbar, ein „immaterielles Prinzip“, ein „Wesen von unkörperlicher Natur“, ungeeignet zur Bestimmung als Naturursache und damit für den Naturforscher transzendent und unverwertbar. Diese Auffassung

bleibt auch noch bestimmend für die erneute Darstellung dieses Problems in dem krönenden Alterswerk seiner kritischen Epoche, in der „Kritik der Urteilskraft“ (1790), in der sie nur in reiferer und abgeklärterer Form, in erkenntnistheoretisch geläutertem Gedankengang, in tiefer dringender Zergliederung der Probleme behandelt wird.

Nicht als eine Untersuchung zur Theorie des Lebens schrieb Kant seine Kritik der Urteilskraft. Ihr ursprünglicher Zweck war der einer „Kritik des Geschmackes“, einer Grundlegung zur Ästhetik im heutigen Wortsinne. Kant hatte im Gegensatz zu seiner ursprünglichen Meinung in der „Kritik der reinen Vernunft“ (1781) später Prinzipien a priori für die Möglichkeit allgemeingültiger Geschmacksurteile entdeckt. Der Gegenstand des ästhetischen Wohlgefallens hat die Form der Zweckmäßigkeit, ohne doch Zweck zu sein: es ist, als ob die als schön beurteilte Form so gewollt wäre, daß dadurch eine Übereinstimmung im Spiel der Erkenntnisvermögen des Urteilenden zustande kommt. Da die „ästhetische Zweckmäßigkeit“ ihm als eine besondere Anwendungsform des viel weiter reichenden „Prinzips der formalen Zweckmäßigkeit“ erscheint, der leitenden Idee der reinen theoretischen Vernunft (oder der „reflektierenden Urteilskraft“, wie Kant jetzt sagt), so faßt er nun in einer besonderen Untersuchung, eben der „Kritik der Urteilskraft“ alle Erscheinungen zusammen, die diesem allgemeinsten Zweckmäßigkeitsprinzip und den aus ihm hervorgegangenen Einzelprinzipien unterstehen. So begründet die Urteilskraft einerseits durch ihr allgemeines formales und subjektives Prinzip der Zweckmäßigkeit, nach dem alle Gesetze der Natur — der Dinge, Vorgänge, Kräfte — als Ausdruck eines einzigen Ordnungsganzen gedacht werden sollen, als Einzelheiten, die einem „höheren Verstande“ als ein einziger Zusammenhang erscheinen, den Gedanken der einen, vorauszusetzenden Wirklichkeitsordnung, weiterhin aber durch die Anwendung dieses Prinzips auf Sondergebieten eine Ordnung der hier „zufällig“ erscheinenden Gebilde, nämlich der Geschmacksurteile, die durch ein apriorisches Prinzip der ästhetischen Urteilskraft ermöglicht werden, nach welchem die Lust bei der Auffassung der Form eines schönen Gegenstandes aus der Übereinstimmung der hierbei in Tätigkeit tretenden Erkenntnisvermögen entspringt, ferner der Besonder-

heit der Lebewesen, die durch hypothetische Anwendung jenes Prinzips der reflektierenden Urteilkraft auf die „Zufälligkeit“ der organischen Form verstanden wird als objektive „innere Zweckmäßigkeit“ der Organisation, und schließlich des Systems relativer (oder äußerer) Zwecke der Natur, die in einem absoluten, die Naturschranken überschreitenden Zweck ihre Rechtfertigung finden muß. Das zuletzt genannte Bereich relativer Zweckmäßigkeit umfaßt die Zweckbetrachtung der Aufklärungszeit, die bei Kant von der andersartigen „inneren Zweckmäßigkeit“ des Organismus scharf getrennt wird, und durch die Verknüpfung mit seiner Ethik, mit dem Bereich der praktischen Vernunft, eine ganz neue Sinndeutung erfährt. Denn die Urteilkraft soll eine Brücke bauen von den in der theoretischen Vernunft gegründeten Naturbegriffen zu dem in der praktischen Vernunft wurzelnden Freiheitsbegriff. Diese Vermittlerrolle kommt ihr zu kraft ihres Prinzips der Zweckmäßigkeit. Dieses Prinzip führt im Bereiche der Natur zur Setzung eines „letzten Zweckes“, den Kant in der Kultur sieht, welche den Menschen in die bürgerliche Gesellschaft eingliedern, diese einem weltbürgerlichen Ganzen unterordnen soll. Der so bestimmte letzte Zweck der Natur erhält seinen Sinn aber erst durch einen Zweck, „der keines andern als Bedingung seiner Möglichkeit bedarf“, der dem menschlichen Dasein absoluten Wert verleiht und damit „Endzweck“ des Daseins der Welt ist: die Freiheit des menschlichen Handelns, ein „guter Wille“. Hier wurzelt ferner der von Kant so hoch geschätzte, wenngleich nur auf den „praktischen Gebrauch unserer Vernunft“ beschränkte moralische Gottesbeweis, der eine „mit der Befolgung moralischer Gesetze harmonisch zusammentreffende Glückseligkeit vernünftiger Wesen, als das höchste Weltbeste“ nur durch die Annahme eines vernünftigen Welturhebers für möglich erklärt. So verschafft die Urteilkraft dem vom Verstande notwendigerweise unbestimmt gelassenen Naturgeschehen, dem nur das praktische Gesetz der Vernunft Bestimmung, „Sinn“ geben kann, „Bestimmbarkeit durch das intellektuelle Vermögen“ mittels des Prinzips der Zweckmäßigkeit.

Zweckmäßigkeit ist das Prinzip der Urteilkraft, insofern die Natur unter diesem Begriff so vorgestellt wird, „als ob ein Verstand den Grund der Einheit des Mannigfaltigen ihrer

empirischen Gesetze enthalte“. A priori ist dieses Prinzip, weil es in keiner Weise der Erfahrung entnommen sein kann, sondern an die Natur Geltung fordernd herangebracht wird. Dies ist besonders gegen Reinke (1901, S. 81) festzustellen, der hier Schopenhauers Kantinterpretation sehr zu Unrecht angreift, sowie gegen Rádl (1905, Bd. I, S. 281), der die Kausalität bei Kant für transzendent, die Teleologie für empirisch erklärt. Dieses letzte Mißverständnis dürfte zum Teil wohl darauf beruhen, daß das Prinzip der Zweckmäßigkeit nach Kant zwar ein transzendentales sein soll, aber nicht konstitutiv, sondern nur regulativ. Zweckmäßigkeit macht also nicht erst Erfahrung überhaupt möglich, wie die Kategorien, sondern dient nur der Beurteilung der Erscheinungen, die unter den besonderen — kausal nicht weiter verständlichen — Gesetzen der Natur stehen. Wenn E. v. Hartmann (1896, S. 437f.) die „Finalität“ Kants höchste Kategorie nennt, so ist dies nicht in dem transzendentalen Sinn des Wortes Kategorie, sondern bezüglich der Rolle des Zweckbegriffs in seiner Metaphysik gemeint. —

In seinem allgemeinsten Sinne bedeutet das Prinzip der Zweckmäßigkeit nichts anderes als die „Faßlichkeit der Natur“ für unseren Verstand, die Tatsache des Zusammenstimmens der Gegebenheit mit dem Ordnung-fordernden Denken, die Voraussetzung der Vernunftmäßigkeit des Wirklichen. Als „systematische Zweckmäßigkeit“ habe ich (1921) diese grundlegende Form der Zweckmäßigkeit bezeichnet, weil sie ausdrückt, daß alle Sondergesetzlichkeit der Natur als Teil des Systems, eines Ordnungs-Ganzen aufgefaßt werden soll.

Bei ihrer Anwendung im Bereiche der Natur wird nun die Zweckmäßigkeit — im Gegensatz zu der subjektiven, ästhetischen — den Dingen selbst beigelegt (wiewohl nicht in dogmatischer Weise); sie ist also objektiv.

Scheidet man die nur formale objektive Zweckmäßigkeit, wie sie sich in der Tauglichkeit geometrischer Gebilde zur Auflösung vieler Probleme aus einem Prinzip ausspricht, sowie im Gebiete der materialen Zweckmäßigkeit die bloß relative — die „Nutzbarkeit (für den Menschen)“ und die „Zuträglichkeit (für jedes andere Geschöpf)“ — aus, so bleibt die für die Theorie des Organischen wichtigste objektive, materiale, innere Zweckmäßigkeit übrig.

Im Falle der formalen und der relativen (äußeren) materialen Zweckmäßigkeit konnte das Wesen eines Dinges vollkommen angegeben, begriffen werden, ohne die nachträglich hinzugenommene (gewissermaßen konstruierte) Zweckbestimmung.

Der Fall der inneren materialen Zweckmäßigkeit liegt vor, wenn die an die Dinge herangebrachte Zweckmäßigkeit von diesen selbst als ergänzendes Prinzip der Beurteilung gefordert wird, weil der „Mechanismus der Natur“ zu ihrer Erklärung nicht ausreicht. In der Erfahrung also steckt hier etwas, demgegenüber mechanische „Kausalität“ versagt; darum aber ist das Prinzip der Zweckmäßigkeit, das zur Beurteilung dieses nichterklärbaren Erfahrungsrestes tauglich ist, nicht etwa „empirisch“.

Als Bedingung für dieses Nichtausreichen des Mechanismus der Natur zur Erklärung eines Naturproduktes wird verlangt, daß seine Form nicht nach bloßen Naturgesetzen möglich sei, sondern erst einen Sinn erhalte durch eine Ursache, deren Vermögen zu wirken durch Begriffe bestimmt wird.

Das vorläufige Kriterium hierfür: „Ein Ding existiert als Naturzweck, wenn es von sich selbst (obgleich in zwiefachem Sinne) Ursache und Wirkung ist“, — durch die Tatsachen der Vererbung, des Wachstums und der „Selbstregulation“ (einschließlich der „Korrelationen“) des näheren erläutert — wird nach Auseinanderhaltung der „wirkenden Ursachen“ und der „Endursachen“ in zwei Forderungen aufgelöst: „Zu einem Dinge als Naturzweck wird erstlich erfordert, daß die Teile (ihrem Dasein und der Form nach) nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich sind“; zweitens, „daß die Teile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie voneinander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind“.

Als „organisiertes und sich selbst organisierendes Wesen“ also wird der „Naturzweck“ bestimmt.

Obleich nirgends ein zureichender Grund besteht, mit der Forschung im Rahmen des Naturmechanismus aufzuhören, so ist doch „respektiv auf unser Erkenntnisvermögen“ die Organisation, die „Form“ eines organisierten Wesens der Erklärung durch den Naturmechanismus grundsätzlich entzogen; sie erfordert eine besondere „Maxime der Beurteilung der inneren Zweckmäßigkeit organisierter Wesen“: „Ein organisiertes Produkt der Natur ist das, in welchem alles Zweck und wechselseitig auch Mittel ist.“

Nur der Beurteilung dient diese Maxime, nicht der Erklärung, da wir die abwärts und aufwärts Abhängigkeit mit sich führende Reihe der Endursachen nicht ebenso zu überschauen vermögen, wie die immer abwärts gehende Reihe der wirkenden Ursachen; weil wir nicht im einzelnen zu begreifen vermögen, wie die Idee des Ganzen die Teile zu bestimmen imstande ist.

Eine Vereinigung beider Betrachtungsweisen ist unserem diskursiven, „der Bilder bedürftigen“ Verstande (einem „intellectus ectypus“) versagt, weil er das Besondere durch das Allgemeine zu bestimmen nicht fähig ist; wir können sie uns aber in einem intuitiven, synthetischen, gewissermaßen architektonischen Verstande, einem „intellectus archetypus“ vollzogen denken. Hierbei bleibt Kant streng auf kritischem Boden und lehnt jede Verwendung des Gottesbegriffs im Bereiche der Naturwissenschaft, zu der eine Umdeutung der Idee des intellectus archetypus führen könnte, auf das entschiedenste ab. Die Widerspruchlosigkeit der Idee eines intellectus archetypus gibt der teleologischen Betrachtungsweise die innere Berechtigung.

Die eigenartige Stellung Kants zum Problem des Organismus, die durch den gezwungenen Schematismus in der Anordnung seines Werkes, die vielen Wiederholungen und mehrere recht dunkle Sätze (z. B. im § 65) durchaus nicht an Klarheit gewinnt, gab Veranlassung, daß er sowohl von den Vertretern eines Mechanismus des Lebens wie von Vitalisten (mit besonders eingehender Begründung von Driesch 1905. 1922) für ihre Auffassung in Anspruch genommen wurde. Daß Kants Teleologie einem sogenannten strengen Mechanismus, der die Zweckmäßigkeit in der Organisation etwa im Sinne der Darwinschen Selektionstheorie mechanistisch „erklären“ will, grundsätzlich ablehnend gegenübersteht, kann wohl kaum bestritten werden; aber ebensowenig läßt sie sich im Sinne etwa aristotelischer oder auch moderner vitalistischer Anschauungen, im Sinne der Annahme nichträumlicher Ordnung schaffender Naturfaktoren verwerten. An der einzigen Stelle, wo Kant sich mit dieser Problemstellung berührt (die „Seele“ als „Künstlerin“, § 65), scheint sie ihm so fremdartig zu sein, daß er auf ihre eingehende Diskussion verzichtet.

Da Kant aber für den „übersinnlichen Realgrund“ der Natur, in dem mechanische und vitale Gesetzlichkeit zusammenhängen müssen, alle raumhaft-materielle Ordnung auf Grund seiner



erkenntnistheoretischen Einstellung grundsätzlich ablehnt, so kann seine Lehre, welche die mechanistische Kausalerklärung als unzureichend ablehnt und die Quelle der Lebensgesetzlichkeit im unerkennbar Übersinnlichen sieht, als eine Art „metaphysischer Vitalismus“ bezeichnet werden. Der Anerkennung eines „empirischen“ Vitalismus steht der Naturbegriff Kants im Wege, der andere als materielle Ursachen nicht zuläßt, weil er außer ihnen nur den Willen, also „absichtliches“ Geschehen als Ursache gelten läßt. Darum kann er von seinem „Vitalismus“ im Bereich der Naturerfahrung keinen Gebrauch machen. In die Lücke in der Erkenntnis — noch genauer: in der Erkenntnismöglichkeit — tritt die „teleologische Beurteilung“, das „Als ob“. Der Organismus muß so beurteilt werden, als ob das Geschehen an seinen Teilen vom Ganzen her bestimmt wird. Unbedingt aber muß diese „innere Zweckmäßigkeit“, die Ganzheitsbeurteilung des Organismus nach Form und Vorgängen, durch die Kant Lebensgestalt und Lebensgeschehen kennzeichnet, unterschieden werden von der „relativen, äußeren Zweckmäßigkeit“, die überall ihr „Wozu“ fragt, die nur auf Einrichtungen der Lebewesen sich bezieht und nach dem Zweck eines Wesens in bezug auf ein anderes fragt, trotzdem Kant die letztere mittels der Formel, daß in dem als Naturzweck beurteilten Dinge alles als Zweck und zugleich als Mittel anzusehen sei, abgeleitet hat. Die scharfe Trennung der Ganzheitsbeurteilung der Lebewesen von der Nützlichkeitsteleologie trennt Kant ebenso von der gekennzeichneten Zweckbetrachtung der Aufklärungszeit wie die Unterordnung der Zweckbetrachtung unter eine ethisch bestimmte Geschichts- und Kulturphilosophie.

Eine ausführliche Darstellung der Teleologie Kants erschien darum als geboten, weil alle Versuche des 19. Jahrhunderts, dem Lebensproblem begrifflich beizukommen, bei Kant angelegt sind und von hier aus erst ihre volle Erklärung finden. Eine Geschichte dieser Versuche kann hier nicht gegeben werden; soweit sie die Frage nach Mechanismus und Vitalismus betreffen, wird an anderer Stelle eine gedrängte Darstellung ihrer Entwicklung in größerem Zusammenhang erfolgen. Hier sollen nur einige Hauptgedanken der geschichtlichen Auseinandersetzung zwischen Teleologie und Kausalität, Teleologie und Vitalismus herausgehoben werden.

### 3. Teleologie und Kausalität.

Die scharfe Trennung der mechanistisch kausalen und der teleologischen Methode, die Hervorhebung der Unerläßlichkeit der zweiten bei der Erforschung der Lebewesen und die teleologische Kennzeichnung des Organismus — das sind die wesentlichsten Verdienste der Kritik der Urteilskraft im Bereiche theoretischer Biologie. Sie hat der weiteren Forschung das Problem der Zweckmäßigkeit erst klar gestellt: Welches ist der logische Wert der Teleologie und welches ihre praktische Bedeutung für die Naturwissenschaft?

Die späteren Untersuchungen zu diesem Problem, die alle unmittelbar oder mittelbar an Kant anknüpfen, glauben eine logische Wertung des Zweckbegriffs meist aus seiner Gegenüberstellung mit dem der Kausalität gewinnen zu können.

Nach Kant bestand ein wichtiger Unterschied dieser zwei allein möglichen „Arten der Kausalität“ darin, daß die Reihe der „wirkenden“ oder „realen“ Ursachen „immer abwärts geht“, von der Ursache zur Wirkung, während die Reihe der „Endursachen“ oder „idealen“ Ursachen „sowohl abwärts als aufwärts Abhängigkeit bei sich führen würde“, indem „das Ding, welches einmal als Wirkung bezeichnet ist, dennoch aufwärts den Namen einer Ursache desjenigen Dinges verdient, wovon es die Wirkung ist“. Da das Prinzip der Endursachen nach der Beschaffenheit unseres Verstandes nur ein solches der reflektierenden Urteilskraft sein kann, so ergibt sich die verschiedene Wertigkeit der beiden Ursachenarten: Nur die „kausale“ ist Erfahrung-begründend, konstitutiv, die teleologische bloß beurteilend, regulativ.

Diese Ungleichwertigkeit der beiden Betrachtungsweisen in Kants Entscheidung gab den Anlaß zur weiteren Entwicklung der Frage, die hauptsächlich nach zwei Seiten hin erfolgte.

Sigwarts Untersuchung (1881), in deutlichster Weise von Kant beeinflußt, stellt den Gedanken in den Mittelpunkt, daß es doch derselbe Vorgang sei, der einmal synthetisch betrachtet werde — wenn nämlich die einzelnen wirksamen Elemente den Ausgangspunkt bilden —, das andere Mal analytisch — wenn vom einheitlichen Resultat auf die Bedingungen zurückgegangen wird —: „Kausale Betrachtung und Zweckbetrachtung so einander entgegengesetzt, verhalten sich wie zwei entgegengesetzte

Rechnungsarten, etwa wie Multiplikation und Division“. Bei vollkommener Einsicht in den Kausalzusammenhang der Welt würden sich beide Betrachtungsweisen vollkommen decken. In zwei Punkten führe die mechanische Auffassung der Vorgänge über sich selbst hinaus und schlage in die teleologische um: Die Vielheit der einzelnen Ursachen erfordere ein einheitliches Prinzip, das als Ganzes jene als seine Teile bestimme; und die Erkennbarkeit der Natur, die Übereinstimmung der Forderungen der Vernunft mit dem gesetzmäßigen Ablauf der Wirklichkeit (das also, was O. Liebmann [1911, 4. Aufl.] die „Logik der Tatsachen“ nennt), verlange, daß die Welt selbst durch Gedanken bestimmt sei.

Dieselbe Ansicht, welche in der Zweckbetrachtung eine einfache Umkehrung der kausalen sieht, findet sich bei Wundt (z. B. 1903; 1907, 3. Aufl.) und erhält hier ihre besondere Färbung im einzelnen nur dadurch, daß Sigwart eine psycho-physische Wechselwirkung annimmt, während Wundt dem psycho-physischen Parallelismus huldigt. Reale Bedeutung hat nach ihm der Zweckbegriff darum nur für die psychische Seite des Lebens; für die Beurteilung der organischen Entwicklungsvorgänge wird eigentlich nur die dadurch bedingte Einschränkung wichtig, „daß die kausale Verkettung dieser Vorgänge eine Beschaffenheit habe, durch welche für diejenigen ihrer Bestandteile, die der Beobachtung zugleich eine geistige Seite bieten, das Prinzip der objektiven Zweckbestimmung möglich werde“. Als wichtiger Vorzug der kausalen Betrachtungsweise gilt ihm die Eindeutigkeit des Verhältnisses der Ursache zur Wirkung gegenüber der Mehrdeutigkeit der Rückbeziehung vom Zweck zum Mittel.

Von beiden Philosophen wird innerhalb der Naturforschung dem Zweckbegriff praktisch nur eine heuristische Rolle zugewiesen: Er ist Ausdruck eines kausalen Nochnichtwissens und soll einen Leitfaden zur Abstellung dieses Mißstandes an die Hand geben. Metaphysisch freilich ist er dem Kausalbegriff durchaus gleichwertig, wenn nicht übergeordnet. Ein Vitalismus ist auf dieser Grundlage undenkbar<sup>1)</sup>.

Während so die eine Richtung der Weiterentwicklung des Problems in die Feststellung der Wechselseitigkeit beider

<sup>1)</sup> Eislers Buch „Der Zweck“ (1914) vertritt einen ähnlichen Standpunkt; die „Zielstrebigkeiten“ sind ihm ganz im Sinne Wundts das „Innen- und Fürsichsein physischer Ursachen“.

Betrachtungsweisen ausmündet, führt eine andere zur logischen Verselbständigung des Zweckbegriffs.

Schon bei Lotze (1842) ist dies angebahnt. Auch ihm hat Teleologie als Methode der Biologie nur den Wert einer Arbeitshypothese, die dem Aufsuchen kausaler Beziehungen dienen soll, und auf das entschiedenste betont er die Wichtigkeit strengster Trennung der kausalen und der teleologischen Betrachtung; aber dazu tritt noch ein anderer — wiederum kantischer — Gedanke: Es ist eine bestimmte Seite am Organischen, welche die teleologische Auffassung (und nur diese) zuläßt, die Organisation, die „Idee der Gattung“, welche die Vorgänge am Organismus nur bestimmt, aber nicht in sie eingreift, so wie eine Kurve durch ihre Gleichung nur bestimmt, nicht aber wirklich beschrieben wird. Auf Grund dieser Anschauung nimmt Lotze, der — so lange er, besonders als Mediziner, Biologie als Naturwissenschaft treibt — auf streng mechanistischem Boden steht, an, daß in den besonderen Mechanismus des lebenden Körpers ein „Prinzip immanenter Störungen“ aufgenommen sei, das seine Selbsterhaltung bedinge; der einzelne Regulationsvorgang — im Stoffwechsel schon während des normalen Lebens präformiert — ist hierbei durchaus mechanistisch gedacht<sup>1)</sup>.

Als eine der Kausalität völlig gleichartige, grundlegende Betrachtungsweise, als selbständige Kategorie erscheint Teleologie oder „Finalität“ bei E. v. Hartmann (1896, 1906); ihm ist Zweckbetrachtung eine ebensolche unbewußte Kategorialfunktion wie die ursächliche Verknüpfung. Er sucht auch nachzuweisen, daß schon bei Kant die Finalität alle Bedingungen einer Kategorie erfüllt, daß Kant selbst sie unbewußt in diesem Sinne verwende, daß sie ihm in der Kritik der Urteilskraft sogar Urkategorie sei. Die logischen Erörterungen sind bei E. v. Hartmann völlig in das System seiner Metaphysik eingeschmolzen. Darnach erscheint der Weltprozeß als ein durchweg final-kausaler; der Weltinhalt jedes Augenblicks enthält implizite die Vergangenheit wie die Zukunft des Weltprozesses, er ist Kausalergebnis, vorläufiger Zweck und Mittel zum Endzweck zugleich. Kausalität und Finalität erscheinen hier als zwei völlig gleichberechtigte

---

<sup>1)</sup> Auf das Ganze von Lotzes biologischen Anschauungen, das mit diesen Andeutungen nur sehr unvollständig bezeichnet ist, beabsichtige ich in anderem Zusammenhang einzugehen.

„verschiedene Aspekte ein und derselben Sache“, wobei der Finalität die ideelle Priorität zugestanden wird. Bezüglich der Erforschung des Organischen erklärt Hartmann es für grundsätzlich unmöglich, mit dem Kausalbegriff allein, ohne den der Finalität, auszukommen.

Als ein Beitrag zu der Lehre von der selbständigen Bedeutung der Teleologie muß auch P. N. Coßmanns Untersuchung (1899) angesehen werden. Kausalität und Teleologie sind ihm zwei verschiedene Arten notwendiger Verknüpfung, in ihrer Gesetzmäßigkeit nicht aufeinander zurückführbar. Der zweigliedrigen Kausalverknüpfung (Die Wirkung ist eine Funktion der Ursache:  $W = f[U]$ ) steht die dreigliedrige teleologische gegenüber (Auf  $c$  folgt  $d$  so, daß  $e$  eintritt; das teleologische Medium ist eine Funktion des Antezedens und des Sukzedens:  $M = f[A, S]$ ); beide sind gleich notwendig und erlauben prinzipiell in gleicher Weise mathematische Berechnung. Aus der Analyse von Grundbegriffen und typischen Tatsachen aus dem Bereiche der Biologie sucht Coßmann die Gültigkeit und Wichtigkeit seiner teleologischen Formel für die Lehre vom Organischen darzutun; er entwirft auch bereits eine Methodenlehre „zur Erforschung der teleologischen Naturgesetze“.

Wenn man die bisher dargestellten Auffassungen alles Beiwerks entkleidet, so ergeben sich zwei verschiedene Arten der Verhältnisbestimmung von Kausalität (Ätiologie) und Finalität (Teleologie):

1. Teleologie ist einfache Umkehrung der Ätiologie; die Ursachen entsprechen den Mitteln, die Wirkung dem Zweck (Zuweilen mit dem Zusatz: Nur im Gebiet des Geistigen findet Teleologie ihre wahre Bedeutung).

2. Teleologie und Ätiologie sind durchaus selbständige Betrachtungsweisen desselben Vorgangs. (Zuweilen mit dem Zusatz: Eine besondere Seite am Organischen ist nur teleologisch verständlich, obwohl alle Vorgänge kausal zu erklären sind.)

Beide Auffassungen von der logischen Bedeutung der Teleologie, besonders sofern diese die Eigenbedeutung des Organischen treffen soll, bleiben etwas durchaus Vorläufiges. Die erste reicht bei weitem nicht aus, etwa die Rolle des Zweckbegriffs bei Kants Definition des Organismus zu erfassen. Es steckt eben offenbar

viel mehr im Organischen, als sich durch die Analogie mit einem beliebigen menschlichen Zweckvorgang ausdrücken läßt. Aber auch die Erhebung des Zweckbegriffs zur Kategorie genügt nicht. J. Schultz (1909) macht gegen sie geltend, daß das Vorbild des Kausalbegriffs ein allsekundliches Erlebnis, das des Zweckbegriffs ein gelegentliches Vorkommnis unserer bewußtesten Stunden sei, weiter aber insbesondere, daß der Finalität nicht, wie dies jeder echten Kategorie Erfordernis sei, ein die ganze Welt durchherrschendes Postulat entspreche. In Schultz' Einwänden mischt sich wohl Berechtigtes mit Unberechtigtem; für jede Kategorie ist die Frage aufzuwerfen, an welcher Stelle, für welche Seite der Erfahrung sie in Anwendung komme; richtig ist aber zweifellos, daß zahlreiche Naturvorgänge durchaus keine teleologische „Erklärung“ fordern, eine solche sogar höchstens in Form gekünstelter Konstruktionen zulassen.

Wichtiger noch erscheint das Zurückgehen auf die eigentliche Bedeutung des „Kategorialen“ selbst. Kategorie, Stammbegriff unseres Verstandes heißt ein einheitlicher Begriff, sofern er Erfahrung überhaupt ermöglicht. Wenn nun eine der Kategorien im Gebiete des Organischen von besonderer Wichtigkeit ist, verdient denn doch die Frage eingehende Prüfung, ob es gerade der Zweckbegriff ist, der hier eine bestimmte Art von Erfahrung erst möglich macht, oder ob nicht etwa die Zweckbetrachtung als Methode den wahren Charakter des hier herrschenden Stammbegriffes verdeckt.

#### 4. Ganzheit und Zweck<sup>1)</sup>.

Die logischen Untersuchungen Drieschs (vor allem 1912 [1923]; ferner 1904, 1909 [1921], 1910, 1911, 1911a, 1913, 1918/19,

---

<sup>1)</sup> Eine Weiterführung der in diesem und dem folgenden Kapitel enthaltenen Darlegungen der ersten Auflage, die sich in der Hauptsache auf eine Darstellung und Analyse Driescher Lehren beschränkt, hoffe ich in anderem Zusammenhang vorlegen zu können. Ich habe daher hier absichtlich nichts geändert (nur eine Erörterung über den Begriff der „Zielstrebigkeit“ bei C. E. v. Baer wurde eingeschaltet). Im übrigen verweise ich auf meine diesbezüglichen Ausführungen in dem Kapitel: „Der Begriff der Ganzheit als Grundlage der inneren Zweckmäßigkeit“ in der „Teleologie Kants“ (1921). Die oben dargestellten begrifflichen Unterscheidungen halte ich im wesentlichen auch heute noch für grundlegend.

1919a) haben gezeigt, daß hinter der Teleologie im Bereiche des Lebens wirklich ein andersartiger Grundbegriff verborgen liegt; nicht der Zweckbegriff ist kategorialer Natur, sondern der Begriff der „Ganzheit“ (oder, wie Driesch anfangs auch sagte, der „Individualität“). Es ist notwendig, die diesbezüglichen Überlegungen Drieschs im Zusammenhang darzustellen.

Der erste wichtige Grundbegriff der Ordnungslehre oder allgemeinen Logik ist für ihn der der „Setzung“ als eines bewußt ausgedehnten Gegebenheitsausschnittes. Jede Setzung ist wiederum durch verschiedene Ordnungsbestandteile gekennzeichnet, unter welchen der der Selbigkeit von besonderer Bedeutung ist: Jede Setzung A soll stets mit sich selbig sein (Satz von der Selbigkeit oder Identität). Das Denken begnügt sich nun aber nicht mit der Aussonderung von Setzungen und ihrer Kennzeichnung (als „selbige“, „diese“, „eindeutig bezogene“, „solche“), sondern fordert eine bestimmte Art ihrer Beziehung auf andere Setzungen, ihr Begründetsein in anderen Setzungen. Eine Setzung soll durch andere mitgesetzt sein, aus ihr notwendig folgen; diese Art der Beziehung ist die des Inhaltseinschlusses auf Grund teilweiser Selbigkeit („Katze“ setzt „Raubtier“ mit, weil die Merkmale von „Raubtier“ einen Teil der Merkmale von „Katze“ ausmachen). Auch nach Ermittlung aller Grundbegriffe reiner Solchheit (Qualität), Anordnungsbesonderheit, Anzahl und Räumlichkeit vermögen wir nun weiter eine bestimmte Setzung nicht durch sie (als ihre Merkmale) vollständig zu kennzeichnen; jeder Versuch der Umgrenzung (Definition) zerstört zunächst die Setzung selbst, weil er eine wichtige, unauflösbare Art der Beziehung außer acht läßt: Die Setzung ist außerdem noch „ein“ „Ganzes“. Die Beziehung des Ganzen einer Setzung zu ihren Teilen, die Einheit der Merkmale in ihrem Bezogensein auf das Ganze läßt sich auf keine anderen Letztbegriffe oder Letztbeziehungen zurückführen; obwohl nicht „einfach“, ist diese Art der Beziehung, wie der sie ausdrückende Begriff der Ganzheit einheitlich und darum unauflösbar, ein Letztes.

Die drei hier entwickelten Grundbegriffe der allgemeinen Ordnungslehre — Selbigkeit, notwendige Begründung und Ganzheit — gewinnen eine besondere und sehr wichtige Bedeutung im Rahmen der Naturordnungslehre. Die Tatsache des Anders-

seins der Gegebenheit in Zuordnung zu den Augenblicken meiner Dauer, die Tatsache des Werdens also, erlaubt eine Anwendung der gewonnenen Ordnungsbegriffe, insbesondere der drei genannten, nicht ohne weiteres. Wohl aber ist es möglich, eine bestimmte Sondergruppe der Gegebenheit auszusondern, in der das ganze Gefüge von Grundbegriffen (anders gewendet: von Denkforderungen) in bezug auf Werden seine Erfüllung findet: die Natur. Auf das Werden als Naturwerden sollen nun die Begriffe der Selbigkeit, der Begründung und der Ganzheit bezogen werden. So wie „Ich“ in meiner Dauer stets derselbe und stets ein Verschiedenes-Habender bin, so soll auch das Natur-Es in seinem Werden in gewissem Sinn „dasselbe“ sein, obwohl es unter sich nach Art des Mitsetzens verknüpft erscheint. Ein „Beharrliches“ soll im Naturwerden gefunden werden können, und zwei aufeinanderfolgende Zustände des Werdens „an“ diesem Beharrlichen sollen sich wie Grund und Folge im logischen Sinn verhalten. So ergibt die Anwendung des Begriffs der Selbigkeit auf das Naturwerden den des Beharrlichen, die Anwendung des Begriffs der Notwendigkeit oder Begründung den der Folgeverknüpfung im Werden. Wohl läßt sich auch in der Natur nicht alles als „mitgesetzt“ fassen; manche Züge der „Natur-einzigkeiten“ müssen als nicht-mitsetzbar, als „zufällig“ übergegangen werden, aber vieles andere an ihnen hat eben nicht diesen Charakter des Zufälligen, „Nicht-Erklärbaren“, sondern fügt sich den entwickelten Denkforderungen. Wenn nun eine Natur-einzigkeit (die nicht mehr bloßer „Gegenstand“ ist wie die Einzigkeit der allgemeinen Ordnungslehre, sondern hier verselbständigt, als „Ding“ erscheint) im Werden sich als Ganzheit erhält, wenn an ihr Vorgänge im Werden auftreten, die die Erhaltung dieser Ganzheit bedingen, so mögen wir diese Vorgänge immerhin als „zweckmäßig“ im rein beschreibenden Sinn bezeichnen, besser aber heißen sie „erhaltungsmäßig“ oder „Ganzheit-erhaltend“<sup>1)</sup>. „Ganzheit-herstellend“ könnte man sie nennen, wenn durch sie erst eine bestimmte Ganzheit entsteht. Mit der Aussage, daß bestimmte Vorgänge Ganzheit-erhaltend sind, wird in Klarheit

---

<sup>1)</sup> Die vorgeschlagenen Ausdrücke sind nicht Driesch entnommen, auch darf der oben entwickelte Begriff der Ganzheit nicht mit Drieschs engerem (vitalistischem) Begriff der „echten Ganzheit“ (s. u. S. 31 Anm.) verwechselt werden.



das bezeichnet, was an den Organismen stets als „zweckmäßig“, als „teleologisch zu beurteilen“ galt.

An dieser Stelle mögen in einer kurzen Erörterung — der Absicht nach im Sinne Drieschs selbst — seine Darlegungen in bestimmter Richtung ergänzt werden.

Wenn wir einen ganzheiterhaltenden Vorgang „zweckmäßig“ nennen, so wenden wir auf ihn eine Beurteilungsweise an, die im Grunde der Psychologie angehört. Wenn uns ein bestimmter Zustand erstrebenswert erscheint, wenn wir ihn herbeiführen „wollen“, so vermögen wir auf Grund der Gewohnheitserfahrung über bisher erlebte Verhältnisse der Folgeverknüpfung eine Reihe von Zuständen zu konstruieren, die so unter sich folgeverknüpft sind, daß sie einander der Reihe nach und schließlich den „erstrebten“ Zustand mitsetzen. Dieser erstrebte Zustand wird als „Zweck“, die Reihe der ihn bedingenden Werdezustände als „Mittel“ bezeichnet. „Zweckbetrachtung“ ist also durchaus nichts Letztes, kein einheitlicher Ordnungsbestandteil, sondern eine besondere Anwendung des Verhältnisses der Folgeverknüpfung auf Grund von Gewohnheitserfahrung unter der Leitung dessen, was die Lehre von der Eigenerlebtheit „Wollen“ nennt. Die Betonung dieses unlösbaren Zusammenhanges echter Zweckbetrachtung mit dem Wollen findet sich auch bei Schopenhauer, der anlässlich einer Kritik des Kantischen Ausdrucks „Zweck an sich“ sagt: „Zweck seyn, bedeutet gewollt werden. Jeder Zweck ist es nur in Beziehung auf seinen Willen, dessen Zweck, d. h. wie gesagt, dessen direktes Motiv er ist“<sup>1)</sup>. Diese Zweckbetrachtung läßt sich nun analogienhaft anwenden auf jene Werdevorgänge, die als erhaltungsmäßig bezeichnet wurden; Erhaltung der Ganzheit erscheint hier als Zweck, die Vorgänge, die sie herbeiführen, als Mittel. Das heißt aber gar nichts anderes, als daß wir gewohnheitserfahrungsmäßig an einer Reihe von Natureinzigkeiten — den Organismen — Vorgänge kennen, deren schließliche Werdefolge — die Erhaltung der Ganzheit dieser Natureinzigkeit — uns im voraus bekannt ist. Nicht der Zweckbetrachtung als solcher kommt irgendwelche Bedeutung in der Lehre vom Organischen zu, sondern nur dem Charakter

---

<sup>1)</sup> A. Schopenhauer, Preisschrift über die Grundlage der Moral, Werke Bd. 3. Reclam. S. 542.

des Ganzheiterhaltenden einer Reihe von Vorgängen im Bereich des Lebens<sup>1)</sup>.

Nicht „Zwecke“ gibt es in der organischen Naturwissenschaft, sondern nur einen „Zweck“, nämlich Bewahrung der Ganzheit eines Dinges im Werden. Alle anderen „Zwecke“ sind für die kausale Forschung bedeutungslos. Nicht darum handelt es sich bei der „teleologischen“ Betrachtung eines Vorganges am Organismus, ob er irgendeinem „Zweck“ sich unterordnen läßt, sondern ob er zur Erhaltung der Ganzheit dieses Organismus (oder einer „höheren“ Ganzheit — falls es eine solche gibt) beiträgt. Der Ausdruck „zweckmäßig“ wird hier wohl am besten ganz vermieden, weil er eigentlich viel Weiteres bedeutet, als in der Lehre vom Organischen durch seine Verwendung festgehalten werden soll.

Aus demselben Grunde hat auch der große Embryologe C. E. v. Baer 1866 (1876) die Bezeichnung „zweckmäßig“ für die organischen Vorgänge durch „zielstrebig“ ersetzt, „weil sie weniger an einen gefaßten Entschluß erinnere“. „Zweck ist eine gewollte Aufgabe, Ziel eine gegebene Richtung des Wirkens; Zweck ist ein Ausfluß der Freiheit, Ziel ein vorgeschriebener Erfolg, der auch durch Notwendigkeit erreicht werden kann.“ Ausgangspunkt seines Gedankenganges ist das harmonische Geschehen bei der Keimesentwicklung des Organismus, „Ziel“ ist ursprünglich der fertige Organismus gegenüber dem Keim: „Jeder werdende Organismus hat ein Ziel. Wie könnte auch ohne Ziel etwas Geordnetes zustande kommen.“ Da C. E. v. Baer auch die „Lebenskraft“ als eine bloße „Umhüllung der Aufgabe“ ablehnt, sofern sie etwas der sonstigen meßbaren Kräftewirkung Gleichartiges sein will und die Notwendigkeit des organischen Geschehens betont, die nicht zu „Zielstrebigkeit“, sondern zu „Zufälligkeit“

<sup>1)</sup> Wie weit ganzheiterhaltende Vorgänge auch im Anorganischen vorkommen, hat die Wissenschaft zu ermitteln; zweifellos sind erhaltungsmäßige Züge im Anorganischen bisher recht selten festgestellt; am ehesten wird der Begriff der Ganzheit für die Vorgänge am Atom sich noch als bedeutungsvoll erweisen. Für das Organische dagegen bildet er geradezu ein wesentliches Kennzeichen. Auch die beachtenswerte Anwendung des Ganzheitsbegriffs auf die „physischen Gestalten“ (Köhler 1920) trifft nicht dasselbe wie beim Lebensprozeß; Driesch (1925) will hier nur von „Einheit“, nicht von Ganzheit sprechen; weiterführende Analysen sind unerlässlich.

(1905, S. 106). In der logischen Priorität, der Priorität der Begründung dieses Gedankens besteht das Verdienst Drieschs, sofern er zeigte, daß im Bereiche der Biologie eine echte „Kategorie“ — „ein bestimmter Begriff oder Satz, welcher bei jedem Versuch das Gegebene zu verstehen, in Anwendung kommt“ (Driesch 1909, Bd. 2, S. 304) — nämlich die der „Ganzheit“, von besonderer Bedeutung ist, indem sie hier als „im folgeverknüpften Werden sich erhaltende Ganzheit“ auftritt<sup>1)</sup>.

In dieser selbständigen Bedeutung einer Kategorie für einen bestimmten Teil der Gegebenheit liegt nichts Außergewöhnliches oder gar Unstatthafes; tritt doch auch „Folgeverknüpfung“ (Kausalität im weitesten Sinn) in mehreren denkbaren Typen auf, die in bestimmten Gegebenheitsausschnitten einzeln verwirklicht sein können. „Kategorie“ ist eben kein „einfacher“ Ordnungsbestandteil oder Grundbegriff, obwohl ein bei aller Zusammengesetztheit einheitlicher, in seiner bestimmten Art der Beziehung unauflösbarer: Hier geht Driesch wesentlich über Kant hinaus. —

Teleologische Betrachtungsweise<sup>2)</sup> der Naturwissenschaft in diesem neuen Sinne heißt also einfach: Feststellung, ob einem Vorgang der Charakter des Erhaltungsmäßigen, des Ganzheiterhaltenden zukommt.

Dogmatisches im Sinne von Mechanismus oder Vitalismus ist damit gar nichts ausgesagt. Um jeder Verwechslung vorzubeugen, soll kurz auf das Wesen des Mechanismus und des Vitalismus eingegangen werden; auch hier will ich auf Drieschs Untersuchungen zurückgreifen.

---

<sup>1)</sup> Die Erkenntnis, daß der Gegensatz zwischen „kausaler“ und „teleologischer“ Methode im engeren Wortsinn, zwischen Ursachen- und Zweckbeziehung das Wesen der Organischen nicht erschöpft, ja nicht einmal ausdrückt, sondern daß der Ganzheitsbeziehung, der „Organismusidee“ diese Rolle zufalle, findet sich klar herausgearbeitet in R. Kroners „Zweck und Gesetz in der Biologie“ (1913), das in dieser Beziehung an Kant und Driesch (dessen Vitalismus er entschieden bekämpft) orientiert ist. Auf Schaxels Dreiteilung der Grundauffassungen vom Leben in eine energetische, historische und organismische in der verdienstvollen 2. Aufl. der „Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie“ (1922) kann hier nur hingewiesen werden.

<sup>2)</sup> Da der Sinn des Wortes „Telos“ mehr als „Zweck“ enthält, mag hier das Wort „teleologisch“ trotz aller Bedenken beibehalten werden.

in Gegensatz stehe, scheint eine große Verwandtschaft zwischen „Zielstrebigkeit“ und „Ganzheiterhaltung“ zu bestehen, die aber den Unterschied nicht verdecken darf, daß bei unserer Ganzheitsbetrachtung von einem „Streben“ keine Rede ist, und daß bei Baer bestimmte metaphysische Voraussetzungen über den Naturlauf zugrunde liegen, die über die hier beabsichtigte rein deskriptive Kennzeichnung des organischen Geschehens weit hinausgehen.

O. Liebmanns (1899) Begriff der „Autotelie“, welcher aussagt, daß der Organismus „finis sui“ sei, dürfte sich wohl mit der Auffassung decken, daß die organische „Zweckmäßigkeit“ ausschließlich in der Ganzheiterhaltung besteht. Dasselbe spricht G. Wolff (1905) aus in den Worten: „Im Organismus sind die physiko-chemischen Kräfte in einer Weise geordnet, daß sie seiner Erhaltung dienen.“ Ähnliche Anschauungen wurden auch von anderer Seite, wenngleich nicht unter Verwendung desselben Ausdrucks, vertreten, so z. B. von Roux (1881, 1905), v. Üxküll (1905) und Hesse (1911). In interessanter Form tritt die Ganzheitsbeziehung bei Roux hervor, dem man eine Hinneigung zum Vitalismus gewiß nicht nachsagen kann. Er setzt (1881) an die Stelle der anscheinenden Zweckmäßigkeit die objektive tatsächliche Dauerfähigkeit der Lebewesen. In seiner „funktionellen Minimaldefinition des Lebens“ bezeichnet er Lebewesen als „Naturkörper, welche sich aus in ihnen liegenden Ursachen verändern, gleichwohl aber auch aus in ihnen liegenden Ursachen eine Zeitlang relativ unverändert zu erhalten vermögen trotz des Wechsels der Stoffe und der äußeren Umstände“ (1905, S. 107). Der Organismus wird demnach durch eine Reihe von Fähigkeiten gekennzeichnet, die alle die Eigenschaft des „Selbstgeschehens“, der Autoergasie, in dem Sinne haben, daß die „Qualität“ des Geschehens allein durch in dem Gebilde selber gelegene Faktoren bestimmt wird, wobei von außen nur Realisationsfaktoren (Nahrung, Luft usw.) nötig sind. Sie tragen daher alle mit dem Wort „Selbst“ verbundene Bezeichnungen (Selbstausscheidung, Selbstwiederbildung, Selbstwachstum, Selbstbewegung usw.); unter ihnen wird (schon 1881) die „Selbstregulation in der Vollziehung aller dieser Vorgänge im Sinne einer dadurch gesteigerten Selbsterhaltungsfähigkeit des ganzen Gebildes“ hervorgehoben, die zugleich die „höhere Einheitlichkeit des Lebewesens“ bedingt

## 5. Mechanismus und Vitalismus.

In der vorangegangenen Erörterung wurde nur vom Werden und seiner Verknüpfung überhaupt gesprochen. Driesch zeigte nun, daß a priori, d. h. auf Grund der Forderungen des Denkens, vier Werdetypen möglich sind, von denen hier zwei, Dingschöpfung und Veränderungsschöpfung, außer Betracht bleiben sollen. Wenn zwei Werdevorgänge innerhalb eines bestimmten räumlichen Naturausschnittes so unter sich verknüpft erscheinen, daß jede Einzelheit des zweiten Werdens sich eindeutig auf je eine Einzelheit des ersten Werdens beziehen läßt, so haben wir den einfachsten Fall des Typus der Einzelheitsfolgeverknüpfung; findet außerdem Erhöhung des Mannigfaltigkeitsgrades im Werden statt, d. h. ist die zweite Veränderung durch mehr Ordnungsbestandteile (Letzt-Solchheitssetzungen und Letzt-Beziehungen) gekennzeichnet als die erste, so muß hier diese Erhöhung auf ein anderes Werden im Raume, aber außerhalb des betrachteten Naturausschnittes („Systems“), und zwar wiederum „stückweise“, den Einzelheiten nach, zurückführbar sein. Nach diesem Typus kann zweifellos ein Ganzes als Ganzes sich im Werden erhalten. Findet nun unter denselben Voraussetzungen eine Erhöhung des Mannigfaltigkeitsgrades, also der Anzahl der Gliedarten und Beziehungsarten (nicht etwa der Anzahl der Glieder) statt, ohne daß jede Einzelheit des zweiten Werdens mit je einer Einzelheit des ersten Werdens oder mit einem räumlichen Werden außerhalb des betrachteten Systems verknüpft erscheint, wird etwa aus einer homogenen Verteilung eine heterogene, so führt die Denkforderung eindeutiger Folgeverknüpfung im Werden zur Annahme eines nichträumlichen Werdebestimmers als Naturfaktors. Da der wichtigste Sonderfall dieses Werdetypus derjenige ist, daß aus einem bloßen Nebeneinander ein geschlossenes Ganzes, eine Einheit im Werden, entsteht, so spricht Driesch hier von Ganzheits- oder Einheitsfolgeverknüpfung. Diese Form des Werdens kann also nur bei Schaffung oder Erhaltung von Ganzheit in Frage kommen.

Die Ansicht, daß die Vorgänge am Organismus sich nur in Form der Einzelheitsverknüpfung abspielen, heißt Mechanismus, diejenige, daß Ganzheitsverknüpfung unter ihnen vorkommt, Vitalismus. Wer von der Natur des Werdens überhaupt aus-

geht, muß beide Werdeformen als möglich und wissenschaftlich berechtigt anerkennen. Nur darum kann der Streit sich drehen, ob die zweite in der Natur, insbesondere in den Vorgängen am Organismus, verwirklicht sei. Die Entscheidung über Mechanismus und Vitalismus ist darum nicht Sache der Theorie, sondern der wissenschaftlichen Erfahrung. Die Analyse des Experiments vor allem hat hierüber zu befinden. Dabei handelt es sich nicht darum, festzustellen, daß ein bestimmter Vorgang am Organismus mit Hilfe der Theorien der heutigen Physik und Chemie nicht ausreichend „erklärt“ werden kann; sondern erst dann ist der Vitalismus einwandfrei bewiesen, wenn eine bestimmte Werdeverknüpfung als dem Typus der Einzelheitsverknüpfung grundsätzlich nicht unterordenbar sich aufzeigen läßt, wenn dargetan wird, daß eine festgestellte Erhöhung des Mannigfaltigkeitsgrades im Werden nicht die Folge räumlicher Beziehung sein kann. Ob die von Driesch selbst aufgestellten Beweise des Vitalismus (1899, 1901, 1903 und spätere Arbeiten) dieser Anforderung genügen, darüber ist hier nicht der Ort, zu entscheiden. Die Frage, ob Ganzheitsverknüpfung im Sinne Drieschs im „organischen“ Werden verwirklicht sei, kann aus der vorliegenden Arbeit ausscheiden. Hier handelt es sich nur darum, daß gewisse Vorgänge an den Lebewesen in rein beschreibendem Sinne als ganzheiterhaltend aufzufassen sind; ob sie dem Typus der Einzelheitsverknüpfung folgen, also — in einer anderen von Driesch geprägten Ausdrucksweise — „vorgebildet-zweckmäßig“ (statisch-teleologisch) und damit mechanistisch erklärbar sind, oder ob sie dem der Einheitsverknüpfung unterstehen, somit als „neubildend-zweckmäßige“ (dynamisch-teleologische) „echter“ Ganzheit<sup>1)</sup> Ausdruck sind, bleibt hier außer Betracht. Wesentlich erscheint es mir aber, hervorzuheben, daß die Tatsache der Ganzheiterhaltung sowohl vom Mechanismus als vom Vitalismus einfach hinzunehmen ist; spezieller gewendet: das Problem der organischen Form ist grundsätzlich unlösbar; der Mechanismus nämlich setzt die Ganzheit als solche, als in der vorhandenen Konstellation vorgebildet voraus, der Vitalismus Ganzheit-schaffende Faktoren.

<sup>1)</sup> Für Driesch steht „Ganzheit“ als „Werdebestimmer“ so sehr im Vordergrund, daß sie ihm allein „echte“ Ganzheit heißt; dies beeinflusst z. B. auch seine Kritik der Anwendung des Ganzheitsbegriffs in den Kulturwissenschaften.

## 6. Der teleologische Faktor in den Systemen des Mechanismus.

Wenn so die Ganzheit des Organismus im Werden als das Problem erscheint, an dem Mechanismus und Vitalismus sich versuchen, so folgt daraus ohne weiteres, daß alle Systeme des Mechanismus, sofern sie auf „Erklärung“ der Lebenserscheinungen ausgehen, ein Moment enthalten müssen, das auf die Ganzheiterhaltung Bezug nimmt, also einen „teleologischen“ Faktor in dem oben festgelegten Sinne des Wortes „teleologisch“. Von allen konsequenten Mechanisten wird dies auch zugegeben. Sowohl O. Bütschli (1901), der die Ableitung dieses teleologischen Faktors aus dem „Zufall“ versucht, als auch J. Schultz (1909), dem wohl das durchgearbeitetste System des Mechanismus verdankt wird, hat dies auf das Klarste betont. Die Tatsächlichkeit des „zweckmäßigen“ Verhaltens der Organismen bringt der letztere in seiner Kennzeichnung des „Lebensprinzips“ zum Ausdruck: „Die im engeren Sinne ‚vitalen‘ Vorgänge laufen sämtlich auf ein bestimmtes Ergebnis hinaus; nämlich auf die Konservierung einer bestehenden, die Regeneration oder Neuerzeugung einer vorgeschriebenen Struktur; mindestens aber, sofern die Umstände mehr nicht erlauben, auf Ansätze dazu.“ Dieses „dem Lebensgeschehen eigentümliche Streben zu Form hin“ nennt er „Typovergenz“. Mit ihr hat sich der Mechanismus als mit etwas Gegebenem abzufinden. In neuerer Zeit (1918, 1920) hat Schultz seinen Standpunkt dahin weiter entwickelt, daß jede der beiden möglichen Auffassungen der Lebensvorgänge, sowohl der epigenetisch-dynamische Vitalismus, wie die von ihm bevorzugte evolutionistisch-mechanistische Präformationstheorie unbeweisbare, wiewohl philosophisch unerläßliche Fiktionen darstellen, die über die durch Beobachtung und Experiment erreichbaren Feststellungen von Naturgesetzmäßigkeiten gleichermaßen hinausgehen. Aber auch als „Fiktion“ bleibt ihm das Ganzheitliche an allem Lebendigen unentbehrlich.

In gleicher Weise hat W. Roux (1881, 1902, 1905, 1914) die Fähigkeit der Selbstregulation als der wichtigsten, kennzeichnendsten unter den zehn „Selbsttätigkeiten“ des Organismus hervorgehoben. Die Tatsache der Ganzheiterhaltung sowohl in der „typischen“ Entwicklung wie auch unter Ausnahmebedin-

gungen ist für ihn gerade der Ausgangspunkt einer mechanistischen Theorie, in der seine Lehre von der „funktionellen Anpassung“ auf Grund des Konkurrenzkampfes um den funktionellen Reiz, die Annahme des Vorhandenseins von „Vollkeimplasma“ in den Körperzellen und die Grundtatsache der Vermehrung des Keimplasmas durch die „morphologische Assimilation“ die Hauptrolle spielen. Nicht immer wird die Bedeutung der Ganzzeiterhaltung in den Versuchen mechanistischer Lebensklärung so stark in den Vordergrund gerückt.

Es ist vielleicht von Interesse, auf diesen teleologischen Faktor in einigen besonders typischen Systemen der Lebensklärung hinzuweisen.

Die Systeme des Mechanismus werden häufig auch als „Maschinentheorie des Lebens“ bezeichnet. Der Vergleich des Organismus mit einer Maschine beruht hier darauf, daß an beiden zweckmäßige Vorgänge sich auf Grund einer festen, typischen Konstellation chemisch-physikalischer Elemente abspielen sollen. Der Vergleich mit der Maschine ist zwar der Doppelsinnigkeit des Wortes „zweckmäßig“ halber verfehlt: die Vorgänge an der Maschine sind eben nicht ganzzeiterhaltend (obschon an gewissen Maschinen „funktionserhaltende“ „Regulationen“ immerhin vorkommen), sondern sie stehen im Dienste eines „Zweckes“, der völlig außerhalb der Ganzheit der Maschine als solcher liegt. Aber wenn wir hiervon absehen: ob das Lebensgeschehen nur auf Grund solcher fester Konstellation statthat, das eben ist das Problem des Mechanismus. Von vornherein möglich wäre auch noch die Annahme, daß eine Folge solcher Konstellationen, keine starre Struktur, verantwortlich zu machen sei für das Lebensgeschehen; und gewiß neigen verschiedene Mechanisten dieser Auffassung zu<sup>1</sup>). Aber jeder Mechanismus braucht diese feste Struktur, und zwar allein schon wegen der Tatsache der Vererbung; er braucht sie um so mehr, als die neuere experimentelle

---

<sup>1</sup>) In R. Ehrenbergs „Theoretischer Biologie vom Standpunkt der Irreversibilität des elementaren Lebensvorganges“ (1923) ist ein solcher nicht-struktureller, rein-physiologischer Mechanismus wohl erstmals (und sehr geistvoll) durchgedacht, im Kern ein Gegenstück zu C. Fr. Wolffs, des großen Embryologen, epigenetischem Vitalismus.



Vererbungsforschung bis ins kleinste gehende, verwickelte Gesetzmäßigkeiten der Vererbung nachgewiesen hat.

Das System J. Reinkes (1901, 1903), der ja weitgehend mit dem Vergleich von Organismus und Maschine arbeitet, war so lange Mechanismus, als der Begriff der „Dominante“ einfach die Tatsache zum Ausdruck brachte, daß das Lebensgeschehen von der „Konfiguration“ der Geschehensgrundlage abhängt; „Arbeitsdominanten“ leiteten als „Maschinenbedingungen“ den normalen Betrieb, „Bildungsdominanten“ den Bau der Lebensmaschine. Daß die letzten auch als „intelligente Kräfte“ bezeichnet wurden, gab freilich dem „Mechanismus“ schon eine seltsame Färbung. Nach einer schärferen Formulierung seiner Hauptbegriffe wurde aus dem Mechanismus ein bedingter Vitalismus. Die „Arbeitsdominanten“ heißen nach einem Vorschlag E. v. Hartmanns jetzt „Systembedingungen“ (bzw. „Systemkräfte“) und stellen die Abhängigkeit des Geschehens von der Struktur dar; die „Bildungsdominanten“, jetzt „Dominanten“ schlechthin, die auf Grund des Vergleichs mit dem Maschinenbauer „intelligent wirkende Kräfte“ heißen, sollen möglicherweise größtenteils auf Systembedingungen zurückführbar sein, mit sicherer Ausnahme der Dominante, unter deren Leitung sich die erste Lebensentstehung vollzog. Im Begriff der „Bildungsdominante“, auch wenn er mechanistisch gefaßt wird, steckt die Ganzheitshaltung. In neueren Arbeiten (1916, 1921) setzt Reinke seinen Dominantenbegriff weniger glücklich dem der Erbeinheit, des „Gens“ gleich, das „dynamisch“, als „morphogenes Wirkungsquantum“, aufgefaßt werden soll; der Ganzheitsfaktor kommt jetzt in dem „Lebensprinzip“ zum Ausdruck, durch das „die eigenartige Verkettung der Elementarprozesse“ bezeichnet wird, die sie „zu einer lebendigen Einheit, dem Individuum“ verbindet. Als „diaphysisches“ ordnendes Prinzip stellt Reinke anderwärts (1922) diesen „richtungbestimmenden Faktor“ — in dem die Ganzheitsbeziehung zutage tritt — den physiko-chemischen Prinzipien (als ihre Ergänzung, nicht Durchbrechung) innerhalb der Biodynamik gegenüber.

Wie Reinke, so betont auch W. Pfeffer (1893, 1897, 1904) nachdrücklich die Notwendigkeit eines teleologischen Moments in allen Erklärungsversuchen der Lebensvorgänge. Sein Ausgangspunkt ist die energetische Betrachtungsweise des Organis-

mus; im Hintergrund aller seiner Problemstellungen steht die Frage nach Qualität und Quantität der bei dem untersuchten Prozeß stattfindenden Energieumsetzungen. Dies mußte ihn auf die Erscheinung führen, daß eine Reihe von Vorgängen am Organismus den Charakter von Auslösungsvorgängen hat, d. h. daß sie eine (energetische) Disproportionalität von „Ursache“ und „Wirkung“ aufweisen. So wird ihm zum unentbehrlichsten analytischen Begriff der des „Reizes“. Die eigentlichen „Lebensprozesse“ sind „Reizvorgänge“, d. h. eben Auslösungsgeschehnisse. Solche Reizreaktionen finden nun nicht nur in jeder Zelle, jedem Gewebe, jedem Organ statt, sondern alle diese gleichzeitig und nacheinander vor sich gehenden Reizvorgänge wirken gegenseitig aufeinander ein, beeinflussen sich „korrelativ“. War im Begriff des Reizes mit ausgesprochen, daß die Vorgänge innerhalb des Organismus die wesentlichen sind, zu denen die Einflüsse der „Außenwelt“ nur die Gelegenheit bieten, so sagt der Begriff der „Korrelation“, der allgemeinen Reizverkettung, aus, daß diesen Vorgängen im Organismus ein hoher Grad der Kompliziertheit zukomme. Der Grundzug dieser wechselseitigen Beeinflussung ist nun innerhalb gewisser Grenzen aber der, daß diese Prozesse sich gegenseitig nicht stören, daß das resultierende Geschehen im Hinblick auf den Organismus als Ganzes stattfindet. Alle Erscheinungen nun, die dieses Merkmal zweckentsprechenden Zusammenwirkens mit anderen, der Teilnahme an der Harmonie der gesamten Lebensvorgänge zur Schau tragen, faßt Pfeffer unter dem Begriff der „Selbstregulation“ zusammen. Da diese Selbstregulation sich auf Grund der typischen Konstellation der den Organismus zusammensetzenden Elemente vollziehen soll, so ist sein System ein mechanistisches. Die Begriffe des „Reizes“ und der „Korrelation“ sind rein mechanistisch-kausaler Natur, während in dem der „Selbstregulation“ das von Pfeffer selbst hervorgehobene Erhaltungsmäßige eingeschlossen ist.

Weniger offen zutage liegt der teleologische Faktor in G.Klebs' Auffassung vom Wesen der Lebensvorgänge (hierher gehören besonders die Arbeiten 1900, 1903, 1904, 1905, 1906, 1909, 1913, 1917, 1918). Das liegt an den rein kausalen Absichten seiner Fragestellung. Er erkennt die Zweckbetrachtung, unter Bezugnahme auf Sigwarts Ausführungen, als der kausalen gleich-

berechtigt an, schließt sie aber bei seinen eigenen Untersuchungen vollständig aus. Ziel der Klebsschen Forschungsrichtung ist die experimentelle Beherrschung der pflanzlichen Gestaltungsvorgänge. Ausgangspunkt ist die durch zahlreiche Versuche festgestellte weitgehende Abhängigkeit der „inneren Bedingungen“ des Organismus — der von den Eltern überkommenen physikalischen und chemischen Eigenschaften des Protoplasmas, Zellsaftes, der Zellwand, der Fermente usw. — von den „äußeren Bedingungen“, d. h. den unmittelbaren chemischen, photischen, thermischen, mechanischen und sonstigen physikalischen Einflüssen der Umgebung. Hieraus ergibt sich ihm als erste Aufgabe, Ort, Zeit und Art der Gestaltungsvorgänge eines Organismus (den ganzen Komplex der „Variationen“) in ihrer Abhängigkeit von bestimmten Änderungen der Außenbedingungen zu durchschauen und in allen möglichen Kombinationen willkürlich herzustellen. Die inneren Bedingungen sind aber nur innerhalb gewisser Grenzen variabel; sie finden ihre Bestimmung durch die von ihnen begrifflich scharf zu trennenden, relativ konstanten „Potenzen der spezifischen Struktur“, in denen die dem betreffenden Organismus (der Art nach) eigentümliche „erbliche“ Reaktionsweise zum Ausdruck kommt. Diese Potenzen der spezifischen Struktur entsprechen daher einerseits Lotzes (und Liebmanns) „Idee der Gattung“, andererseits aber, da sie „an ein Substrat von komplizierter, chemischer und physikalischer Zusammensetzung“ „gebunden“ sein sollen, Naegelis „Idioplasmata“. Da die Erfahrung lehrt, daß auch Änderungen dieser spezifischen erblichen Reaktionsweise — „Mutationen“ — eintreten können, so ist das zweite Klebssche Problem die Erforschung der Abhängigkeit dieser Änderungen der Potenzen von den sie bedingenden Einflüssen der Außenwelt. Innerhalb dieser rein kausalen Feststellung der Bedingungen wird dem Zweck mit Recht seine Stelle versagt. Das Experiment kann hier von dem erhaltungsmäßigen Charakter der Reaktionen absehen, weil es andere Ziele verfolgt. Sowie man aber das Klebssche Begriffssystem auf die „Erklärung des Lebens“ allgemein anwendet, so wird deutlich, daß der Begriff der „Potenzen der spezifischen Struktur“ auch die Ordnung der Form des Organismus wie der Vorgänge an ihm enthält, und daß ihr Zusammenwirken mit den „inneren Bedingungen“ nicht nur für die der Art eigentümliche Qualität der

Gestaltung, sondern auch für deren Erhaltung verantwortlich zu machen ist. Klebs hat dies selbst (z. B. 1903) schon durch den Hinweis auf die logischen Darlegungen Sigwarts als richtig anerkannt<sup>1)</sup>.

## II. Die teleologische Methode der Biologie.

### 1. Ganzheitbeurteilung im Bereiche der biologischen Einzelwissenschaften.

Bei der Erforschung der Organismen die teleologische Methode anwenden, heißt: die Vorgänge an den Organismen daraufhin untersuchen, wie weit ihnen der Charakter der Ganzheitserhaltung zukommt.

Mit der so gewonnenen Formulierung der Teleologie als Methode gilt es nun, an die Biologie heranzutreten, um über ihre Bedeutung für diese Wissenschaft Aufschluß zu gewinnen. Biologie ist aber nicht nur ihrem Ziele nach eine Wissenschaft, sie stellt dank der außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen ein System von Sonderwissenschaften dar. Die Ausgestaltung und Tragweite der teleologischen Methode in diesen Sonderwissenschaften klarzulegen, ist daher die nächste Aufgabe.

Darstellungen eines geschlossenen Systems der Biologie, die nicht der historischen Bedingtheit der Forschungsdisziplinen folgen, sondern die wichtigsten Seiten der Betrachtung der Organismen und ihrer Lebensäußerungen zugrunde legen, sind nicht allzu häufig. Ich schließe mich hier (unter Vorbehalt einer selbständigen Behandlung dieser Frage) dem Drieschschen Einteilungsversuch (1911) an, der als die beiden „Grundkonstituenten der Biologie“ Systematik und Werdegeweswissenschaft auffaßt. Der „Systematik“ liegt die Ordnung oder Gliederung des Organismenreiches ohne Rücksicht auf Zeit ob. Die „Gesetzeswissenschaft“ oder „Physiologie“ stellt die Gesetze des Werdens im Bereiche des Organischen fest; sie gliedert sich in

---

<sup>1)</sup> Eine zusammenfassende Darstellung der Klebschen Gedankengänge und Ergebnisse versuchte ich (1918) kurz vor dem Tode dieses für die pflanzliche Formbildungslehre zielweisenden Forschers.

die Lehre vom Formwechsel (= Physiologie der Formbildung = Entwicklungsphysiologie), die Lehre vom Stoffwechsel und die Bewegungslehre. Diese Einteilung der Biologie als Gesetzeswissenschaft entspricht etwa derjenigen v. Üxkülls (1905) in eine konstitutive, vegetative und animale Biologie und derjenigen Josts (1908) in eine Physiologie des Formwechsels, des Stoffwechsels und des Ortswechsels. Dieses System der Erforschung des Lebens mag vorläufig vervollständigt werden durch Anfügung einer Gruppe der „Vorwissenschaften“, unter denen die „beschreibende Morphologie“ — als Organologie, Anatomie, Histologie, Zytologie, deskriptive Entwicklungsgeschichte, biologische Statistik — die Hauptrolle spielt, zu denen aber auch die präparative physiologische Chemie, die den Stoffbestand der Organismen feststellt, und die physiologische Physik, soweit sie von der Struktur der Lebewesen handelt, gehören.

Innerhalb der Systematik scheint die teleologische Methode keine Stelle zu finden, da hier ja das geordnete Beieinander, kein Werden, in Frage steht. Sofern aber ein Teil der Physiologie, in den Untersuchungen über „Variabilität“ und in der Analyse des Vererbungsprozesses gewisse Grundlagen der Systematik von einer anderen Seite her begründet, kann die Frage nach einem „überpersönlichen Ganzen“ vielleicht auch für diesen Teil der Biologie einmal wesentlich werden. Auf eine für die Systematik sehr bedeutungsvolle „Formganzheit“, die weder mit Kausalität noch mit Zweckmäßigkeit etwas zu tun hat, wird noch hinzuweisen sein.

Der eigentliche Boden der teleologischen Methode ist aber die Physiologie. In einem Sondergebiet ihres Bereiches, einer Art „angewandter Physiologie“, die meist „Ökologie“ genannt wird, macht man schon lange vom Zweckbegriff Gebrauch; insbesondere heißt eine Anzahl von Einrichtungen, die bald die Ausnützung des „Mediums“, bald die Beziehungen der Organismen untereinander betreffen, „zweckmäßig“. Diese Verwendung des Wortes „zweckmäßig“ gibt aber einen durchaus anderen Sinn als das „erhaltungsmäßig“ der oben vertretenen Bezeichnungsweise; zwischen beiden muß daher im Interesse einer klaren Terminologie scharf geschieden werden. Denn nur Vorgänge, nicht aber Einrichtungen können Ganzheit-erhaltend im Werden genannt werden. Gewiß lassen sich derartige Einrichtungen daraufhin, ob an ihnen „zweckmäßige“ Vorgänge stattfinden können,

ob ihre Struktur dies ermöglicht, formal teleologisch beurteilen; aber diese formale teleologische Beurteilung bedarf zur Kennzeichnung derartiger Einrichtungen eines besonderen Ausdrucks. Kohnstamm (1908) behält hierfür das Wort „zweckmäßig“ bei und schlägt für die Vorgänge, die er als „Reizverwertung“ charakterisiert, die Bezeichnung „zweckhaft“ oder „teleoklin“ vor; J. Schultz (1909) hat den letzten Terminus in „teloklin“ (die Zweckmäßigkeit im einzelnen Vorgang „Teloklise“) grammatisch richtig gestellt. Wer die Bezeichnung „zweckmäßig“ für Einrichtungen vermeiden will, kann sie mit Driesch (1905 und sonst), „praktisch“, mit Gräser (1907) „nützlich“, „angemessen“, „vorteilhaft“ nennen. Dettos (1904) treffendem Ausdruck „Ökologismus“ für solche nützliche Einrichtungen haftet dadurch noch einige Unklarheit an, daß die Scheidung zwischen Einrichtung und Vorgang nicht bei jeder Anwendung des Wortes genau gewahrt bleibt. Denn es soll „sämtliche Einrichtungen, die auf Grund ihrer Struktur, ihrer chemischen oder motorischen Funktion als zweckmäßige Zustände erscheinen“, umfassen, schließt daher z. B. auch Bewegungsreaktionen sowie die „Regulationen“ ein, während hier doch nur der die Bewegung bzw. die „Regulation“ ermöglichende Apparat diesen Namen verdient. Der Begriff „Funktionszustände“ bei Detto ist zu weit gefaßt, wenn die „Bewegungen der *Mimosa* oder der *Drosera*“ als Zustände bezeichnet werden; brauchbar wird der Begriff des Ökologismus, wenn er sich bezüglich der Bewegungen wie der „Regulationen“ streng auf die „Einstellung“ (Detto), d. h. die den betreffenden Vorgang bedingende Einrichtung beschränkt.

Zweckmäßig, richtiger erhaltungsmäßig oder ganzheiterhaltend heißt ein Teil der Vorgänge, die an solchen Einrichtungen sich abspielen können; ebenso mögen auch die Vorgänge genannt werden, welche ihre Entstehung bewerkstelligen. Allerdings wird es angebracht sein, ausdrücklich die „indirekte Ganzheitserhaltung“, die den Vorgängen des Aufbaus nützlicher Einrichtungen innewohnt, von der „direkten Ganzheiterhaltung“ der Vorgänge zu trennen, die auf Grund derartiger Einrichtungen — oder aber ohne Rücksicht auf solche — ablaufen. Es gibt sogar „zweckmäßige“ Einrichtungen, deren Bildung oder Vorhandensein nicht als „ganzheiterhaltend“ für den sie bildenden Organismus bezeichnet werden kann, z. B. die Nährgewebe, Haut-

schichten, Öffnungsmechanismen von Gallen. Es scheint mir angebracht, den Ausdruck „zweckmäßig“ für ganzheitertende Vorgänge künftig völlig zu vermeiden; sind es doch vielmehr eigentlich die „Einrichtungen“, die entsprechend den von Menschen hergestellten Geräten („Apparaten“) als „tauglich“, als ihrem (vermuteten) Sonder-„Zweck“ entsprechend angesehen werden.

Nun gibt es einen Zweig der biologischen Wissenschaften, in dem die formale teleologische Beurteilung vorteilhafter Einrichtungen, echte Teleologie im Sinne der Ganzheitertaltung und kausale Betrachtungsweise sich mannigfach durchkreuzen, nämlich die „Physiologische Anatomie“, welche besonders auf botanischer Seite (Haberlandt 1904. 1918) eine reiche Ausbildung erfahren hat. Die Aufgabe dieser Sonderwissenschaft, die Beziehungen zwischen Form (bzw. Struktur) und Funktion der Organe, Gewebe usw. aufzudecken, hat zwei Seiten, eine kausale und eine formal-teleologische, die durch die Fragen gekennzeichnet sein mögen: Auf Grund welcher Struktur kommt dieser Vorgang zustande? und: Welcher Aufgabe im Getriebe des Gesamtorganismus entspricht diese Gestaltung der Struktur? Eine ganzheitbezogene Fragestellung dieser Forschungsrichtung lautet z. B., wie weit eine bestimmte Zelle Elementarorgan, wie weit sie Elementarorganismus sei — sofern dieses Problem eine experimentelle Untersuchung der Vorgänge einschließt, die den Zusammenhang der Zelle mit dem Verbands der übrigen ausmachen<sup>1)</sup>. Scharfe begriffliche Scheidung, bei der Fragestellung wie bei der Formulierung der Ergebnisse, ist hier unbedingt zu fordern. Dies gilt auch in bezug auf die „Prinzipien“ der physiologischen Anatomie, wie sie Haberlandt ausgesprochen hat: das Prinzip der physiologischen Arbeitsteilung (und Isolierung), das Prinzip der Festigung, das Prinzip der Materialersparnis und das Prinzip der Oberflächenvergrößerung. Soweit diese Prinzipien eine Art Leitfaden der Betrachtung der gegebenen anatomischen und zytologischen Struktur der Organismen darstellen, kommt ihnen nur jener formal-teleologische Charakter des Einrichtungsmäßigen zu;

---

<sup>1)</sup> Vgl. hierüber insbesondere die nach Abschluß des Manuskripts der 1. Auflage dieses Buchs erschienene Rede von Fitting (1917), der überhaupt (z. B. 1922, aber auch in vielen seiner später zu erwähnenden experimentellen Arbeiten) großes Verständnis für das Verhältnis der kausalen und der Ganzheitbetrachtung in der Biologie bekundet.

nur wenn sie über die Entstehung oder Herstellung dieser Struktur etwas aussagen sollen, sind sie echt teleologisch, und zwar im Sinne indirekter Ganzheitserhaltung. Auch in bezug auf gewisse „Regulationen“, die unter den Begriff der direkten Ganzheitserhaltung fallen, könnte ein Prinzip der Festigung und vielleicht auch der Oberflächenvergrößerung formuliert werden; die anderen beiden Prinzipien dürften hierfür zu weit gefaßt sein.

Vor allem wird man nicht sagen können: „Als zweite Hauptursache des zelligen Baues der Pflanzen, wie der Organismen überhaupt, ist das Prinzip der physiologischen Arbeitsteilung anzusehen“ (Haberlandt, 1918, S. 45), denn Ursachen sind diese teleologischen „Prinzipien“ keinesfalls — so wenig übrigens wie Kausalgesetze Ursachen sind. Sicher weiß dies auch Haberlandt, aber die freiere Ausdrucksweise, die er sich hier wie gelegentlich anderwärts gestattet, stellt eine Gefahr für die Grundtendenz seines verdienstvollen Werkes dar. Nur durch die weitgehendste Aufhellung der logisch und methodologisch verschiedenartigen Grundbestandteile des Verfahrens der „physiologischen Anatomie“ können nicht nur die gegen ihre Teleologie erhobenen Bedenken, sondern auch die unbezweifelbaren Gefahren der Teleologie beseitigt werden.

Willkürlich herausgegriffene Beispiele mögen nochmals die begrifflichen Unterscheidungen veranschaulichen. Die Nektarien vieler Blütenpflanzen, die Wasserspalten, Ranken, Dornen, Brennhaare, die Klebdrüsen der *Drosera* wie ihr peptonisierendes Enzym, die reizbaren Borsten der Venusfliegenfalle und die Kannen der *Nepenthes*, die Spaltöffnungen, viele Zellwandverdickungen, ebenso der lange Rüssel der Schmetterlinge, die „Schutzfärbungen“, das Raubtiergebiß, der komplizierte Apparat des menschlichen Auges, die verdauenden Säfte des Intestinalsystems, das „Autodermin“ vieler niederer Tiere (ein Hautsekret, das durch Lahmlegung der Reflexfähigkeit sie vor dem Selbstauffressen schützt; bei v. Üxküll, 1905, S. 32), die „paradoxen Repräsentanten“ an den Giftzangen des Seeigels *Sphaerechinus* (ebenda S. 60), d. h. diejenige Einstellung der Zangenmuskeln, die bedingt, daß sich die Zange auf schwachen Reiz öffnet, auf starken schließt: alles das sind Einrichtungen, die formal-teleologisch als „nützlich“ oder „vorteilhaft“ — wenn man das Wort will, auch als „zweckmäßig“ — zu be-



urteilen sind. Die Vorgänge der Entstehung der Zellwandverdickungen etwa im Holzteil der Gefäße oder in Sklereidensträngen einer Pflanze oder im Velamen von Orchideenluftwurzeln, die Entwicklung der Zellstruktur des *Sphagnum*-Blattes wie die mannigfachen Vorgänge, die ineinandergreifen müssen, um das menschliche Auge entstehen zu lassen, sind als „indirekt ganzheiterhaltend“ zu bezeichnen. Die Ausscheidung des Enzyms der *Drosera* auf den „Reiz“ eines Fleischstückchens hin, die Erhöhung des osmotischen Drucks durch Produktion osmotisch wirksamer Substanzen im Zellsaft niederer Pflanzen beim Übergang in konzentriertere Lösungen, die Aufrichtung von Seitensprossen der Fichte bei entgipfeltem Hauptproß, die Überproduktion von Antitoxinen bei der Immunität, die Regeneration verlorengegangener Teile sind Vorgänge „direkter Ganzheiterhaltung“. Auf die Bedeutung der „Einrichtungen“ im System der biologischen Wissenschaften werde ich in anderem Zusammenhange eingehen<sup>1</sup>); die eingehendere Gliederung der beiden letzten Gruppen erfolgt im dritten und vierten Teil dieser Arbeit.

## 2. Die kausale und die teleologische Methode.

### a) Wesensunterschied und Vereinbarkeit beider Methoden.

Das Schicksal der teleologischen Methode in der Biologie war ein recht wechselvolles. Der ausgiebigen — leider oft recht oberflächlichen — Anwendung durch die einen steht entschiedene Ablehnung durch die andern noch heute gegenüber; freilich beginnt eine maßvolle Beurteilung sich bereits in weiten Kreisen durchzusetzen. Viele Vorwürfe gegen sie beruhen auf ihrer Vermengung mit der kausalen Methode; in dieser Richtung ist allerdings auch wohl am meisten gesündigt worden. Sorgfältige Abgrenzung beider Verfahrensweisen und Darlegung ihrer wichtigsten Beziehungen ist daher nächstes Erfordernis.

Ein häufig erhobener Einwand betrifft die naturwissenschaftliche Unzulässigkeit eines „Wirkens“ des „Ganzen“ auf die Vorgänge am Organismus, ein damit verwandter anderer wirkt

---

<sup>1</sup>) Einige Andeutungen enthält bereits meine „Teleologie Kants“ (1921, S. 124f.).

die Frage auf, was denn mit diesem Begriff des Ganzen „erklärt“ werden solle. Beide verwechseln die oben definierte teleologische Methode mit dem Vitalismus. Dieser nämlich, nicht jene, hat es mit der Form des Werdens der Vorgänge, hat es mit Folgeverknüpfung im Werden, d. h. mit „Wirksenzusammenhängen“, mit „Kausalität“ zu tun. Die Frage nach der Ganzheiterhaltung im Werden steht völlig außerhalb des Problems, das nach einem vorliegenden „Werdetypus“ fragt. Deshalb handelt es sich bei ihr überhaupt um kein „Wirken“, um kein Eingreifen in die Kette kausaler Verknüpfung, und aus demselben Grunde kann und will sie auch keinen Vorgang „erklären“. Worauf sie abzielt, und was ihr als naturwissenschaftlicher Methode neben der kausalen Berechtigung verleiht, das ist die Aufdeckung und Untersuchung eines wesentlichen Charakterzuges vieler Vorgänge an den Organismen, welcher der kausalen Betrachtung entgeht und entgehen muß, weil seine Feststellung sich auf eine besondere Denkforderung oder „Kategorie“ des menschlichen Denkens gründet, auf die der Ganzheit. Die Ergebnisse der teleologischen Methode bilden deshalb eine notwendige Ergänzung der Resultate kausaler Forschung und setzen sie in gewissem Umfang voraus; aber sie „erklären“ nichts, ja sie stellen für jene ihrerseits wieder Probleme dar. Erst wenn es gilt, die Ganzheiterhaltung eines bestimmten Vorgangs „kausal“ zu „erklären“, kommt Mechanismus oder Vitalismus in Frage; bei diesem letzten kann dann freilich das „Ganze“ als außerräumlicher Faktor auftreten, aber in völlig anderer Weise (Drieschs „echte Ganzheit“). Es mag übrigens daran erinnert werden, daß die beiden erwähnten Einwände auch nichts in Sachen des Vitalismus entscheiden; hier hat allein die Analyse der Erfahrungsstatsachen das Wort.

Für die teleologische Feststellung, daß einem Vorgang der Charakter der Ganzheiterhaltung zugesprochen werden muß, ist es durchaus gleichgültig, ob die kausale Erklärung dieser Tatsache mit einer festen Struktur und einzelheitsverknüpftem Werden auskommt oder ob sie ganzheiterhaltende Faktoren als Werbebestimmer, also Einheitsverknüpfung im Werden benötigt. Widersprüche zwischen kausaler und teleologischer (ganzheitbeurteilender) Methode sind daher schlechterdings unmöglich.

### b) Teleologie und Lamarckismus; Nolls Morphästhesie.

Mit der reinlichen Scheidung der kausalen und der ganzheitbezogenen Betrachtungsweise ist auch das Verhältnis dieser letzten zum „Lamarckismus“ gegeben. Ob man nun mit R. v. Wettstein (1902, 1903) die „direkte Anpassung“ verteidigt, ob man mit G. Wolff (1895, 1898, 1905) von der „primären Zweckmäßigkeit“ der Linsenregeneration von *Triton* spricht oder mit A. Pauli (1905, 1907), R. H. Francé (1906/07, 1907a, 1909), Ad. Wagner (1907, 1909, 1909a) den „psychischen“ Faktor hervorhebt, der allein die Reaktionsweise der Organismen verständlich mache: stets geht man über die Anwendung der ganzheitbeurteilenden Methode um ein Wesentliches hinaus. Denn in allen diesen Wendungen liegt der Versuch einer Erklärung, die Behauptung eines besonderen Typus der Folgeverknüpfung, ein Gegensatz zum bloßen Mechanismus. Die Methode der Ganzheitbeurteilung will einfache Feststellung der teleologischen Tatsächlichkeit, der Lamarckismus aber deren (psychologische) Erklärung. Den methodologischen Gegensatz zwischen den Anschauungen der beiden erstgenannten Forscher und denen der anderen (der eigentlichen „Psychobiologen“) verkenne ich keineswegs, doch darf er hier gegenüber dem gemeinsamen Unterschied von der in kausaler Hinsicht voraussetzungslosen Ganzheitbeurteilung zurücktreten.

Das Hinausgehen über den Mechanismus tritt auch in der Deutung der bekannten Pflügerschen Formel (1877) bei einem Teil der Lamarckisten hervor. Daß die Ursache des Bedürfnisses zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses sei, braucht nicht im lamarckistischen Sinne verstanden zu werden; es ist nur ein anderer Ausdruck für die Anwendung des Begriffs der Ganzheitserhaltung auf organische Vorgänge. Eine kausale Aussage enthält dieses „teleologische Kausalgesetz“ überhaupt nicht, sondern eine teleologische.

So erledigen sich alle Einwände gegen den „Zweckbegriff“ in der Biologie, die auf dieser Verwechslung mit dem Lamarckismus beruhen. Denn die Ganzheitbeurteilung kennt weder eine „geheimnisvolle Fähigkeit der Pflanzen, direkt sich den äußeren Faktoren entsprechend zu gestalten“ (Goebel 1908), noch macht sie die von Goebel bekämpfte Annahme, daß das „Bedürfnis“ als Reiz diene.

Darum wird die Ganzheitbetrachtung auch nicht von den Einwänden getroffen, die Riede (1921, 1922) gegen die Teleologie richtet. „Selbstregulatorische Anpassung gibt es nicht. Überall sehen wir eine Verkettung von Ursache und Wirkung, ein ungewolltes, unabänderliches Müssen“ (1921, S. 36). „Jedes Lebewesen muß so auf die äußeren Einflüsse reagieren, wie es vermöge den ihm eigenen Potenzen reagieren muß. Für jede bestimmte Faktorenzusammenstellung gibt es nur eine Reaktion“ (1922, S. 270). Einmal läßt sich dies nur gegen den psychologisierenden Bedürfnisvitalismus einwenden, bei dem eine Art „gewollter“ Handlungen vorausgesetzt werden. Im übrigen kann sogar der Vitalismus den letzten beiden Sätzen zustimmen, wenn er (vgl. z. B. Driesch 1918, S. 24f. über „determinierte nichtmechanische Entwicklung“) seinen nichträumlichen Werdebestimmer als konstante Bedingung faßt und also eben in die „Potenzen“ verlegt. Die kennzeichnende Ganzheitsbeurteilung aber setzt den methodischen Kerngedanken von Riedes Ausführungen, daß überall eine kausale Verkettung anzunehmen sei, voraus, ohne sich um die Hypothese zu kümmern, daß jede kausale Verkettung ausschließlich materieller Natur sein müsse — auch dann ließen sich die offenkundigen Ganzheitsbeziehungen nicht leugnen — und zeigt diejenigen Züge des organischen Geschehens auf, die da sind, aber durch rein kausale Begriffe nicht erfaßt werden.

Auch die zahlreichen Erörterungen über Nolls „Morphästhesie“ gehören hierher. Die Anwendung, die Noll (1900, 1900a, 1901) von diesem Begriff bei der Entstehung von Seitenwurzeln an der Außenseite gekrümmter Hauptwurzeln macht, läßt drei Deutungen zu. Eine rein kausale: die Oberflächenspannungen sind die inneren Bedingungen der Formbildung; eine teleologische: Oberflächenspannungen, welche die „Form“ des Organismus repräsentieren — vielleicht aber auch andere innere Faktoren —, treten so als Bedingungen der Formbildung auf, wie dies die Erhaltung der Funktionsganzheit des Organismus erfordert; eine vitalistische: die teleologische Beziehung der „Form“ als Ursache der Formbildung läßt sich nicht mechanistisch, sondern nur analog psychischem Geschehen erklären. Die rein kausale Aussage läßt sich — etwa experimentell — bestätigen oder widerlegen (sie gilt heute als ziemlich unwahrschein-

lich); von ihrer Richtigkeit hängt die vitalistische ab, falls die Zergliederung des Geschehens in Vorgänge der Einzelheitsfolgeverknüpfung ausgeschlossen ist; die teleologische aber ist Ausdruck einer festgestellten Tatsache: das Geschehen hat den Charakter der Ganzheitshaltung<sup>1</sup>). Etwas anders steht es mit der Verwendung des Begriffs der Morphästhesie bei der Formbildung der Siphoneen. Weil Noll (1903) hier eine ständige Umwandlung des sogenannten „embryonalen“ Plasmas, das er als idiotrophes oder Auxanoplasma bezeichnet, in das „somatische“ (allotrophe oder Ergatoplasma) und umgekehrt beobachtet hat, verbunden mit dauernder Bewegung beider Plasmaarten, so sieht er die „Hautschicht“ — die einzige feste Struktur — als ausschlaggebend für die Gestaltungsvorgänge der Siphoneen an. Es soll aber zwischen den zwei Tätigkeiten der Hautschicht, der Repräsentation der wirklichen Form durch ihre Spannungszustände und dem Aktivieren der Potenzen der möglichen Form, eine dauernde (teleologische) Beziehung bestehen. Hier handelt es sich zweifellos um eine kausale Feststellung, bei der Noll die Entscheidung, ob sie mechanistisch oder vitalistisch aufzufassen sei, offen ließ. Driesch (1903) hat ihre vitalistischen Konsequenzen aufgedeckt. Die Angabe Prowazeks (1907), daß die äußerste Schicht des Zytoplasmas der Siphoneen gar nicht fest ist, sondern gleichfalls Strömungen aufweist, die durch feinste, aus einer Neutralrotlösung in ihr niedergeschlagene Kristalltrichiten sichtbar werden, ist geeignet, diese Schlußfolgerungen noch zu unterstützen — vorausgesetzt, daß der Mechanismus wirklich eine feste Plasmastruktur fordert.

Klare Trennung der verschiedenen Bedeutungen des Wortes Morphästhesie müßte für jede Anwendung desselben unbedingt verlangt werden.

---

<sup>1</sup>) Linsbauer (1917) hat darauf aufmerksam gemacht, daß die von ihm beobachtete Förderung der Ausbildung von Seitenorganen am Wundkallusrand bei frühzeitig verletzten Blütenköpfchen von *Helianthus* ebenso unter den Begriff der Morphästhesie falle, wie vermutlich die von Günthart (1904, 1917) festgestellte Förderung einzelner Blütenzonen bei unregelmäßig aufblühenden Dipsaceenköpfchen durch starke Krümmung des Blütenbodens. Für beides glaubt er die veränderten Spannungsverhältnisse innerhalb des Gewebes verantwortlich machen zu dürfen; er nimmt „Morphästhesie“ also im kausalen Sinn.

### c) Gebietsübertretungen.

Nur der Mangel an scharfer begrifflicher Unterscheidung hat die Scheinkonflikte zwischen kausaler und teleologischer Methode geschaffen. Er ist auch für die zahlreichen Gebietsübertretungen auf beiden Seiten verantwortlich zu machen.

Von einer Grenzverletzung durch das kausale Denken kann man immer dann reden, wenn ein Forscher einem Vorgang glaubt teleologische Bedeutsamkeit absprechen zu dürfen, weil er ihn ja durch einen ganz einfachen Mechanismus kausal erklärt habe. Beispiele dieser Art sind in der Literatur nicht selten.

Als Muster eines methodischen Übergriffs von teleologischer Seite darf die Beurteilung der Klebsschen Untersuchungen über willkürliche Entwicklungsänderungen höherer Pflanzen durch Reinke (1904) bezeichnet werden. Da dieser mir notwendig scheinenden Erläuterung jede polemische Absicht fern liegt, sehe ich ganz davon ab, wieweit etwa die ausschließliche Anwendung seines eigenen Begriffssystems Reinke am vollen Verständnis der Klebsschen Fragestellung und seiner begrifflichen Unterscheidungen hindert; es handelt sich nur darum, zu zeigen, daß seine Kritik eine unerlaubte Vermengung kausaler und teleologischer Gesichtspunkte darstellt. Die Bedeutung der durch kausale Methode gewonnenen Ergebnisse für die kausale Forschung wird durch eine teleologische Bewertung in keiner Weise berührt. Wenn Klebs die äußeren Bedingungen feststellt, unter denen etwa an Stelle eines Blüten sprosses bei *Sempervivum* eine Rosette auftritt, oder unter denen in der Achsel der Rosettenblätter Blüten gebildet werden, und durch diese Fassung der Probleme den Weg bahnt für die Erkenntnis der Bedingungen der Organbildung überhaupt — auch für die sogenannte „normale“ — so läßt sich hiergegen nicht mit Reinke einwenden, daß damit nur „Deformationen“, „eine Karrikatur der normalen Pflanze“, „monströse Formen“ erzielt seien; eine Andersbewertung der kausalen „Tragweite“ der Experimente auf Grund dieser teleologischen Beurteilung, wie Reinke sie versucht, ist einfach unzulässig. Teleologisch muß die Feststellung einer Mißbildung wie jede Aussage der Pathologie genannt werden, weil es sich dabei um die „Erhaltung“ des „Ganzen“ handelt; an anderer Stelle dieser Arbeit wird hierauf noch eingegangen werden.

Es kann gar kein Zweifel darüber bestehen, daß solche teleologischen Erwägungen keine Handhabe bieten gegen analytische Ergebnisse kausaler Forschung, und daß derartige Mißgriffe beiden Beurteilungsweisen nur schädlich sein können. Daß man sich hier auf ganz verschiedenem Boden befindet, geht auch klar aus jenem Teil der Ausführungen Reinkes hervor, der sich auf eine erlaubte Anwendung der teleologischen Methode beschränkt und in den „Umschaltungsversuchen“ von Klebs eine Änderung der „Ordnung“, der „Lokalisation in der Entwicklungsfolge der Pflanzenteile“ erkennt, die vielleicht (eine Analyse wird nicht gegeben) zum Teil sogar eine „Selbstregulierung“, eine „zweckmäßige Reaktion“ darstelle: denn diese teleologischen Überlegungen stehen mit den kausalen Folgerungen von Klebs durchaus nicht im Widerspruch.

#### **d) Analyse wichtiger Begriffe mit kausal-teleologischem Doppelsinn (Potenz, Funktion, Korrelation).**

Am deutlichsten tritt die Notwendigkeit scharfer Trennung des kausalen und des teleologischen Gesichtspunktes hervor, wenn man sich bewußt wird, daß ein Teil der Begriffe, mit denen die Lösung der wichtigsten Probleme der Physiologie in Angriff genommen wird, von einem Schwanken zwischen kausaler und teleologischer Bedeutung nicht frei ist. Der Versuch einer Analyse solcher Begriffe soll zugleich Gelegenheit bieten, gewisse mit ihnen verknüpfte, wichtige Voraussetzungen der experimentellen Biologie zu erörtern.

Eine bedeutungsvolle Rolle in der Physiologie der Formbildung spielt der Begriff der „Potenz“. Die Vererbungs-, speziell Bastardlehre untersucht das Verhältnis der „Merkmale“ zu den Potenzen und die Gesetze der Übertragung der Potenzen, die Variationslehre handelt von dem Verhältnis der Potenzen zu den äußeren und inneren Bedingungen und von dem Umfang des Potenzbereiches, die Lehre von der echten Entwicklung oder Ontogenie beschäftigt sich mit der Verteilung der Potenzen, die Lehre von den Formadaptationen und von der Restitution stellt das Vorhandensein „verborgener“ Potenzen fest, die in der „normalen“ Entwicklung sich nicht verwirklichen; Erörterungen über „primäre“ und „sekundäre“ Potenzen, über „äquivalente“ und „inäquivalente“ Systeme, über komplexe

Potenzen, über regeneratives und Anpassungs- „Vermögen“ ziehen sich durch die ganze Formbildungslehre. Steckt nun in diesem Begriff der Potenz, des Vermögens, in irgendwelcher Weise „Ziel“ und „Zweck“, Beziehung auf „Ganzheit“? Ist er teleologischer oder kausaler Natur?

Der Potenzbegriff enthält zunächst die Aussage irgendeiner „Möglichkeit“. Die wissenschaftliche Verwendung des Begriffes der Möglichkeit geht auf Aristoteles zurück, der in dem Begriffspaar „Möglichkeit“ (*δύναμις*) — Wirklichkeit (*ἐνέργεια*), — jenem anderen von Stoff (*ὕλη*) und Form (*εἶδος, μορφή*) nahe verwandt — eine der Grundlagen seiner Lehre von der Entwicklung geschaffen hat. Nur war diese „Möglichkeit“ ein sehr weiter Begriff, da sie nicht nur die Anlage des Samenkorns zur Pflanze, sondern auch die des Erzes zur Statue bezeichnete, und darum reichlich unbestimmt blieb. So läßt sich denn Fr. A. Langes Kritik (1873, I. Buch) verstehen, die in dem „Hineintragen“ des Begriffes der Möglichkeit in die Dinge den Grundirrtum des Aristoteles sieht: „In den Dingen ist ein für allemal nichts als vollkommene Wirklichkeit“. Und doch leistet der Begriff der Möglichkeit der modernen Naturwissenschaft vortreffliche Dienste, wenn er etwa im Bereich der Physik in der Verkleidung der „potentiellen Energie“ oder des „elektrischen Potentials“ auftritt. Wie hier nur ein Hilfsbegriff des Ordnung-wollenden Denkens vorliegt, der als wahrscheinlich auf Grund eines Naturgesetzes vorweggenommene Wirklichkeit enthält, also auf Grund der bekannten Wirklichkeit künftige Wirklichkeit unter gegebenen Bedingungen voraussagt (vgl. hierzu Driesch 1912), so enthält auch der Potenzbegriff der Formphysiologie nichts als Kausales; er ist der Ausdruck eines Nichtwissens um Vorgänge, die der ununterbrochenen kausalen Verknüpfung halber vorausgesetzt werden. Dem Begriff der Potenz haftet also nichts Teleologisches an. „Ganzheit“ kommt erst in Frage, wo der Inbegriff aller Potenzen in der Vererbung oder in der Entwicklung des Organismus auftritt. In der Übertragung und Entfaltung der Potenzen liegt unverkennbar eine Ordnung, eine Beziehung auf das Ganze, die dem gesondert betrachteten Begriff der Potenz fremd ist. Es ist also eine strenge Scheidung möglich zwischen dem rein kausalen Potenzbegriff und dem Ganzheitszug, der in den Beziehungen der Potenzen zum Ausdruck kommt.



Seine wissenschaftliche Bedeutung erhält der Begriff der Potenz nun erst, wenn er näher bestimmt wird, d. h. durch die Angabe der „Bedingungen“, unter denen die Potenz Wirklichkeit wird, sich äußert. Dies ist vor allem bei der Anwendung des Wortes „Vererbung“ zu beachten. Ein bestimmtes „Merkmal“ beruht auf einer oder aber mehreren Potenzen (Beispiel für den letzteren Fall: Rote Blütenfarbe [Anthocyan] kann zustande kommen durch das Zusammenwirken einer Potenz zur Produktion eines „Leukokörpers“ [z. B. eines Glukosids] mit einer anderen Potenz zur Produktion eines Enzyms [z. B. einer Oxydase], welche in den Geschlechtszellen getrennt übertragen werden können) — das muß im einzelnen die Kreuzungsanalyse feststellen; die Äußerung dieser Potenzen aber ist an bestimmte innere Bedingungen und durch diese vermittelt an die Konstellation der äußeren Bedingungen geknüpft. „Vererbt“ wird also die Art und Weise der Reaktion auf die Außenwelt (vgl. hierzu neben Klebs 1903, 1905, 1909, 1913 vor allem E. Baur 1908, 1911 [1922] und W. Johannsen 1909 [1913]). Darum liegt hier ein wichtiger Angriffspunkt für das Experiment. Auch wo es scheint, daß diese „Reaktion auf die Außenwelt“ gar nicht in Frage komme, etwa bei der behaupteten „Vererbung eines Rhythmus“ — mag dieser nun in Wachstumsvorgängen wie Laubabfall und Lauberneuerung (Klebs 1911, 1912; Volkens 1912) oder in Bewegungsvorgängen (Pfeffer 1875, 1904, 1907, 1911; Stoppel 1910, 1912<sup>1)</sup>) bestehen — führt die Analyse zu ihr hin. Denn bei solcher „vererbter“ Rhythmik muß eine Potenz für periodisch verlaufende Stoffwechselforgänge im Organismus gegeben sein, welche letztere in ihrem Auftreten natürlich an bestimmte chemisch-physikalische Verhältnisse ihrer „Umwelt“ gebunden sind; Veränderungen der Außenbedingungen durch den Experimentator können daher auch in jenes Getriebe eingreifen und bei genügender Verfeinerung der Methode die inneren Bedingungen dieses Rhythmus aufdecken. Überdies könnten auch nur relativ feste „innere Bedingungen“ bei kontinuierlichem Eingreifen eines konstanten Außenfaktors „ererbte“ Rhythmik vortäuschen (Klebs 1913). Darum kann nicht genug wiederholt werden, daß mit jener Scheinerklärung

---

<sup>1)</sup> Hiervon wird noch in dieser Arbeit die Rede sein (III, 3 u. IV, 3); daselbst weitere Literatur.

organischer Vorgänge durch die Behauptung, sie seien eben „vererbt“, gar nichts an wissenschaftlichen Ergebnissen gewonnen ist, sondern daß hier das Problem erst beginnt. Nur durch die Festlegung der Bedingungen erhält die in dem Wort Vererbung einbegriffene Potenz ihre Bestimmtheit.

Auch darauf muß noch hingewiesen werden, daß mit der teleologischen Aussage, in der Vererbung und Entwicklung komme „Ganzheit“ in Frage, noch nichts im Sinne von „typischer“ Entwicklung, wie Roux (1905) sie postuliert, behauptet ist. Wenn Roux die Lebewesen als „in sich geschlossene Determinationssysteme“ auffaßt und „alles Gestaltungsgeschehen, was diese Systeme bei typischer Beschaffenheit selber, also von sich aus determinieren“, als „typisch“ bezeichnet, als „atypisch“ „alles Geschehen, was von außen her an ihnen bestimmt, determiniert wird“, so kann dies leicht zu einer Unterschätzung des Eingreifens wechselnder Außenfaktoren in jede Ontogenese führen und so zur Vernachlässigung der Abhängigkeit der Potenzäußerung von der Außenwelt, wengleich er diese auch sonst prinzipiell anerkennt (so z. B. in dem „äußeren“ Beginnfaktor bei der „Selbstdifferenzierung“). Es kann höchstens für eine gewisse Seite der Betrachtung von Wert sein, zu unterscheiden zwischen „typischer“ Entwicklung unter konstanten Bedingungen und „atypischer“ Entwicklung auf Grund von „Alterationsursachen“, zwischen „typischen“ Potenzen, die als „immer wieder die gleichen“ im Gange der Ontogenese sich äußern und „atypischen“ Potenzen, die dem regulatorischen Geschehen, etwa einer Restitution, zugrunde liegen (die aber doch oft gerade das „Typische“ zum Ergebnis haben); der begriffliche Schnitt scheint hier nicht an der richtigen Stelle geführt zu sein. Im weitesten Maße ist die Gestaltung des pflanzlichen Organismus veränderlich in Beziehung zum Wechsel äußerer Bedingungen, ohne daß eine bestimmte unter den verschiedenen Gestaltungsmöglichkeiten sich als die „typische“ bezeichnen ließe. Das „Typische“, das etwa biologische Systematik an den Organismen feststellt, liegt im Vorhandensein der Potenzen und in ihrer Ordnung; in diese Ordnung aber und in die Äußerung der Potenzen vermag der Experimentator infolge der Abhängigkeit von inneren und äußeren Bedingungen einzugreifen; sie haben nur einen Sinn in bezug auf besondere, äußere Bedingungen. Ein Teil des von Roux

„typisch“ genannten Entwicklungsgeschehens fällt mit dem „normalen“ im Sinne von Klebs zusammen, nämlich der Art von Potenzäußerung, die den normalen, d. h. gewöhnlich herrschenden — und darum in gewisser Hinsicht konstanten — äußeren Bedingungen zugeordnet ist (bei Roux bezeichnet „normal“ nur „häufigeres Vorkommen“ [in über 50 vH. der Fälle] schlechthin). Man kann die entwicklungsphysiologischen Tatsachen — die zoologischen wenigstens — wohl auch mit den Begriffen Roux' darstellen, aber man versperrt sich damit mindestens einen Weg der experimentellen Analyse. Wie weit übrigens die äußeren und inneren Bedingungen jeweils in „Mittel“ (Driesch), „Realisationsfaktoren“ (Roux) und in Qualität und Örtlichkeit bestimmende „differenzierende Faktoren“ („Ursachen“) (Driesch) oder „Determinationsfaktoren“ (Roux) sich trennen lassen, ist nur experimentell zu entscheiden. Jedenfalls wird auch durch die Möglichkeit dieser Scheidung an der Tatsache des Abhängigkeitsverhältnisses selbst nichts geändert.

Nur kurz soll hier noch auf die Berechtigung der begrifflichen Trennung von Potenzen und inneren Bedingungen eingegangen werden, die von verschiedener Seite (bes. Jost 1908, aber auch Reinke 1904) bestritten wird. Gäbe es keine Vererbung im Sinne einer geordneten Übermittlung von Eigenschaften, sondern etwa nur einzelne mehr oder minder große Ähnlichkeiten der aufeinanderfolgenden Generationen, so würde sich vielleicht der Begriff der Potenz als ein besonderer erübrigen; die unleugbare in Vererbung und Entwicklung sich äußernde Konstanz aber im Gegensatz zu der Variabilität der festgestellten „inneren Bedingungen“ (vgl. bes. Klebs 1904) fordert diesen Begriff. Für seine wissenschaftliche Brauchbarkeit spricht es sicher, daß er nicht nur in der eigentlichen Entwicklungsphysiologie eine große Rolle spielt, sondern daß alle Ergebnisse der Variations- und Bastardierungslehre mit seiner Verwendung (als „Anlage“, „Allelomorph“, „Faktor“, „unit“, „Gen“, „Erbeinheit“, „Eigenschaftsrepräsentant“) formuliert wurden; er ist daher ein durchaus selbständiger Begriff der Formphysiologie. Jene „Erbeinheiten“ durchweg mit irgendwelchen, auf chemisch-physikalischem Wege feststellbaren „inneren Bedingungen“ gleichzusetzen, besteht zur Zeit — auch bei voller Anerkennung aller Erfolge der Chromosomentheorie und selbst beim Zugeständnis,

daß Enzyme oder Proenzyme vielfach eine große Rolle spielen werden — gar keine Berechtigung. Auch das kann nicht gegen die Unterscheidung von Potenzen und Bedingungen eingewandt werden, daß sie der mechanistischen Deutung neue Schwierigkeiten schaffe (Klebs hat eine solche wenigstens analogienhaft versucht); sollen doch wissenschaftliche Begriffe den Tatsachen, nicht den Hypothesen über sie angemessen sein. Eine gute Kritik „materialistischer“ Ausdeutung des Potenzbegriffes findet sich bei Detto (1907). Von einer „spezifischen Struktur“ (Klebs), der die Potenzen anhaften sollen, möchte ich nicht sprechen, da Mechanismus wie Vitalismus außer Betracht bleiben sollen; der Ausdruck „Potenz“ wird hier als rein analytischer Begriff ohne jeden weiteren hypothetischen Beigeschmack angewandt.

Hatte der Begriff der Potenz einen durchaus kausalen Inhalt, der nur durch die Tatsächlichkeit des Ganzen im Zusammenhang der Potenzen teleologisch gefärbt erscheint, so kommen dem zentralen Begriff der Physiologie, dem der Funktion (oder „Leistung“), zwei völlig verschiedene Bedeutungen zu, die scharf auseinander gehalten werden müssen. Wenn einerseits die Bewegung von Gliedmaßen, andererseits die Kontraktion als „Funktion“ eines Skelettmuskels bezeichnet wird; wenn ein bestimmter Beitrag zur Verdauung, oder aber Abscheidung eines Enzyme enthaltenden Saftes als Funktion der Pankreas oder der Speicheldrüsen gilt; wenn Lichtperzeption als Funktion der Retinazellen erklärt wird, und wenn es andererseits heißt, die Funktion der Retinazellen sei im einzelnen noch nicht aufgeheilt; wenn die hormonale Regulation des Gefäßtonus für die Funktion der Nebenniere gehalten wird, und wenn man andererseits Produktion von Adrenalin als ihre Funktion angegeben findet; wenn Speicherung von Reservestoffen, oder aber Umwandlung von Zucker in Stärke, Inulin, Hemizellulose oder Fette und Öle u. dgl. als Funktion pflanzlicher Speichergewebe genannt wird; wenn man die Regulierung der Verdunstung als Funktion der Spaltöffnungsschließzellen der Pflanzenepidermis ausgibt, oder aber das Schließen und Öffnen des Spaltes infolge von Gestaltveränderung auf Grund von Turgorschwankungen; wenn hier vom Dickenwachstum, dort von der Zellteilung als der Funktion des Kambiums gesprochen wird, so ist offenbar beidemale mit demselben Wort etwas vollkommen Verschiedenes gemeint. In dem

jeweils zuerst genannten Sinne bezeichnet „Funktion“ eine bestimmte Beziehung des betreffenden Vorgangs zum Ganzen des Funktionsgetriebes, hat also eine ausgesprochen teleologische Bedeutung; im zweiten Falle kennzeichnet „Funktion“ den Vorgang in seiner kausalen Verknüpftheit ohne jede Berücksichtigung der damit verbundenen Ganzheitshaltung. Diesen Unterschied hat Driesch schon vor geraumer Zeit (1899a) durch die Trennung der „harmonischen Funktion“ von der „Eigenfunktion“ klar ausgedrückt. Mit der Feststellung harmonischer Funktionen wie Speicherung, Verdauung, Regulierung der Transpiration usw. ist man auf dem Boden der Ganzheitsbeurteilung; die Erforschung der Eigenfunktionen wie chemische Synthese, Enzymproduktion und -aktivierung, Eiweißspaltung, Turgoränderung usw. gehört ins Bereich der kausalen. Strenge Sondere rung der beiden Bedeutungen des Wortes Funktion muß gefordert werden.

Nur auf harmonische Funktion bezieht sich Roux' Einteilung (1905):

Gestaltungsfunktionen	}	Bildungs- oder Entwicklungsfunktionen,
		Involutions- od. Rückbildungsfunktionen,
Erhaltungsfunktionen	}	Reparationsfunktionen,
		Betriebsfunktionen;

denn nur die Form der Beziehung der Funktionen zur Erhaltung der Ganzheit des Organismus wird als Einteilungsprinzip zugrunde gelegt.

Wenn von Vöchting (1892) oder Haberlandt (1904. 1918) das Problem aufgeworfen wird, ob im pflanzlichen Organismus funktionslose Zellen vorhanden sind, oder wenn man von gewissen (phylogenetisch) „reduzierten“ Organen als von funktionslosen spricht, wird stets auf harmonische Funktion abgezielt; denn Eigenfunktion kommt jedem lebenden (das heißt hier eben im Wirkenszusammenhang mit den übrigen Teilen des Organismus stehenden) Körperbestandteil zu. Von „toten“ Teilen kann eine Funktion nicht ausgesagt werden; „tot“ heißen in diesem Sinne freilich weder die plasmaleeren Gefäßwände noch die Zellwände des „mechanischen“ Gewebes bei Pflanzen, soweit ihre Beteiligung an den Vorgängen der Wasserleitung und Festigung als Eigenfunktion wie als harmonische Funktion charakterisiert werden kann. Von einer „Funktion“ von Kristallnadeln im Pflanzen-

körper zu reden, etwa im Hinblick auf ihre angebliche Schutzwirkung gegen Schneckenfraß, oder von der Anlockung von Insekten oder Vögeln als der „Funktion“ der Farbstoffe in Blüten und Früchten, würde die terminologischen Schwierigkeiten unnötig erhöhen, da ja hier sicher weder Eigenfunktion noch harmonische Funktion vorliegt: Die Vorgänge, welche hier so gekennzeichnet werden könnten, spielen sich ja in einem ganz anderen Organismus ab, nämlich in den Sinnesorganen, Nerven und Muskeln des „abgeschreckten“ oder „angelockten“ Tieres. Eine nützliche Einrichtung kann in dem Vorhandensein solcher Kristallnadeln und Farbstoffe gegeben sein; sofern sie aber nicht mehr am Funktionsgetriebe des Organismus teilnehmen, dürfte es nicht angebracht sein, von ihrer „Funktion“ zu reden und so mit diesem Wort noch eine dritte Bedeutung zu verbinden.

Das Verhältnis unseres Wissens um Eigenfunktion und um harmonische Funktion desselben Vorgangs bedingt es, ob wir — bei unbekannter harmonischer Funktion — von funktionslosen Organisationsteilen reden, oder ob uns — bei bekannter oder vermuteter harmonischer und unbekannter Eigenfunktion — die teleologische Methode zur „Arbeitshypothese“ wird und den Weg zur Aufdeckung der Eigenfunktion, d. h. des bestehenden Wirkenszusammenhanges, zeigt. Dabei muß im Auge behalten werden, daß diese gelegentliche heuristische Rolle der Ganzheitbeurteilung für die kausale Forschung ihre Selbständigkeit als besondere Methode der Biologie nicht berührt.

Der dritte Begriff, dessen Erörterung in diesem Zusammenhang angebracht erscheint, ist der der Korrelation. Im ursprünglichen Sinne — bei Cuvier und der formalistischen Morphologie — bedeutet Korrelation das Zusammengegebensein bestimmter Merkmale an jeder Einzigkeit einer Naturklasse, also etwa des Gebisses mit den großen Eckzähnen und den ungleichen Backenzähnen, der Krallen und des Schultergürtels ohne Schlüsselbein bei den Raubtieren, oder der Mahlzähne und des langen Darmes bei den Pflanzenfressern, ferner der zweizeiligen Blattstellung, der kampylotropen Samenanlage, des Skutellums und der Kariopse bei den Gramineen, ebenso aber auch der hexagonaltrapezoedrischen Kristallflächen, der schwachen Lichtbrechung, der positiven Doppelbrechung, der Zirkularpolarisation, der Härte 7, des spezifischen Gewichts 2,65 bei allen Quarzvarietäten. Der

Korrelationsbegriff der formalistischen Morphologie ist also durchaus akausal; Rád1 (1901, 1905, 1909) hat hierauf nachdrücklich hingewiesen. Dieser Korrelationsbegriff ist daher nicht der der Physiologie, sondern der Systematik; für diese ist er nicht Träger eines Problems, sondern selbstverständliche Voraussetzung, Letztbeziehungs-begriff<sup>1)</sup>.

Anders steht es mit dem Begriff, den Goebel (1880) unter der Bezeichnung „Korrelation“ in die botanische kausale Morphologie (Entwicklungsphysiologie) eingeführt hat. Goebel bezeichnet es als eine „Korrelation des Wachstums“, wenn bei vorhandener bzw. kräftig wachsender Gipfelknospe ein Austreiben der Seitenknospen unterbleibt, das bei Entgipfelung einsetzen würde; als weitere Beispiele werden das reziproke Größenverhältnis von Blattgrund und Blattspreite bei Blütenpflanzen, sowie das Wechselverhältnis zwischen dem Wachstum des Sporangienstandsvegetationspunktes und der Ausbildung der Sporangien bei den Selaginellen angeführt.

Welche mannigfache Anwendung der Korrelationsbegriff in der Physiologie seither gefunden hat, mag eine kurze Beispielsammlung von Fällen zeigen, bei denen man von „vorhandenen Korrelationen“ gesprochen hat.

Bei *Boussingaultia* und *Oxalis* entstehen nach Entfernung der Stengelknolle Internodialknollen des Laubsprosses bzw. des Rhizoms (Vöchting 1900); die Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit beim Kohlrabi, bei der Sonnenblume usw. hat die Bildung knollenartig angeschwollener Blattkissen zur Folge (Vöchting 1902, 1908); das mit noch nicht differenzierten Knospen versehene Reis der Runkelrübe bildet einen Blütenstand, wenn es einer alten Rübe aufgesetzt wird, es wird zu einem vegetativen sproßsystem, wenn man es mit einer wachstumsfähigen, jungen Wurzel verbindet (Vöchting 1892); die Tragblätter wachsender

---

<sup>1)</sup> Es mag nebenbei angedeutet werden, daß auch hier, in der vergleichenden Formbetrachtung, ein Ganzheitsbegriff wirksam ist, ohne den es keine morphologische Wissenschaft vom Aufbau der Lebewesen gäbe, und daß dieser sich besonders darin vom Ganzheitsbegriff der Physiologie unterscheidet, weil er völlig ateleologisch ist, mit „Zweck“ und „Zwecken“ überhaupt nichts zu tun hat. Der hier nur kurz berührte Gedanke, in meiner „Teleologie Kants“ (1921, S. 79—83) etwas eingehender behandelt, soll in anderem Zusammenhang ausgeführt werden.

Infloreszenzknospen bei Weiden weisen eine andere Ausbildung auf als die, deren fertile Axillarknospen frühzeitig entfernt werden oder die vegetative Knospen zeigen (Nordhausen 1910); die Stiele mancher Wasserpflanzen, z. B. von *Ranunculus sceleratus* oder von *Hydrocharis morsus ranae* wachsen bei verschiedener Wassertiefe gerade so lange, bis die Blattspreite die Wasseroberfläche erreicht hat (Frank 1872a, Karsten 1888); frühes Abschneiden eines Blattes oder Durchschneiden der Blattspur hemmt die histogenetische Ausbildung der letzten unterhalb der Wundstelle (Jost 1891, 1893); Wegnahme der Laubblätter bei *Onoclea Struthiopteris* bedingt Einstellung der Sporangienbildung und Umbildung der Sporangienanlagen zu Laubblättern (Goebel 1887, vgl. auch 1898); der abgeschnittene Sproß von *Chara* bildet am unteren Ende Rhizoiden, wenn der Vegetationspunkt vorhanden ist, er bildet sie fast gleichmäßig an der ganzen Achse verteilt, wenn dieser fehlt (Bessenich 1923); Exstirpation des Stielauges gewisser Krebse ruft eine Regeneration hervor, wenn das Augenganglion erhalten bleibt, führt aber zur Bildung einer Antenne, wenn jenes mit entfernt wird (Herbst 1899); bei operativer Entnahme einer Niere übernimmt die andere deren Ausscheidungsfunktion und vergrößert sich beträchtlich; erhöhte Muskeltätigkeit beeinflusst vermittelt der Kohlensäurespannung des Blutplasmas das Atemzentrum und bedingt so vermehrte Sauerstoffzufuhr (vgl. Starling 1906); der arterielle Tonus wird durch das sympathische Nervensystem und das Adrenalin aufrecht erhalten (vgl. Krehl 1907, Biedl 1911); die Abscheidung der Pankreasflüssigkeit erfolgt unter dem Einfluß der sauren Reaktion auf die Duodenalschleimhaut durch hormonale Vermittlung des pankreatischen Sekretins (Starling 1906); Entfernung der Achselknospe am Knoten von *Tradescantia fluminensis* hebt die Krümmungsfähigkeit des folgenden Gelenkes auf (Kohl 1894, 1900, Miehe 1902); sogar bei den knotenlosen Sprossen von *Hippuris* und *Myriophyllum* besteht diese Abhängigkeit vom Vorhandensein des meristematischen Gewebes der nächstoberen Blattansatzstelle (Schumacher 1923); alle Arten von reizbestimmenden Erregungszuständen der Nervenenden in tierischen Sinnesorganen werden durch Vorgänge in den Nerven dem nervösen Zentralorgan bzw. „ausführenden“ Organen (Muskeln, Drüsen) vermittelt; eine Reihe von „Außenmerkmalen“, z. B. Begrannung an beiden Blüten



der Ährchen, äußerst kräftige Behaarung, früh abfallende Körner, Ringwulst zwischen Blüte und Achse beim Hafer („Wildhafer“) hängen von einer einzigen Erbinheit ab (Nilsson-Ehle 1911); die Erbinheit für Behaarung bei Levkoyen kann sich nur geltend machen in Anwesenheit zweier Erbinheiten für Zellsaftfarbe (Miß Saunders 1908); wenn die Erbinheit für Sprengelung bei Bohnen zweimal (homozygotisch) gegeben ist, tritt dieses Merkmal nicht auf (Shull 1908); die Verteilung der Erbinheiten für „violette Farbe“ und für „langen Pollen“ bei *Lathyrus odoratus* folgt nicht den Mendelschen Regeln, sondern weicht in einer Weise von diesen ab, die eine deutliche „teilweise Verkoppelung“ beider Faktoren erkennen läßt (Bateson 1909); bei der Gametenverteilung werden die Erbinheiten für „aufrechte Blütenform“ und für „violette Farbe“ bei *Lathyrus odoratus* stets getrennt (spurious allelomorphism: Bateson 1909); die Männchen eines tropischen Schmetterlings, *Papilio Memnon*, übertragen zwei Erbinheiten für Merkmale von Weibchen, ohne diese selbst aufzuweisen („geschlechtliche Latenz“; J. C. H. de Meijere 1910): in allen diesen Fällen, die sich auch qualitativ noch erheblich vermehren ließen, — eine sehr gute Übersicht über „Gewebekorrelationen“ bei Pflanzen, für die auch nur teilweise der kausale Charakter feststeht oder überhaupt feststellbar ist, gibt Küster (1923) — ist es üblich, von einer Korrelation von Teilen des Organismus zu sprechen.

Daß hier eine Fülle der verschiedenartigsten Erscheinungen unter einem Namen zusammengefaßt werden, leuchtet ohne weiteres ein, insbesondere stellen die durch Kreuzungsuntersuchungen neuerdings aufgedeckten Beziehungen zwischen Erbinheiten, die teils die Äußerung gemeinsam gegebener Erbinheiten als „Merkmale“, teils ihre Verteilung auf die Geschlechtszellen betreffen, ebenso aber auch die hormonalen und neuralen Reizvermittlungen, jeweils besondere Gruppen dar. Eine Sichtung aller Fälle von Korrelation, eine Reinigung des Begriffs und eine Gliederung der gegenwärtig durch ihn bezeichneten Vorgänge ist eine noch ausstehende, wichtige Aufgabe.

Hier soll nur die Frage untersucht werden, ob es nicht praktisch erscheint, unter Ausscheidung aller übrigen Fälle nur diejenigen als Korrelationen zu bezeichnen, denen zugleich das Merkmal der Ganzheitshaltung zukommt. Da und dort ist auch der

Korrelationsbegriff in dieser Weise als ein teleologischer angewendet worden. Daß eine große Anzahl der oben angeführten Beispiele sich einem solchen teleologischen Korrelationsbegriff fügen würde, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden. Trotzdem dürfte diese teleologische Fassung des Begriffs ebenso unnötig als ungeeignet sein, da für die Physiologie kein Grund vorliegt, Wechselbeziehungen im Organismus, die teleologisch verständlich sind, prinzipiell von jenen zu sondern, die nicht ausgesprochen „ganzheitlerhaltend“ auftreten. Als kausaler Begriff ist „Korrelation“ durchaus eindeutig. Er bezeichnet eine Beziehung zwischen Vorgängen im Organismus, die wir als ursächlich verknüpft ansehen müssen. Gewöhnlich werden nur besonders auffallende (etwa morphologisch hervortretende oder ökologisch wichtige) Vorgänge so genannt; in seiner umfassenden Bedeutung hat besonders Pfeffer (1897, 1904) den Korrelationsbegriff herausgearbeitet.

Wo von Korrelationen die Rede ist, steht gewöhnlich nur ihre Tatsächlichkeit fest; die Einzelheiten der kausalen Verknüpfung dagegen sind meist unbekannt. Für die Physiologie ist der Begriff der Korrelation daher der Ausdruck eines Problems, ein Postulat des Wirkenszusammenhanges, dessen Erforschung noch aussteht. In dieser Form angewandt, hat er zweifellos große Bedeutung. Dagegen fehlt natürlich jede Berechtigung zu dem verbreiteten Glauben, durch die Anwendung des Wortes „Korrelation“ teleologische (oder kausale) Beziehungen schon „erklärt“ zu haben.

Die Fülle der festgestellten Korrelationen bedarf, wie erwähnt, einer eingehenden Gliederung, die nach mannigfachen Gesichtspunkten vorgenommen werden kann. Man wird etwa morphologische, Stoffwechsel- und Bewegungskorrelationen trennen, durch Auslösung (Reiz) vermittelte von solchen unterscheiden, die durch einfache, energetisch äquivalente Umsetzungen erfolgen usw. Auch teleologische Beziehungen können von Wert sein: Korrelationen, die in der Aufrechterhaltung der „normalen“ Funktion bestehen, mögen da von den „regulatorischen“ Korrelationen (insbesondere den „Kompensationen“) getrennt werden, die erst nach Störungen auftreten. In den meisten Fällen wird übrigens auch das Bestehen „normaler“ Korrelationen erst durch störende Eingriffe, welche sie aufheben, festgestellt. Aber gerade bei dieser

teleologischen Kennzeichnung der Korrelationen tritt deutlich hervor, daß der Korrelationsbegriff, wie er in der Physiologie vorwiegend verwendet wird, ein durchaus kausaler ist; daß gewisse Korrelationen als ganzheiterhaltend gekennzeichnet werden müssen, ist etwas besonders Hinzutretendes.

Mit dem Begriff der Korrelation steht es also in vieler Hinsicht ähnlich wie mit dem der Potenz: beide sind Hilfsbegriffe der kausalen Methode, beide Ausdruck für ein vorliegendes Problem — keine Antwort! —, beide werden bei Vorgängen angewandt, die häufig auch teleologisch gekennzeichnet werden können.

### 3. Die Anwendung der Ganzheitsbetrachtung.

#### a) Fehler in der Anwendung der Ganzheitsbetrachtung.

Die unberechtigte Anwendung der teleologischen Methode war es, die sie bei vielen Forschern unbeliebt oder gar als unzulässig verdächtig gemacht hat. Von zwei Irrtümern dieser Art wurde bereits gesprochen. Der eine besteht in der Erfindung der „Zweckmäßigkeit“ aller möglichen Einrichtungen des Organismus. Die Behauptung der Nützlichkeit eines „Ökologismus“, in der eine analogienhafte Anwendung des menschlichen Zweckbegriffs steckt, haben wir schon aus dem Gebiet der Ganzheitsbeurteilung verwiesen. Es mag diese Art bloßer Nützlichkeitsbetrachtung der Einrichtungen, welche etwa den Annulus des Polypodiaceensporangiums als „zweckmäßig“ erklärt, weil er zu dem „Zweck“ des Öffnens geeignet erscheint, pädagogisch ganz wertvoll sein — bisher hat sie freilich auch hierbei zahlreiche Auswüchse gezeitigt, die alle der teleologischen Methode angerechnet wurden —: von der Ganzheitsbeurteilung der Vorgänge muß sie unterschieden werden. Der andere Fehler wurde im letzten Kapitel ausführlich erörtert; er beruht auf der Verwechslung mit kausalen Hypothesen auf teleologischer Grundlage.

So kommt es, daß manche Forscher, wie etwa Küster (1903, 1911), der teleologischen Betrachtungsweise sehr mißtrauisch gegenüberstehen; daß sie sogar darauf ausgehen, besonders zu zeigen, was alles nicht „zweckmäßig“ an Einrichtungen und Vorgängen am Organismus sei. Sicherlich ist jeder Widerspruch gegen eine falsche Panteologie sehr berechtigt, und gerade im Sinne der Ganzheitsbetrachtung muß man Küster beistimmen in seinem

Kampf gegen die Sucht, alle und jede Eigentümlichkeit organischen Geschehens teleologisch ausdeuten zu wollen. Die Ganzheitsbeurteilung der Organismen selbst wird durch solche Kritik aber in keiner Weise getroffen.

Die Verwechslung mit dem Vitalismus hat die Teleologie auch noch mit anderen, irgendwie verwandten Anschauungen in Beziehung gebracht. Ein Erbe der „Naturphilosophie“ aus dem Zeitalter Okens ist es wohl, wenn etwa bei Pilzen von einem „Streben nach einer höheren Fruchtform“ gesprochen wird. Von einer solchen „Tendenz, alle in dem Organismus schlummernden Kräfte zu entwickeln“ oder wie immer diese schönen Wendungen heißen mögen, — auch in C. E. v. Baers „Zielstrebigkeit“ liegt, wie schon betont, dieselbe Gefahr verborgen —, weiß die Methode der Ganzheitsbeurteilung nichts.

Der gefährlichste Fehler aber, den erst die kritischen Arbeiten Drieschs klargelegt haben, ist die dauernde Vermengung der Ganzheitsbeurteilung von organischen Vorgängen mit einer reinen Zweckbetrachtung derselben. Sie findet sich unter anderem sogar in einer Arbeit von Němec (1905), die gerade der teleologischen Methode besonders kritisch gegenübertritt. Němec versucht zu zeigen, daß die von ihm festgestellten Regulationen bei der Regeneration der Wurzelspitze gar nicht „zweckmäßig“ seien — weil sie noch viel zweckmäßiger sein könnten. Wie ein nörgelndes Schulmeistern des Organismus — der auch gescheit hätte sein können — mutet es an, wenn Němec etwa schreibt: „Es ist nicht zu verkennen, daß es ebenfalls vorteilhaft wäre, wenn die Wurzel auf einen tiefgeführten Einschnitt durch teilweise Verwachsung der beiden Wundflächen und die Bildung eines mächtigen keilförmigen Gebildes reagieren würde“. . . . „Und wenn auch die alte Spitze wieder ihr Wachstum aufnimmt und die neue dasselbe nach einer bestimmten Zeit einstellt, so ist in der Bildung der neuen Spitze nichts Zweckmäßiges zu sehen, vielmehr liegt hier ein unnützer Energie- und Materialverbrauch vor; eine einfache Wundheilung oder Vernarbung wäre viel besser am Platze“ (S. 48). Natürlich handelt es sich gar nicht darum, was menschlich gesprochen, die „zweckmäßigste“ Handlung der Pflanze sein könnte, sondern nur darum, ob die festgestellten Vorgänge ganzheiterhaltend genannt werden können. Im vorliegenden Falle wurde eine Wurzelspitze durch einen Einschnitt geschädigt; es

bildet sich durch Umdifferenzierung eine neue: das ist sicher ganzheiterhaltend. Infolge bestimmter Ernährungsverhältnisse erholt sich zuweilen nachträglich die alte Spitze soweit, daß sie die neue an Wachstumsgeschwindigkeit überholt; nun stellt die neue Spitze ihr Wachstum ein: das ist wiederum ganzheiterhaltend. Ein Gesetz der Material- und Energieersparnis in allgemeiner Form — auf das Nė mec auch noch an anderer Stelle Bezug nimmt — kennt die teleologische Methode nicht; nur die „physiologische Anatomie“ redet zuweilen in unerlaubter Verallgemeinerung so. Nė mec sucht angesichts seiner Bedenken gegen die teleologische Methode den Ausweg, daß der Organismus nur auf die Einflüsse seiner Umgebung zweckmäßig reagiere, an die er angepaßt sei. Was soll das aber noch bedeuten, wenn er selbst in eben dieser Arbeit zeigt, daß bei den allerverschiedenartigsten Dekapitierungs- und Verwundungsflächen durch die verschiedensten Vorgänge, durch „direkte“, „partielle“ oder „einseitige“ Regeneration, durch Umdifferenzierung, durch Verschmelzung mehrerer Regenerate, durch Kallusrestitution usw. dasselbe Ergebnis erzielt wird, nämlich eine radiär angeordnete Wurzelspitze!

Ähnlich steht es mit den Bedenken Goebels gegen die teleologische Beurteilung, wie sie z. B. in den folgenden Worten enthalten sind: „Denn es gibt auch eine Reihe ganz zweckloser Regenerationsvorgänge, wie z. B. die Bewurzelung abgetrennter Blätter, welche keine Sprosse erzeugen können“. (1908, S. 184.) „Zwecklos“ nennt Goebel hier einen höchst „zweckmäßigen“ (ganzheiterhaltenden) Vorgang, weil dieser — in der Sprache vermenschlichender Zweckbetrachtung — infolge äußerlicher Umstände, hier etwa des Mangels an Baustoffen, seinen „Zweck“ nicht erreicht. Gegen die Beurteilung eines Geschehens als ganzheiterhaltend darf aber gewiß das nicht eingewendet werden, daß die Ganzheiterhaltung trotz dieses Vorgangs nicht gelingt. Auch die neue schöne Untersuchung Goebels über die „Entfaltungsbewegungen“ (1920. 1924) gilt wesentlich dem Nachweis, daß die üblichen teleologischen Deutungen vieler Bewegungen von Sprossen und Blättern irrtümlich ist, und daß ihre „primäre Funktion“ häufig die einer „Entfaltungsbewegung“ des sich entwickelnden Organs ist, durch den Bau und namentlich die Symmetrieverhältnisse der Pflanzenorgane bedingt, die dann, je nach den Lebensumständen der betreffenden Pflanze, zu anderen Funktionen nach-

träglich nutzbar gemacht werden können, aber durchaus nicht müssen. Es genügt noch nicht, demgegenüber mit Fitting (1922, S. 29) darauf hinzuweisen, daß hier „unbewiesene teleologische Deutungen durch eine neue, vielfach ebenfalls unbewiesene teleologische Deutung“ ersetzt sein möchte, wiewohl Goebel selbst in den Schlußworten seines Buches (1924, S. 557) eine derartige geheime Teleologie — wenn auch nicht als seine eigene Überzeugung — andeutet. Wichtiger ist uns, daß Goebels Kampf durchaus nicht der hier vertretenen Ganzheitsbeurteilung, sondern — neben dem Vitalismus — vor allem der aufklärerischen Nützlichkeitsteleologie und ihrem Erben, der darwinistischen Zuchtwahlteleologie gilt. Für Goebel ist der bloße Nützlichkeitsstandpunkt philiströse Steigerung einer dem Menschen angeborenen Betrachtungsweise, der die Schönheit des Schaffens und Gestaltens übersieht. „Aber eine nicht in Theorien befangene Untersuchung zeigt, daß bei den Lebewesen nicht die ängstliche Sparsamkeit des Familienvaters, der sich mit den Seinigen mühsam durchs Leben schlägt, waltet, sondern freie, oft — nach menschlichem Maßstab — verschwenderische Gestaltung. Wir können auch sagen: die reine Nützlichkeitslehre läßt die Natur schaffen wie einen Handwerker, der nur das herstellt, was unmittelbar gebraucht wird. Sie verhält sich aber wie ein Künstler, der sich vom nur Nützlichen nicht beschränken läßt“ (1924, S. 35). Auch bei Troll, einem Schüler Goebels, finden wir ähnliche Wendungen: „daß die Natur auch in den Blüten sich ungebunden in Formen und damit zusammenhängenden Bewegungen auswirkt, ohne Rücksicht auf ‚Ziel und Zweck‘, daß aber die Ergebnisse dieses ‚Gestaltungstriebes‘ oder ‚Formenspieles‘ (wenn man will) einer weitgehenden Ausnutzung unterliegen“ (1922, S. 246), oder: es handle sich bei den von ihm gefundenen teleologischen Beziehungen „nicht um Notwendigkeiten, sondern um Möglichkeiten . . . , Möglichkeiten, die die Organismen in ihrem ungestillten Bildungsdrang ausnützen zu einer erstaunlichen Lebens- und Formenfülle, nicht durch Überleben nur des Passendsten, sondern durch Überleben alles Lebensfähigen“. (1922a, S. 389.) Gegen die hier überall als letzte Voraussetzung der naturwissenschaftlichen Forschung auftretende weltanschauliche Grundüberzeugung von der Natura naturans ist von dem in diesem Buch vertretenen Standpunkt aus nichts einzuwenden, besonders da Goebel selbst die in der Ganzheitsbeurteilung des

Organischen liegende Grundtatsache bejaht, und nur ihre Unerklärbarkeit betont: „Für uns handelt es sich . . . nicht um die Auffassung der ‚Zweckmäßigkeit‘ im Leben der Organismen überhaupt, sondern um die der Mannigfaltigkeit, in der die Lebensvorgänge sich abspielen. Daß ein Lebewesen ein ‚Ganzes‘ ist, begabt mit ‚Selbstregulation‘, Entwicklung und der Fähigkeit, auf die Einwirkungen der Außenwelt in eigenartiger Weise zu antworten, das sind Eigenschaften, die wir erfahrungsgemäß in jedem Organismus antreffen, und die wir mit keiner Theorie werden ‚erklären‘ oder verständlich machen können“ (1924, S. 32). Eben die Kennzeichnung der Mannigfaltigkeit, mit der Ganzheitsbeziehungen sich äußern, scheint uns die Aufgabe der echten „Teleologie“.

Im Grunde ist es eben gar nicht die teleologische Methode, die Küster, Němec, Goebel u. a. bekämpfen wollen, sondern — wenn wir vom ebenfalls bekämpften Darwinismus, der Auslese des Nützlichsten, absehen — die nach ihrer Meinung dahinter verborgene Ansicht, als ob in jedem Organismus ein Homunculus sitze, dessen Weisheit die „zweckmäßigen“ Vorgänge zuzuschreiben seien. In der Teleologie bekämpfen sie eine grob vermenschlichende Abart des Vitalismus.

### b) Die drei Arten der Ganzheit.

Die bisherigen Ausführungen wollten das Wesen der teleologischen Methode klarlegen und sie gegen Mißdeutungen aller Art schützen. Es kann nunmehr versucht werden, ihr Verfahren im einzelnen zu entwickeln. Diese Ableitung kann natürlich nicht aus dem Begriff der Ganzheitsbeurteilung als solcher allein, sondern nur an Hand der Erfahrung erfolgen. Wenn nicht in dem reichhaltigen Ergebnis der pflanzlichen und tierischen Entwicklungsphysiologie die mannigfachsten Beispiele der Anwendung der teleologischen Methode vorliegen würden, so wären die folgenden Erörterungen — wie manche der vorhergehenden — nicht möglich.

Zunächst erhebt sich die Frage, was denn eigentlich in allen „zweckmäßigen“ Vorgängen das „Ganze“ sei, das im Werden erhalten wird. Beim bisherigen Gebrauch dieses Ausdrucks war gewissermaßen der Organismus schlechthin mit dem Ganzen gemeint. Und offenbar ist es auch „der Organismus“ als ein Ganzes,

von dem teleologische Betrachtung handelt. Im Lichte der einzelnen Tatsachen bekommt der Begriff des Ganzen aber doch jeweils eine besondere Färbung.

Die Zergliederung der so verschiedenartigen „ganzheiterhaltenden“ Vorgänge ergibt als einziges Gemeinsames die Erhaltung eines Geordneten. „Ordnung“ allein läßt sich — als das Verhältnis der „Teile“ untereinander oder eines „Teils“ zum „Ganzen“ — als aller Ganzheiterhaltung Gemeinsames feststellen. Jedem der drei natürlichen Zweige der Physiologie liegt eine besondere Form der Ordnung zugrunde. Einmal ist es die Form des Organismus, die hergestellt oder wiederhergestellt wird. Daß diese „Form“ etwas Festes, einheitlich Geordnetes bei aller „Variabilität“ darstellt, zeigen besonders deutlich die Ergebnisse der neueren Vererbungs- und Variationsforschung, die das Bereich der „Potenzen“ dieses Organismus umgrenzt und ihre gesetzmäßige Beziehung zu inneren und äußeren Bedingungen aufdeckt. Ferner tritt der geordnete Zusammenhang aller Stoffwechselfunktionen als ein Ganzes auf, und hierzu gesellt sich als drittes der geordnete Ablauf eines Bewegungsgefüges. Dabei brauchen die „Mittel“ der Ganzheiterhaltung durchaus nicht demselben Sondergebiet der Physiologie anzugehören wie die Form der Ganzheit. „Funktionsganzheit“ mag durch Formänderungen (Wachstumsvorgänge) hergestellt werden, Formganzheit durch Bewegungserscheinungen usw.; das alles kann nur der wissenschaftlichen Erfahrung entnommen werden. Sie allein kann auch nur zeigen, ob noch weitere Formen der Ganzheit als die genannten unterschieden werden müssen. Wenn man zuweilen angesichts der Fortpflanzung und damit verknüpfter regulativer Vorgänge, (z. B. der Erhaltung der Geschlechtsorgane bei hungernden Planarien oder des Übergangs von Pflanzen zur Fortpflanzungstätigkeit unter ungünstigen — d. h. funktionsstörenden — Bedingungen) von einem besonderen „Zweck der Arterhaltung“ gesprochen hat, so glaube ich mit den Begriffen der Form- und Funktionsganzheit auch hier auszukommen; erhalten werden in diesen Fällen diejenigen Strukturen bzw. Funktionen, die unter geänderten Bedingungen das ganze Funktionsgetriebe wiederherstellen können. Im Kapitel III (s. a. S. 90/91) wird hierauf noch ausführlicher eingegangen werden.



**c) Ganzheitbeurteilung und Pathologie (einschließlich der Gallenfrage, des Symbiose- und insbesondere Flechtenproblems und der Transplantationen).**

Wenn die teleologische Methode verlangt, alle Vorgänge am Organismus daraufhin zu untersuchen, ob sie ganzheiterhaltend sind, so fordert sie doch durchaus nicht, daß dies wirklich der Fall sei. Ich habe bereits darauf hingewiesen, daß es unstatthaft ist, überall „Zweckmäßigkeit“ des organischen Geschehens vorauszusetzen. Vielmehr kennen wir Vorgänge am Organismus, die nicht ganzheiterhaltend, sondern ganzheitzerstörend sind und andere, die sich nach dem bisherigen Stande unseres Wissens indifferent verhalten.

Die Lehre von den Vorgängen, bei denen der Einfluß der Störung den ganzheiterhaltenden Charakter der Reaktion überwiegt, bei denen Ganzheit in irgendeinem Sinne nicht gewahrt bleibt, ist die Pathologie. Es ist selbstverständlich, daß sie nur möglich ist auf Grund der Ganzheitbeurteilung, d. h. auf Grund der Frage, ob hier ganzheiterhaltendes Geschehen gegeben ist.

Eine besonders wichtige Form pathologischer Vorgänge äußert sich darin, daß ein Teil des Organismus „Selbständigkeit“ dem „Ganzen“ gegenüber erhält, daß er gewissermaßen selbst ein „Ganzes“ wird. Die Bemerkungen Pfeffers über den Tod des Organismus infolge der Verselbständigung der Partialfunktionen (1904) gehören hierher. Die bösartigen tierischen Geschwülste werden schon längst als Beispiele dafür angeführt. Aber auch dann hat man schon hiervon gesprochen, wenn unter ungünstigen äußeren Bedingungen die Vegetationspunkte auf Kosten der älteren Teile des Organismus ihr Leben erhalten, ferner bei den hypertrophischen Blattkissen des Kohlrabi, die nach Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit auftreten und die Vöchting (1908) wegen ihrer eigenartigen Abweichungen von der normalen Organisation in Stranganordnung und Idioblastenbildung als Tumoren deutet, und weiterhin besonders bei den Gallen. Obwohl in diesen Fällen der beurteilte Vorgang eine Schädigung des Organismus darstellt, so ist doch gerade hier kritische Vorsicht bei der Analyse vonnöten. Die Tatsache, daß gewisse abnorme Erscheinungen mit Schädigungen des Organismus verbunden auftreten, darf noch nicht verleiten, sie als unbedingt ganzheitzerstörend, als pathologisch, aufzufassen. Die medizinische Hypothese, daß Fieber

und Entzündung (Metschnikoff u. a.) auch Heilungsreaktionen des Organismus darstellen könnten, muß zur Vorsicht mahnen. So kann man die Ernährung der „embryonalen“ Teile auf Kosten der älteren als ganzheiterhaltend bezeichnen; aber auch die „Tumoren“ Vöchtings haben als Reservestoffbehälter für die übermäßig auftretende Menge plastischer Stoffe eine unbestrittene Bedeutung, und völlig lassen sich auch der Gallenbildung erhaltungsmäßige Züge nicht abstreiten. Wenn man auch mit Küster (1903, 1911, 1916a) die Ausgestaltung der Gallen als schädigend, als pathologisch bezeichnen muß und die Gallenbildung als solche nicht allgemein als Schutzreaktion gegen den Parasiten deuten kann, so gibt es doch auch hier einzelne ganzheiterhaltende Vorgänge. Die Entstehung von Kallus- und Wundholzbildungen und vor allem die gesteigerte Nährstoffzufuhr (vielleicht auch die Bildung mechanischer Gewebe), welche auf die vom Gallenorganismus ausgehenden Reize hin erfolgen, sind zunächst ganzheiterhaltend. Die entgegengesetzte Auffassung läßt sich zu sehr von der seltsamen Zufälligkeit bestechen, daß die Nährstoffe und die mechanischen Gewebe (letztere nur zuweilen) eine für den Parasiten nützliche Einrichtung darstellen; würden die Stoffe nicht vom Gallentier verbraucht, so läge gegen die Deutung der vermehrten Stoffzufuhr an die „erkrankte“ Stelle als einer „Regulation“ überhaupt kein Grund zu einem Einwand vor. Dafür spricht ferner, daß diese angehäuften Nährstoffe der Gallengewebe nach Entfernung oder Tod des Gallentiers für die Pflanze verbraucht werden können, und daß sie in solchen Fällen sich durch Kultur auf Zuckerlösung vermehren lassen (nach Küster 1903). Als Grundlage für die Annahme eines „überindividuellen Lebensfaktors“ seelischer Art (Becher 1917) scheint mir die Erfahrungsgrundlage — die nur als „fremddienliche Zweckmäßigkeit“ für das Gallentier deutbaren Besonderheiten der Gallenbildungen — doch zu schmal zu sein, wenn auch die Rätselhaftigkeit der rechtzeitig erscheinenden Öffnungsmechanismen mancher Gallen offen zugestanden werden muß. Wie weit diese — nicht von vornherein abzulehnende, sondern eine sorgfältige Prüfung wert — Abart eines (in unseren Augen allerdings schon metaphysischen) Psychovitalismus geeignet ist, außer den verschiedenen Erscheinungen „fremddienlicher“ und „artdienlicher“ Zweckmäßigkeit scheinbar weiter abliegende Ordnungszüge wie „Konvergenzerscheinungen“

des Bau- und Funktionsplans aus einheitlichen Gesichtspunkten zu erklären, kann hier nicht erörtert werden (Literaturzusammenstellung über das Für und Wider in der Frage der fremddienlichen Zweckmäßigkeit in der kurzen Übersicht von Becher 1925).

Dieselbe vorsichtige Kritik muß bei der teleologischen Beurteilung aller schädigenden Einrichtungen von Schmarotzern auf Pflanzen geübt werden. Es läßt sich nicht leugnen, daß die Hexenbesen und ähnliche Gebilde immerhin bezüglich der Formbildung noch gewisse „harmonische“ Züge zeigen, wenn auch das Verhältnis zur Gesamtform gestört ist. Besonders wichtig sind die Fälle, bei denen eine gewisse „Lebensgemeinschaft“ von Schmarotzer und Wirt stattfindet. Zwischen der Kleeseide *Cuscuta* oder dem Würger *Orobanche* und ihren Wirtspflanzen besteht bezüglich der Ernährung Funktionsganzheit — obwohl durchaus keine Formganzheit — so daß man z. B. die Vorgänge der Verschmelzung der Gefäßbündel in bezug auf diese Funktionsganzheit als ganzheiterhaltend (oder -herstellend) bezeichnen kann.

Ganz entsprechend diesem Verhältnis beginnt man mehr und mehr auch die verschiedenen Fälle von „Symbiose“ aufzufassen. Zweifellos würde man ein Geschwür am menschlichen Körper, das infolge einer Bakterieninfektion aufträte, und in dem durch den Stoffwechsel der Bakterien dem Organismus unter anderen auch verwendbare Stoffe zugeführt würden, doch ein Geschwür, eine pathologische Erscheinung nennen und von Parasitismus reden. Gewiß kann man die Fälle von Parasitismus, die in gewissem Umfang auch dem angegriffenen Teil nützlich werden, unter dem Namen „Symbiose“ zusammenfassen. Nur muß man sich darüber klar sein, daß diese eben doch ein Sonderfall des Parasitismus bleibt. In diesem Sinne faßt Küster (1911) diejenigen Gallen, die dem Wirtsorganismus nützlich sind, als „Eucecidien“ zusammen. Es sind das die bekannten Fälle der Bakterienknöllchen von *Rhizobium radicola* und *Rh. Beyerinckii* bei Leguminosen, der Erlenknöllchen von *Schinzia (Frankia) alni*, ferner die Pilzknöllchen bei *Elaeagnus angustifolius* und *Podocarpus chinensis*, der endotrophen Pilzwurzel der *Neottia nidus avis* (Magnus 1900), *Psilotum triquetrum* (Shibata 1902) u. a. m. Hierher gehören nach Küster vielleicht auch die sukkulenten Gallen von *Heterodera radicola*, die nach Vuillemin und Legrain (1894) den sie erzeugenden Pflanzen der Sahara durch ver-

mehrte Wasserspeicherung nützlich werden sollen. Daß das Verhältnis zwischen Leguminosen und Knöllchenbakterien nicht ein solches gegenseitiger Unterstützung, sondern ein Kampfverhältnis darstellt, ist besonders den Angaben Hiltners (1904/06) zu entnehmen, daß je nach dem Ernährungszustand beider Teile und der Virulenz der Bakterien bald der eine, bald der andere Teil die Oberhand behält, während sich in anderen Fällen jenes Gleichgewichtsverhältnis einstellt, das als charakteristisch für die Symbiose gilt. Die übrigen bekannten Bakterien- und Pilzsymbiosen, deren Zahl ja neuerdings sich vermehrt hat, werden ebenso aufzufassen sein. Bezüglich der Flechtensymbiose wird schon längere Zeit eine ähnliche Ansicht vertreten. Gewiß haben die Flechten neue, ihnen eigentümliche Gestaltungsformen ausgebildet, stellen also in dieser Hinsicht eine „Formganzheit“ dar; auch besondere Fortpflanzungsformen, die Soredien (Brutknospen aus Pilzhypen und Gonidien), sowie die selteneren Hymenialgonidien (meist in den [Asci enthaltenden] Apothecien erzeugte Vereinigungen von Pilzsporen und Algenzellen), und besondere Stoffwechselprodukte (z. B. das Parietin, der gelbe Farbstoff der Rinde von *Xanthoria parietina* nach Tobler 1909) sind der Verbindung von Pilz und Alge eigentümlich, aber zweifellos kann nicht durchgehends von einem Nutzen beider Teile gesprochen werden. So hat Treboux (1912) gezeigt, daß die Alge *Cystococcus humicola* als *Xanthoria*-Gonidie ein viel kümmerlicheres Dasein führt als in freiem Zustande, was sich besonders in der verminderten Teilungsfähigkeit und in der Färbung äußert. Er spricht daher statt von mutualistischer Symbiose von einem Flechtenparasitismus — nämlich des Pilzes auf der Alge — oder „Helotismus“. Ferner hat Danilow (1910) festgestellt, daß bei verschiedenen Flechten die Pilzhypen intrazelluläre Haustorien in die Algen senden, und vertritt daher ebenfalls die Ansicht vom Parasitismus des Pilzes auf den Algen. Nienburg (1917), der seine Angaben bezüglich der Flechte *Evernia prunastri* bestätigte, fand aber andererseits eine besondere Förderung der Alge durch den Pilz: bei Flechten der Gattung *Pertusaria* werden die Algen durch besondere „Schiebehypen“ in die algenfreie Zone des wachsenden Thallusrandes befördert, wo sie sich vielfach teilen, so daß der Pilz selbst die Aufrechterhaltung des Zusammenlebens innerhalb des Flechtenthallus während des Wachstums in besonderer Weise organisiert. Daß

die Alge den Pilz mit Kohlehydraten versieht, zeigt das Vorkommen von Stärkekörnchen nicht nur innerhalb der Gonidien, sondern außerhalb in ihrer Nähe im Pilzthallus, wie dies neuerdings Ma m e l i (1919) beschrieben und T o b l e r (1923) bezüglich *Xanthoria parietina* bestätigt hat; im Winter und bei Verdunklung schwinden die Körnchen an den Hyphen außerhalb der Algen zuerst. Vielleicht ist nicht nur bei verschiedenen Flechten, sondern auf verschiedenen Entwicklungsstadien derselben Flechte das Verhältnis ein verschiedenes, so daß anfänglicher Funktionsganzheit der Verbindung, des Konsortiums, ein bloßes Nebeneinanderleben und sogar völliger Parasitismus des Pilzes auf der Alge bis zu deren Vernichtung folgen kann. Daß durch den Pilz mindestens auf gewissen Stadien der Flechtenentwicklung eine fördernde Wirkung auf die Entwicklung der Gonidien ausgeübt wird, zeigen die Beobachtungen E. B a c h m a n n s (1923), nach denen sowohl bei der Einwirkung der Hyphen eines Gallenpilzes auf die Soredien der Flechte *Cladonia fimbriata f. simplex*, als beim Übergang des Flechtenpilzes gewisser Krustenflechten zur Pyknidenbildung, sowie in einigen anderen Fällen die Algen unter dem Einfluß der wachsenden oder sich teilenden Pilzhypen erheblich größer werden und sich beträchtlich vermehren. Andererseits werden nach Untersuchungen desselben Autors in den „Goniocysten“ der auf morschem Holz lebenden norwegischen Flechte *Moriola pseudomyces*, kleinen kugeligen Kapseln mit wenig bis sehr vielen Algenzellen und Innenhypen, die Algen in Wachstum und Vermehrung durch die Pilzzellen anfänglich gefördert, auf späterem Stadium dagegen durch die sie umspinnenden Innenhypen völlig aufgezehrt (E. B a c h m a n n 1925). Bei all diesen Fällen von Parasitismus ist der teleologischen Methode nur insofern eine Handhabe gegeben, als die beiden Pflanzen, Schmarotzer und Wirt, eine Funktionsganzheit oder auch — wie offenbar bei vielen Flechten — eine Formganzheit bilden. Eigentlich „Regulatorisches“ in später zu erörterndem Sinn liegt wohl überhaupt nicht vor, sondern, neben pathologischen Erscheinungen, vorwiegend „Harmonisches“. Was in jedem Einzelfall überwiegt, das Pathologische oder das Harmonische, die Ganzheit des einen Teilhabers oder des symbiotischen Organismus, kann nur sorgfältigste Einzelforschung lehren. Hier ist nur festzustellen, daß weder die eine noch die andere Feststellung ohne Ganzheitsbegriffe auskommt.

Ein noch deutlicherer Wechsel zwischen Parasitismus und symbiotischer Funktionsganzheit zeigt nach den neueren Untersuchungen Rexhausens (1920) die ektotrophe Mykorrhiza unserer Waldbäume, wo die hyphenumspinnenen Pilzwurzeln im nährsalzarmen Humusboden als „einheitlich osmotisch wirkende Individuen“ anzusehen sind, die den Pilz mit den unentbehrlichen Nährsalzen (besonders für K und P nachgewiesen) versorgen, so daß hier die ursprüngliche Auffassung Franks (1885, 1885a) und Stahls (1900), gegen die Weyland (1912) Bedenken erhoben hatte, Recht behält; andererseits wird der Pilz von der Wurzel mit Kohlehydraten versorgt. Wo aber der Pilz schlechte Lebensbedingungen findet, wird sein Parasitismus dem Baum gefährlich, während er auf Böden, die den Bäumen günstige Bedingungen bieten, schwächer wird oder ganz von der Wurzel verschwindet<sup>1)</sup>.

Entsprechend sind die Transplantationen, die künstlichen Verbindungen von Teilen desselben oder verschiedener Organismen zu beurteilen. Reichliches botanisches Material findet sich in den grundlegenden Untersuchungen Vöchtings (1892). Wenn die Verbindung von Reis und Unterlage gelingt, so bilden beide in ausgesprochener Weise eine Funktionsganzheit; bezüglich des Stoffwechsels stellen sie einen Organismus dar. Anders steht es bezüglich der morphologischen Eigenschaften, besonders bei den Transplantationen verschiedener Pflanzen und Pflanzenrassen oder bei heterogenen Verbindungen verschiedener Organe derselben Pflanze. So führt nach Vöchting (1892, S. 23/24) das Reis von *Beta vulgaris* „in der Wurzel ein eigenartiges, anatomisch selbständiges Wachstum“. „Vermittels eines eigenen Kambiums bildet es einen besonderen sekundären Holzkörper, der zwar mit den Bündeln der Wurzeln im Zusammenhang steht, aber eine von diesen unabhängige Entwicklung erfährt. Das Reis sucht sich nach dem ihm eigenen Wachstumsgesetz zu gestalten und abzurunden, auch nachdem es in festen Gewebeverband mit der Wurzel getreten ist; ein Umstand, der um so auffallender ist, wenn man bedenkt, wie fest und geschlossen die Ernährungseinheit ist, die Reis und Wurzel hier bilden.“ Die zwei durch Pfropfung verbundenen Organismen stellen also eine Funktionsganzheit, aber

<sup>1)</sup> Eine kurze zusammenfassende Darstellung des Symbioseproblems bei Nienburg (1913, Flechten) und Burgeff (1913, Zusammenleben von höheren Pflanzen mit Pilzen und Bakterien).

durchaus keine Formganzheit dar. Die Gestaltungsvorgänge, durch welche die völlige Verbindung zustande kommt — Kambiumtätigkeit, Bildung des „Kittgewebes“ und der Gefäßverbindungen usw. — sind ganzheiterhaltend (oder hier besser ganzheitherstellend) in bezug auf diese Funktionsganzheit. Dasselbe gilt natürlich auch für die „Verschmelzung“ der bezüglich der Polarität ungleichnamigen Kallusbildungen in den Versuchen Simons (1908). Entsteht trotz äußerlichen Gelingens einer Pfropfung keine Funktionsganzheit, so tritt das in Störungsreaktionen der schon verwachsenen Teile zutage, die in Form von Wachstums-hemmungen, bleicher Farbe, von mehr oder minder harmlosen Geschwulstbildungen bis zu tödlichen Krankheitserscheinungen auftreten. Bei solchen „disharmonischen Verbindungen“ krautiger Pflanzen können die zusammengefügteten Teile zuweilen selbstständig werden; das Reis etwa stellt durch Wurzelbildung seine Form- und Funktionsganzheit wieder her. Klar wird das Ganzheitproblem bei solchen pathologischen Vorgängen formuliert in Vöchtings letztem Werk (1918), wo er bei der Besprechung der Störungen, die bei Pfropfung in umgekehrter Lage auftreten, sagt: „Aber auch an ihnen suchen sich einzelne Gewebe, solange noch Nährstoffe vorhanden sind, zu erhalten. Der Trieb zum Leben, der Drang zum Dasein offenbart sich hier in überraschender Art. Aber handelt es sich bei diesen Wucherungen bloß um Vorgänge, die keine morphotischen Beziehungen zum Ganzen mehr haben, die bloß zufälliger Natur sind, oder lebt auch in diesen Teilen noch das Streben zum Ganzen, zum Wiederaufbau der Einheit?“

Besonders wichtige Fälle von „Pfropfsymbiosen“ stellen die aus „zusammengesetzten“ Vegetationspunkten entstandenen „Periklinalchimären“ dar, deren Begriff von Baur aufgestellt wurde, und für die er selbst (1908/09, 1909, 1910), Winkler (1907, 1908, 1910) und Buder (1910, 1911) Beispiele im Pflanzenreich aufzuzeigen suchten. Erhebliche Einschränkungen bezüglich der Pelargonien Baur's, durch die auch die Periklinalchimärennatur der *Crataego-Mespili* und der Solanumpfropfungen Winklers zweifelhaft wird, brachte zunächst Küster (1919), dann vor allem Noack (1922a). Eine für das vorliegende Problem interessante Angabe findet sich in den Untersuchungen Buders (1911) über *Laburnum Adami*. Die Epidermis dieser Pflanze mit den Merkmalen von *Cytisus purpureus* bildet mit dem übrigen Gewebe vom

Charakter des *Laburnum vulgare* einen funktionell einheitlichen Organismus, „obwohl die artfremden Zellschichten, wie die Rückschläge lehren, der Potenz nach sehr wohl imstande sind, aus sich selbst einen ganzen Organismus artgleicher Zellen hervorgehen zu lassen“. Nun kann sowohl die *Purpureus*-Epidermis als die *Laburnum*-Komponente für sich allein die Korkbildung des Doppelorganismus übernehmen, als auch beide zusammen Periderm bilden können. Besonders merkwürdig ist aber dieser letzte Fall dann, wenn die *Purpureus*-Epidermis ihr Periderm in umgekehrter Reihenfolge erzeugt, Korkplatten nach innen, Phelloderm nach außen. In diesen „Korkdoppelplatten“ liegt eine offenbare Reaktion der *Purpureus*-Epidermis gegen den *Laburnum*-Partner vor, der hier für die erste eine „surface libre“ im Sinne Bertrands (1884) bildet. Wichtig ist die Angabe Buders, daß in allen beobachteten Fällen von inverser Korkbildung immer auch schon mindestens die benachbarte *Laburnum*-Zellreihe verkorkt gewesen sei, daß also auch die Plasmodesmen zwischen beiden Pflropfsymbionten aller Wahrscheinlichkeit nach unterbrochen gewesen seien. Der für den Doppelorganismus pathologische Vorgang ist hier ganzheitlerstellend für den einen Teil, der im Augenblick der Verselbständigung nur aus einer einschichtigen Epidermis besteht.

Mit der Frage der Funktionseinheit bei durch Pflropfung entstandenen Pflanzen spielt auch die gegenseitige chemische Beeinflussung der Pflropfsymbionten, wenn diese verschiedenen Arten entstammen, eine große Rolle. Nachdem die meisten früheren Versuche negative Ergebnisse geliefert hatten, sind neuerdings auch positive zutage getreten. Dabei ist der Übertritt verschiedener Alkaloide des Tabaks auf die Kartoffelunterlage (Meyer und Schmidt 1910) oder die Beeinflussung der Geruchsstoffe von *Artemisia Absinthium* durch die verschiedenen Unterlagen (Daniel 1923) von geringerer Bedeutung für unser Problem, als z. B. die Stoffleitungsvorgänge in den verschiedenen Pflropfverbindungen von Sonnenblume (*Helianthus annuus*) und Topinambur (*Helianthus tuberosus*), deren gutes Transplantationsvermögen schon Vöchting festgestellt hatte. Während die Sonnenblume nur rechtsdrehende Kohlehydrate und niemals Inulin bildet, geht Topinambur von der Bildung rechtsdrehender Zucker in den jungen Sprossen nach den unteren älteren Teilen hin kontinuier-



lich zur Bildung linksdrehender über und speichert Inulin. Nicht nur erfolgt Inulinbildung in der Topinamburunterlage bei Sonnenblume als Reis (Daniel 1921, Colin 1922), sondern auch die letztere wird als Unterlage eines Topinamburreises gut ernährt, obwohl sie kein Inulin aufnimmt (Colin 1922). Daß hierbei eine Umwandlung des Inulins in rechtsdrehende Kohlehydrate beim Übergang zur Sonnenblume stattfindet, macht eine Zwischenpfropfung eines Stückes Sonnenblume zwischen Unterlage und Reis von Topinamburpflanzen (Daniel 1922) wahrscheinlich, das in ersterer viel Inulin speicherte, in letzterem (wie normal) weniger enthielt, während das *Helianthus*-Zwischenstück bei guter Ernährung und verlängerter Lebensdauer völlig frei von Inulin blieb. Trotz der Erhaltung der Stoffwechselspezifität in den Zellen der Pfropfsymbionten wird eine Stoffleitung und normale Stoffspeicherung des verwickelt zusammengesetzten Gebildes aufrecht erhalten. Eine Beeinflussung der Lebensdauer des einjährigen durch einen mehrjährigen Pfropfsymbionten fand Lieske (1920) neben vielen negativen Ergebnissen in dem einen Fall, wo auf die einjährige Tomate (*Solanum lycopersicum*) ein Sproß von *Solanum arboreum* gepflanzt wurde; bei Bericht wuchs diese Pfropfsymbiose ohne Anzeichen von Schädigung bereits 21 Monate und das gepfropfte *S. arboreum*-Exemplar war doppelt so lang als gleichalte nicht gepfropfte.

#### d) Die Schwierigkeiten des Begriffs der Ganzheit beim pflanzlichen Organismus.

Die bisher erörterten Sonderfälle der Durchführung der teleologischen Methode haben für Tiere und Pflanzen gleiche Bedeutung, wenn sie auch vorwiegend für die letzten entwickelt wurden. Es gibt aber auch Schwierigkeiten für die Anwendung des Ganzheitsbegriffs auf den Pflanzenkörper, die auf dessen Organisation im Gegensatz zu der des Tierkörpers beruhen.

Während die Tiere infolge ihres beschränkten Wachstums eine festbestimmte Größe erreichen, ist das pflanzliche Wachstum wegen der Natur der Meristeme oder Bildungsgewebe überhaupt nicht abgeschlossen. Die Tiere sind geschlossene, die Pflanzen offene Formen (Driesch 1894, 1903, Klebs 1903). Das Tier ist als Ganzes „fertig“, sowie alle seine typischen Teile im einzelnen „fertig“ sind. Die Pflanze ist als Ganzes nie „fertig“; „fertig“

sind bei ihr stets nur einzelne Teile. Daran ändern grundsätzlich auch nichts die Tatsachen des Absterbens auf Grund äußerer Bedingungen, der Erschöpfung durch die Fortpflanzungsvorgänge oder das Aufgehen des Vegetationspunktes in eine Blüte. Hierzu kommt weiter, daß aus fast allen bereits differenzierten Geweben sich erneut Meristeme bilden können. Beim Ausbau der Ganzheitsbeurteilung in der Botanik muß diesen Verhältnissen Rechnung getragen werden; für die Anwendung des Begriffs des „harmonisch-äquipotentiellen Systems“ (Driesch; vgl. unten Abschn. IV. 1. a. a.) auf Pflanzen sind sie von besonderer Bedeutung.

Im Zusammenhang damit ist auch darauf hinzuweisen, daß bei Pflanzen sehr leicht eine Spaltung der Ganzheit eintritt, so etwa anlässlich einer Ringelung von Zweigen durch die Ergänzung der einzelnen Abschnitte auf Grund der Polaritätserscheinungen (J. v. Hanstein 1860, Sachs 1865). Jedes Teilstück eines geringelten Stecklings verhält sich bezüglich der Organbildung (auch der Ausgestaltung des Kallus) wie der ungeringelte Steckling, stellt also ein „physiologisches Individuum“ (Tittmann 1895) dar. Ähnlich verhalten sich niedrigere Pflanzen, z. B. *Caulerpa prolifera*, bei welcher nach mehrfacher Knickung die einzelnen Teile zwischen den geknickten Stellen durch die Entstehung von adventiven Wurzeln, Rhizomen, Prolifikationen zu einzelnen „Ganzen“ werden (Janse 1906).

Auch die Fortpflanzung wie der vielfach verschiebbare zeitliche Rhythmus der Morphogenese bieten besondere Probleme, von denen dasjenige ihrer ausgeprägten Abhängigkeit von äußeren Bedingungen wohl das wichtigste für die teleologische Betrachtung darstellt. Der folgende Abschnitt wird Gelegenheit bieten, hierauf näher einzugehen.

#### 4. Die Grundbegriffe der Ganzheitsbeurteilung.

##### a) Normalität; Harmonie und Regulation.

Nachdem die Anwendung des Begriffes der Ganzheit auf den Organismus einigermaßen geklärt erscheint, erhebt sich die Frage nach der Gliederung der ganzheitsbezogenen Vorgänge. Es besteht kein Zweifel, daß es sich hier wie bei jeder wissenschaftlichen Klassifikation, die keinen mathematischen Charakter trägt, nicht um die Richtigkeit, sondern nur um die Zweckmäßigkeit der festzusetzen-

den Einteilung handeln kann. „Unrichtig“ kann die Gliederung nur sein, soweit sie unvollständig ist, oder sofern ihre eigenen Glieder sich teilweise einschließen; „unrichtig“ auch könnte die Einordnung des Materials in das aufgestellte Schema sein. Von der Einteilung selbst kann nur verlangt werden, daß sie mit Bezug auf das Ziel des Wissenschaftsgebietes „praktisch“, „zweckmäßig“ erscheint.

Hier bietet nun die zuvor erwähnte, weitgehende Abhängigkeit von äußeren Bedingungen eine erhebliche Schwierigkeit für die Ganzheitbeurteilung des pflanzlichen Organismus. Gestaltungsvorgänge, Stoffwechselfunktionen, Bewegungserscheinungen sind unter verschiedenen äußeren Bedingungen andere, so daß man einer Art Maßstabs für die Anwendung der teleologischen Methode bedarf. Würde die Erfahrung den Begriff des „typischen“ Organismus im Sinne von Roux aufnötigen oder auch nur erlauben, so wäre dieser Forderung Genüge getan. Nun gewährt aber gerade die pflanzliche Entwicklungsphysiologie, worauf schon bei der Analyse des Potenzbegriffs hingewiesen wurde, keine Anhaltspunkte für eine derartige, absolut feste Norm. Wohl aber besitzen wir in dem von Klebs (1905) definierten Begriff des „Normalen“ eine wenigstens relativ feste Beziehung, welche eine Grundlage für die weiteren Erörterungen abzugeben vermag. Die äußeren Bedingungen des „Mediums“, an deren Bestehen die Verwirklichung der Potenzen geknüpft ist, weisen erfahrungsgemäß eine gewisse Konstanz bzw. einen regelmäßigen Wechsel auf, dem auch ein konstantes Verhalten der inneren Bedingungen entspricht. Dem „normalen“ Verlauf der Außenbedingungen entsprechen bestimmte „normale“ Stoffwechselvorgänge, Gestaltungsprozesse und Bewegungserscheinungen. Das „Normale“ ist also nicht etwas, das „sein soll“ oder gar „erstrebt wird“, sondern das infolge beständiger äußerer und innerer Bedingungen „so ist“.

Alle ganzheitserhaltenden Vorgänge am Organismus, die unter diesen „normalen“ äußeren und inneren Bedingungen verlaufen, sollen harmonisch heißen, das einzelne ganzheitbezogene Geschehen eine Harmonie. Damit ist ein erfahrungsmäßig bestimmbarer Begriff der „normalen Ganzheit“ des Organismus gegeben, welcher der teleologischen Beurteilung weiterhin zugrunde gelegt wird. Alle äußeren oder inneren Vorgänge, die in diese „nor-

male Ganzheit“ eingreifen, sie völlig oder teilweise aufheben, sollen Störungen genannt werden. Wo ganzheiterhaltendes Geschehen am Organismus auf Grund von Störungen abläuft, soll es regulatorisch heißen, der einzelne Vorgang Regulation. Die Harmonien sind also normale Ganzheiterhaltungen, gewissermaßen Ganzheiterstellungen; die Regulationen sind Ganzheitwiederherstellungen. — Der Begriff der „Harmonie“ wurde von Driesch schon 1894 für ganzheitbezogene, Potenzen in sich bergende Zuständlichkeiten in der Embryogenese eingeführt; in vielen seiner späteren Schriften spielen Harmonie und Regulation — wenn auch in etwas anderer Weise als in dieser Arbeit; vgl. seine „Philosophie des Organischen“, 2. Aufl., 1921, S. 172 — eine wichtige Rolle.

Bei unserer noch vielfach mangelhaften Kenntnis der inneren Bedingungen des Organismus wird in manchen Einzelfällen die Grenzbestimmung willkürlich sein müssen. Meinungsverschiedenheiten über die teleologische Kennzeichnung eines Vorgangs können der Forschung nur förderlich sein. Einige der sich ergebenden Schwierigkeiten mögen gleich hier erörtert werden. So dürfte es zunächst nicht ganz einfach sein, anzugeben, ob bei „amphibischen“ Gewächsen die Wasserform oder die Landform die „normale“ sei; der „Differenzierungsgrad“ ist für die teleologische Beurteilung in diesem Falle so wenig ausschlaggebend als phylogenetische Spekulationen. Vielmehr dürfte die Lösung in der Auffassung zu suchen sein, welche den Tatsachen entsprechend beide Medien als normale betrachtet und die sogenannten „Anpassungsvorgänge“ bei den amphibischen Pflanzen nicht als Regulationen, sondern als Harmonien auffaßt. Dagegen könnte bei einer typischen Landpflanze die Kultur unter Wasser sehr wohl als eine Störung anzusprechen sein; die infolge davon auftretenden ganzheiterhaltenden Vorgänge — auch wenn sie jenen bei amphibischen Gewächsen durchaus gleichen — müßten Regulationen heißen. Darin liegt durchaus keine Inkonsequenz; kann doch sogar „derselbe“ Vorgang (kausal betrachtet) in einem Falle ganzheiterhaltend sein, im andern nicht (vgl. dazu Goebel 1908, S. 45/46).

Erheblicher scheint auf den ersten Blick die andere Schwierigkeit zu sein, daß unter durchaus „normalen“ äußeren und inneren Bedingungen Neubildungsvorgänge am Organismus stattfinden

können, und zwar unter Umständen, die man zunächst geneigt sein möchte als „Störungen“ zu bezeichnen. Es handelt sich um die Fälle, die sich meist unter den Namen einer „physiologischen Regeneration“ oder „physiologischen Restitution“ (Delage) in der Literatur finden (Erörterungen z. B. bei Massart 1898 und Winkler 1913). Die Neubildung abgefallener Blätter, der Ersatz der infolge des Dickenwachstums gesprengten Epidermis durch Korkbildung, die Entstehung von Jungholz für das verkernte, die Neubildung einer Epidermis bei den in der Entwicklung mancher Araceenblätter (über *Monstera deliciosa* vgl. Haberlandt 1882) und Palmblätter (über *Livistona australis* und *Chamaerops humilis* vgl. Eichler 1885) auftretenden Zerreißen gehören neben anderen hierher. Da aber als „Störung“ die Aufhebung normaler Ganzheit bezeichnet werden soll, so kann von einer solchen bei all diesen Beispielen nicht gesprochen werden; vielmehr liegen sie alle im Bereiche normaler Formbildung. Man wird sie daher nicht als regulatorische Vorgänge auffassen dürfen, sondern als harmonische; es sollten deshalb auch die Worte „Regeneration“ und „Restitution“ vermieden, und, nach der noch vorzuschlagenden Bezeichnungsweise, für Regulationen vorbehalten werden. Auch in diesem Falle wird der scheinbare Widerspruch durch die Besinnung auf das Wesen des „Normalen“ in der Formbildung beseitigt.

Da viele Vorgänge, die man bisher „Regulationen“ zu nennen gewöhnt war, nach der hier vertretenen Bezeichnungsweise harmonisch heißen müssen, so erscheint es angebracht, einem Überblick über die wichtigsten Arten von Harmonien einen besonderen Abschnitt dieses Buches zu widmen; ihre eingehende Untersuchung würde eine Arbeit für sich darstellen. Der hier unternommene Versuch eines Systems der Harmonien hat daher einen mehr vorläufigen Charakter, während sich die Arbeit im übrigen auf die eingehendere Gliederung der Regulationen beschränkt.

Nach der Festlegung des Begriffs der „normalen“ Ganzheit als der Ganzheit des Organismus unter „normalen“ Bedingungen mag auch die Frage besprochen werden, ob es Vorgänge gibt, die weder ganzheiterhaltend noch ganzheitaufhebend, also gewissermaßen „ateleologisch“ sind. Selbstverständlich bedeutet „normale Ganzheit“ nicht, daß nun jeder, normalerweise am Organismus ablaufende Vorgang auch schon ganzheiterhaltend genannt wer-

den müsse. Es kann z. B. teleologisch durchaus gleichgültig sein, in welcher Weise die Weiterverarbeitung eines bestimmten „Nebenproduktes“ des Stoffwechsels verläuft. Daß sie so verläuft, daß dadurch das übrige Geschehen am Organismus nicht gestört wird, ist freilich ein harmonischer Zug. Diese Feststellung ist notwendig, damit nicht der Hang entsteht, in jeder Einzelheit des Geschehens eine Ganzheitsbeziehung entdecken zu wollen. Wir sahen schon, daß die Vorgänge, die mit sogenannten „zweckmäßigen Einrichtungen“ am Organismus zusammenhängen, gar nicht „ganzheitserhaltend“ zu sein brauchen. Umgekehrt können Vorgänge, für welche die Ökologie keinen „Zweck“ anzugeben vermag, ganzheitserhaltend sein. Hierher gehört die Entstehung vieler „systematischer Merkmale“ der Organismen. Daß etwa eine Lilie dreizählige Blütenorgane, eine Glockenblume fünfzählige hat, läßt sich nicht als „zweckmäßige Einrichtung“ begreifen, aber es gehört zur „normalen Formganzheit“ der betreffenden Pflanzen, und die Vorgänge, welche die Entstehung dieser so gestalteten Blütenordnung bedingen, sind „ganzheitserhaltend“ (und zwar harmonisch), die sie vernichten, „ganzheitstörend“; Änderungen dieser Ordnung können daher pathologisch heißen.

#### **b) Restitution, Anpassung und Bewegungsregulation.**

Da die Regulationen die ausgeprägteste Form ganzheitbezogener Vorgänge darstellen, soll an der Ableitung ihrer Grundformen die weitere Gliederung des Systems der Ganzheitsbegriffe aufgezeigt werden, die sich auf die Harmonien leicht übertragen läßt.

Unter Verwendung des oben analysierten allgemeinen Begriffs der Funktion läßt sich eine Regulation auch als Wiederherstellung einer gestörten harmonischen Funktion durch den Wechsel der Eigenfunktionen bezeichnen. Da nun alle Vorgänge oder Funktionen des Organismus letztthin Stoffwechselvorgänge sind, da der Stoffwechsel, wie Driesch (1901) dies ausdrückt, „das allgemeine Schema aller Lebensprozesse“ ist, so sind in gewissem Sinne alle Regulationen Stoffwechselregulationen. Wenn das Wort „Funktion“, wie dies häufig geschieht, auf diesen engeren Sinn eingeschränkt wird, so kann man alle diejenigen Regulationen, die nur als eine Wiederherstellung der allgemeinen Stoffwechselfunktion sich kennzeichnen lassen, Funktionsregulationen oder Anpassungen nennen. Das Wesen vieler Regu-

lationen ist damit nicht erschöpfend dargestellt. Wenn ein abgeschnittener Regenwurmkopf oder eine losgetrennte Wurzelspitze wiedergebildet wird, so liegt neben der Wiederherstellung der gestörten „Funktionen“ noch etwas anderes vor, nämlich Wiederherstellung der gestörten Organisation oder Form. Die Störung besteht in diesen Fällen auch nicht nur in einem Eingriff in die Funktionen, sondern in einer Entfernung oder Ausschaltung („Inaktivierung“) von Organen oder Organteilen; sie ist zugleich eine Formstörung. Alle Vorgänge, die als Wiederherstellung gestörter Formganzheit zu beurteilen sind, sollen Formregulationen oder Restitutionen heißen. An dieser von Driesch (1901) eingeführten Bezeichnungsweise, die seither vielfach — z. B. auch in der zusammenfassenden Darstellung der botanischen Entwicklungsphysiologie durch Winkler (1913) — angenommen wurde, sollte um so entschiedener festgehalten werden, als durch die spätere Verwendung dieses Wortes in einem viel engeren Sinne (soweit ich sehen kann, zuerst durch Küster 1903, dem dann Pfeffer u. a. folgten) ein erhebliches Durcheinander der Benennungsart formregulatorischer Vorgänge in der botanischen Literatur hervorgerufen wurde. Eine Einigung über die entwicklungsphysiologische Terminologie wäre sehr zu wünschen. — Die Möglichkeit verschiedener Typen der Regulation ist damit noch nicht erschöpft. Wenn etwa trotz Störung durch einen erworbenen Klappenfehler die Wiederherstellung des Rhythmus der Herzmuskelbewegungen erfolgt, so liegt wohl auch hier irgendeine stoffliche Änderung dem Geschehen zugrunde; das Wesentliche aber ist die Wiederherstellung der Bewegungsganzheit. Diese Grundform der Regulationen soll daher Bewegungsregulation heißen. Bei den Tieren sind — z. B. bei den Kettenreflexen, ferner in den schon wesentlich verwickelteren „Instinktvorgängen“ und in den „Handlungen“ — viel kompliziertere Arten von Bewegungsganzheit bekannt als bei den Pflanzen, bei welchen nur der „Rhythmus“ und die Koordination rhythmischer Bewegungen hierher gehört. Das Tatsächliche dieser „periodischen Bewegungen“ der Pflanzen wird an anderer Stelle zu erörtern sein. Hier soll nur nochmals hervorgehoben werden, daß alle Vorgänge der Herstellung rhythmischer Bewegungen harmonisch, und nur die Wiederherstellung eines gestörten Rhythmus regulatorisch genannt werden darf. Eine Zusammenstellung der Probleme und Tatsachen

der tierischen Bewegungsregulationen hat Driesch (1903a) gegeben und damit gewissermaßen einen zweiten Teil zu seiner Untersuchung der Anpassungen und Restitutionen (1901) geliefert; seine „Philosophie des Organischen“ (1909 Bd. 2; 1921) enthält gleichfalls eine Darstellung aller hierher gehörigen Fragen.

In Kürze muß noch dem möglichen Mißverständnis begegnet werden, das etwa das morphologisch gekennzeichnete Ganzheitsgeschehen mit der Restitution gleichsetzt, das also die Mittel der Ganzheiterhaltung mit ihrem Typus verwechselt. Wenn ein Pilz bei Konzentrationssteigerung des Mediums seinen osmotischen Wert durch Erzeugung bestimmter Stoffe erhöht; wenn erkrankte Stellen im Pflanzenkörper durch Korkbildung abgeschlossen werden; wenn bei sehr hoher Lichtintensität ein Algenschwärmer oder ein Organ einer phanerogamen Pflanze durch „Sinnesumkehr“ seine Richtung wechselt: so liegt jedesmal eine Funktionsregulation, eine Anpassung, vor, nur das eine Mal rein stoffwechselfunktionell, das andere Mal morphologisch und beim dritten durch eine Bewegungserscheinung gekennzeichnet. Die Art der Ausführung einer Regulation gibt daher zugleich ein Mittel ihrer Einteilung an die Hand: es lassen sich physiologische, morphologische und kinetische Anpassungen unterscheiden. Rein funktionell vermittelte Restitutionen ohne morphologische Kennzeichen gibt es nicht, so daß nur morphologische und kinetische Restitutionen zu trennen sind. Die Bewegungsregulationen — als Änderungen eines gestörten Rhythmus — sind auch der Ausführung nach stets kinetischer Natur, womit natürlich nichts über das Zustandekommen der Bewegung (durch Wachstum, Turgoränderung usw. und ihre weiteren Ursachen) gesagt ist.

Daß bei den Restitutionen nicht nur von abgetrennten, sondern auch von „ausgeschalteten“ Teilen des Organismus gesprochen wurde, hängt mit der Erfahrung zusammen, daß bei erheblicher Verwundung ohne völlige Lostrennung, bei starkem Abkühlen, Ätherisieren, Eingipsen und anderen Schädigungen eines Organs, etwa eines pflanzlichen Vegetationspunktes, dieselbe restitutive Reaktion auftritt wie bei völliger Entnahme; der Organismus verhält sich so, wie wenn das Organ praktisch ausgeschaltet wäre. In Einzelfällen freilich kann diese Deutung zweifelhaft werden; wenn man an einem beliebigen unverletzten Sproßstück von *Salix vitellina* var. *pendula* nach Klebs (1903) durch



völliges Eintauchen in Wasser die Bildung von Wurzeln hervorrufen kann, so läßt sich dies wohl mit Driesch (1903) so deuten, daß das eingetauchte Stück vom übrigen Organismus gewissermaßen „abgespalten“ sei und nun die fehlenden Teile der Form, hier die Wurzeln, ergänze. Wer dieser Auffassung sich verschließt, wird in Zweifel kommen, ob er von einer morphologischen Adaptation oder von einer Harmonie sprechen soll; es hängt dies davon ab, ob man die Wassertauche als „störungsetzend“ auffassen kann oder nicht.

Nach den „Mitteln“ der Wiederherstellung teilt Driesch (1899) alle „Adaptationen“ in primäre und sekundäre ein; bei den ersten geschieht die Ganzheiterhaltung nach einer Störung durch dieselbe Kategorie innerer Bedingungen wie in dem entsprechenden „normalen“ Fall — nur etwa in anderer Quantität —, während bei den letzten abweichende innere Bedingungen auftreten. Der weiteren Gliederung der Regulationen im ganzen möchte ich diese Unterscheidung nicht zugrunde legen, da sie für die hier verfolgten Zwecke nicht von derselben Bedeutung ist, wie für die — auf den Beweis des Vitalismus abzielenden — Untersuchungen Drieschs<sup>1)</sup>.

Der eingehenderen Gliederung der pflanzlichen Regulationen soll nun im folgenden Teil eine Übersicht über die wichtigsten Typen der pflanzlichen Harmonien vorausgehen, welche freilich, wie schon hervorgehoben, ihr Thema nicht erschöpfen kann, sondern nur wesentliche Züge hervorheben will, diejenigen insbesondere, die für die Abgrenzung und Einteilung der Regulationen von Bedeutung sind.

### **Anhang: Zur Terminologie (Das „Typische“ und das „Normale“).**

Um Mißverständnisse zu vermeiden, ist es vielleicht ratsam, den hier vorgeschlagenen Bezeichnungen die auf anderen Anschauungen aufgebaute Ausdrucksweise W. Roux' gegenüber zu

---

<sup>1)</sup> Driesch hat (1921, S. 164f., 172ff.) zu der von ihm sehr klar herausgearbeiteten Verschiedenheit unserer beiden Begriffssysteme der Ganzheitbeurteilung — hier primäre und sekundäre Adaptation, dort Harmonie und Regulation — ebenfalls im Sinne einer Gleichberechtigung in der Darstellung der Tatsachen Stellung genommen.

stellen, wie sie besonders klar in der „Terminologie der Entwicklungsmechanik“ (1912) niedergelegt ist. Entscheidend für Roux' Begriffssystem ist sein vorstehend (S. 51f.) erörterter Begriff des „Typischen“ und die Scheidung der am Gestaltungsgeschehen beteiligten Bedingungen in „Determinationsfaktoren“ und „Realisationsfaktoren“. In der dem werdenden Organismus mitgegebenen „Erbmasse“ sind seine „typischen“ Eigenschaften fertig „bestimmt“, in Form der Determinationsfaktoren, mit gegeben. Typische Eigenschaften eines Lebewesens heißen aber erst solche im Keimplasma determinierte Eigenschaften, die sich in den fünf „Kampfesinstanzen“ (dem Kampf der Teile des Keimplasmas, ferner des nach geschlechtlicher Verschmelzung gegebenen Keimplasmas und schließlich des Körperplasmas [Somas], sowie in dem Kampf der Individuen untereinander und gegen die Einflüsse der Außenwelt) „bewährten“, sich „dauerfähig“ erwiesen haben. Sie stellen einen sichtbaren „Typus“ dar und bedingen damit zugleich seine systematische Zugehörigkeit zu einer bestimmten Klasse, Gattung, Art, Rasse. Nur durch gewisse allgemeine, in weiten Grenzen schwankende Einflüsse (Wärme, Nahrung, Licht, Boden) trägt die Außenwelt in notwendiger Weise zur „typischen“ Entwicklung bei, welche sie anregt und erhält, aber nicht „der typischen Art nach“ bestimmt; diesen Beitrag der Außenwelt leisten die „Ausführungs-“ oder „Realisationsfaktoren“, welche in bloße Auslösfaktoren, Reizfaktoren und Unterhaltungs- oder Betriebsfaktoren zerfallen. Alles nicht durch die inneren Determinationsfaktoren, sondern sonstwie, meist von außen her bestimmte Gestaltungsgeschehen, das zudem auch zur „Entwicklung an sich“ nicht nötig ist, heißt „atypisch“. Wo dieses Atypische häufig, d. h. in mehr als 50 vH. der Fälle auftritt, bildet es die „Norm“, sonst ist es „anormal“. Änderungen der typischen oder normalen Beschaffenheit, die seine Selbsterhaltungs- oder Betriebsfähigkeit herabsetzen, heißen „Störungen“; der mehr oder minder vollkommene Ausgleich solcher Störungen heißt „Regulation“. Die Regulationen zerfallen in funktionelle, welche die normale Ausführung der Betriebsfunktionen wiederherstellen, und in gestaltliche, welche eine Störung der typischen oder normalen Gestaltung ausgleichen. Die gestaltliche Regulation ist entweder „Restitution“ oder „funktionelle Anpassung“. Auch die Regulationen sind je nach der Häufigkeit ihres Auftretens normale oder

anormale; als Vorgänge sind sie stets atypisch, nach ihrem Ergebnis aber sind die Restitutionsvorgänge vielfach typisch, die funktionellen Anpassungen sind stets atypisch.

Roux' Auffassungs- und Bezeichnungsweise ist auf zoologischem, die in dieser Arbeit vertretene auf botanischem Boden erwachsen. Die viel offenkundigere Abhängigkeit der Pflanzenform von äußeren Einflüssen widerstrebt Roux' Auffassung der Vererbung und drängt zu der von Klebs, neuerdings auch von Baur, Johannsen u. a. vertretenen Anschauung, daß die erblichen „Eigenschaften“ nichts von äußeren Bedingungen unabhängig Entstandenes, sondern gerade Reaktionen auf solche Außenbedingungen darstellen, daß also stets auch die äußeren Bedingungen die Gestaltung mitbestimmen. Auf dieser Grundlage ruhen die in dieser Arbeit angewendeten Bezeichnungen. Es entfällt daher für sie (um dies nochmals hervorzuheben) der Begriff des „Typischen“ völlig; die unter „normalen“ Außenbedingungen sich vollziehenden Vorgänge am Organismus heißen „normale“, die unter „anormalen“ Bedingungen erfolgenden „anormale“. Anormale Bedingungen, welche die Ganzheit am Organismus teilweise oder ganz aufheben, heißen Störungen, die Wiederherstellungen der gestörten Ganzheit Regulationen. Von dieser verschiedenen theoretischen Grundlage abgesehen, wird sich der Umfang des Begriffs „Regulation“ bei Roux und bei mir so ziemlich decken; dasselbe gilt für den Begriff der „Restitution“. Die „funktionellen Regulationen“ bei Roux entsprechen den „physiologischen Anpassungen“ dieser Arbeit. Roux' Begriff der „funktionellen Anpassung“ fällt als ein rein beschreibender mit dem Umfang der beiden später zu entwickelnden Begriffe der „funktionellen Morphose“ und der „funktionellen Adaptation“ zusammen, als ein erklärender umfaßt er noch verschiedenes andere. Roux' „funktionelle Harmonie“ entspricht wohl nur einem Teil der hier so genannten Harmonien, nämlich den weiter unten definierten „Kompositions-“ und „Konstellationsharmonien“.

Daß Roux' Bezeichnungsweise, soweit sie mit dem Begriff des Typischen fest verwachsen ist, auch auf zoologischem Gebiet zu einer etwas gekünstelten Darstellung führen kann, scheint mir gerade ein von ihm angezogenes Beispiel zu zeigen, nach dem das in Längen- und Dickenwachstum zurückgebliebene Bein eines Menschen, der lange Jugendjahre wegen Erkrankung des Hüft-

gelenks liegen mußte, als typisch, aber anormal, das Bein des gesunden Menschen dagegen als zwar „normal“ aber „atypisch“ bezeichnet wird. Nach der hier vertretenen Bezeichnungsweise würde das unter anormalen Bedingungen entstandene Bein eine anormale Bildung heißen. In diesem Beispiel Roux' ist übrigens nicht das „Typische“ (wie dies definitionsgemäß sein sollte), sondern das Atypische aber „Normale“ das in den Kampfesinstanzen wahrhaft „Bewährte“, — Roux würde wohl sagen, das durch die typisch vererbte „Potenz zur funktionellen Anpassung“ Herausgebildete.

### III. Die pflanzlichen Harmonien.

Die Formen der Ganzheiterhaltung der „normalen“ Lebensprozesse, die teleologischen Beziehungen unter den Vorgängen, welche zur Entwicklung des pflanzlichen Organismus wie zur Aufrechterhaltung seines Stoffwechsels und seiner Bewegungen beitragen, sollen im folgenden einer Durchsicht unterzogen werden. Eine große Anzahl der „Korrelationen“ gehört hierher. Bei der Sichtung des Tatsachenmaterials muß vor allem darauf geachtet werden, daß einerseits keine Regulationen, andererseits keine solchen Vorgänge mit aufgenommen werden, die kein uns einstweilen erkennbares teleologisches Kennzeichen tragen; dabei darf das Bedenken, kausal durchaus Gleichwertiges auseinander zu reißen, die Folgerichtigkeit des teleologischen Systems in keiner Weise beeinträchtigen. Wenn die pflanzliche Entwicklungsphysiologie zeigt, wie eine „Anlage“ in weitem Maße beliebig determiniert werden kann, wie unter fest bestimmbareren Bedingungen ein Laubspöß, ein Blütenzweig, eine Rosette, ein Ausläufer, ein Dorn sich entwickeln kann, so sind die betreffenden Tatsachen für die kausale Forschung etwas Einheitliches, Zusammengehöriges; für die Ganzheitbeurteilung stellen sie ein Gemenge von Regulatorischem, Harmonischem und (vorläufig) Indifferentem dar, das einer sorgfältigen Sichtung bedarf. —

In seiner „Analytischen Theorie der organischen Entwicklung“ (1894) hat Driesch drei Typen des Harmonischen aufgestellt, die zur Kennzeichnung der Vorgänge der tierischen Ontogenese völlig ausreichen. Die Kompositionsharmonie — oder Konstellationsharmonie (1909) — ist ein Ausdruck für

die Tatsache, daß „trotz relativer Selbstdifferenzierung ein Ganzes“ entsteht; die Kausalharmonie bezeichnet die „stets realisierten Wirkungsbeziehungen zwischen formativen Ursachen und Ursachenempfängern“; die Funktionalharmonie liegt in „der Einheit und dem Ineingreifen der organischen Funktionen“. Diese Gliederung der Harmonien, die auf die Arten der Beziehung des Geschehens aufgebaut ist — Teile der Organisation untereinander, Außenwelt und Organismus, Funktionen untereinander — hebt einen sehr wichtigen Gesichtspunkt heraus, der aber bei einem Überblick des ganzen organischen Geschehens gegenüber der Einteilung nach der Form der Ganzheit wohl in die zweite Reihe gerückt werden darf. Hier sollen daher, der Gliederung der Regulationen entsprechend, Form-, Funktions- und Bewegungsharmonien unterschieden werden.

## 1. Die Formharmonien.

Die harmonische Erhaltung der Formganzheit kann durch Formbildungs- oder durch Bewegungsvorgänge vor sich gehen. Wie bei den Regulationen sollen diese „Mittel“ der Ganzheitserhaltung den Einteilungsgrund der Unterabteilungen abgeben. Es ist daher keine Tautologie, wenn wir von morphologischen Formharmonien sprechen und diese den kinetischen gegenüberstellen.

### a) Morphologische Formharmonien: Kompositionsharmonien.

Ein Teil der Erscheinungen, die Driesch zur Aufstellung seiner Harmonie der Komposition veranlaßten, bildet die erste Gruppe, welche am besten als die der morphologischen Formharmonien bezeichnet wird. Die harmonischen Vorgänge am „sich entwickelnden“ Organismus, welche die Ordnung gebener und die Vorbereitung geordneter künftiger Formganzheit herstellen, sollen in ihr zusammengefaßt werden. Diejenigen Fälle von „Konstellationsharmonie“, bei denen die Funktionsganzheit im Vordergrund des Geschehens, der Formbildungsvorgang nur in ihrem Dienste steht, müssen den Funktionsharmonien zugerechnet werden. Es sollen hier unter Trennung der beiden von Driesch gleichbedeutend verwendeten Worte die letzten als „Konstellationsharmonien“ den hier zu besprechenden „Kompositionsharmonien“ gegenübergestellt werden.

Mit Drieschs (ursprünglichem) Begriff der Kompositionsharmonie deckt sich wohl auch O. Liebmanns „Konvergenz des Wachstums“ (1899). —

Zunächst soll versucht werden, eine Übersicht über die „Kompositionsharmonien“ in dem eben festgelegten Sinne von morphologischen Formharmonien zu geben; ein sorgfältig ausgearbeitetes System aufzustellen ist nicht beabsichtigt.

Daß das „Substrat“ der Lebenserscheinungen, jenes Stoffgemisch mit bestimmten physikalischen und chemischen Eigenschaften, das man „Plasma“ nennt, eine typische räumliche Anordnungsbesonderheit aufweist — die Unterlage des organischen „Form“begriffs also — stellt die Grundtatsache dieser Art von Harmonie dar.

Diese Form behält der Organismus trotz des beständigen stofflichen Wechsels, dem er unterworfen ist („Substanzialität der Form“ bei Liebmann 1899).

Dabei stellen die verschiedenen Arten (Spezies) Besonderungen einzelner Organisationstypen dar, wie das „natürliche System“ sie aufzeigt, während andererseits bei den verschiedenartigsten Organismen dieselben Organisationsbausteine (Organ-, Gewebe-, Zellenarten) vorkommen. „So finden sich also bei gleichem Plasma, gleicher lebender Materie, die verschiedensten Organisationsfähigkeiten, bei verschiedenartigstem Plasma eine wesentlich gleiche Organisation verwirklicht“ (Noll 1903).

Dieselbe Form der Harmonie äußert sich aber weiter in der räumlichen und zeitlichen Ordnung der sich entfaltenden Potenzen, in der „Entwicklung“ der „individuellen Autoplastik“ (Liebmann). Bezüglich des zeitlichen Moments mag an die Aufeinanderfolge der Blattformen — Keimblätter, Primärblätter, Folgeblätter — in der Ontogenese der Phanerogamen erinnert werden, die ja auch bei der Restitution noch häufig festgehalten wird (so bei *Passiflora* [Winkler 1905] und vielen anderen Pflanzen; vgl. bes. Goebel 1908). Auf eine zusammenhängende Darstellung der sonst hierher gehörigen morphologischen und anatomischen Tatsachen — die sich besonders in der älteren entwicklungsgeschichtlichen Literatur finden — muß verzichtet werden. Nur darauf möchte ich hinweisen, daß in dem Aufbau komplizierter Kolonien von typischer Form aus freibeweglichen Einzelwesen, z. B. bei den Fruchtkörpern der Acrasien und Myxobakterien

(Brefeld 1884, Potts 1902, van Tieghem 1880; Olive nach Harper 1908), beim Netz von *Hydrodictyon* (Klebs 1890, 1891, Harper 1908) und der Platte von *Gonium* (Harper 1912) das vorliegende Problem eine besonders seltsame Wendung erhält; hier ist die „Kolonie“ das „Formganze“. Eine ähnliche Merkwürdigkeit bieten, wie auch A. Gurwitsch (1912) hervorhebt, die aus „Pseudogeweben“ zusammengesetzten Pilze und Flechten, bei denen ein typischer Thallus durch eine scheinbar regellose gegenseitige Durchwachsung und Verflechtung der Hyphen entsteht; von einer „regulatorischen Embryogenese“ kann freilich in unserer Terminologie nicht gesprochen werden, da eine „Störung“ nicht vorliegt. Ein gleichfalls hierher gehöriges Sonderproblem stellt auch die häufig erfolgende Umwandlung schon ausgebildeter Dauerzellen zum Meristem des Interfaszikularkambiums bei den mehrjährigen Dikotylen dar.

Der Organismus hat ferner die Potenz, ein bestimmtes Richtungsverhältnis seiner Teile auszubilden; er weist Gegensätze in „basaler“ und „apikaler“ Richtung auf, ist polar gebaut. In der Organbildung (Sproß- und Wurzelpol) tritt diese Polarität oder Verticibasalität (Vöchting 1878) am deutlichsten in die Erscheinung, sowohl in der normalen Ontogenese als bei Restitutionsen. Aber auch die einzelnen Zellen des Organismus können polar gebaut sein, wie besonders aus Vöchtings Untersuchungen über Transplantationen (1892) hervorzugehen scheint; weichen sich doch an der Verbindungsstelle verkehrt eingesetzter Reiser bei der Runkelrube wie bei holzigen Gewächsen „entgegengesetzt polarisierte“ Fasern aus, während sich „gleichsinnige“ — mit den „ungleichnamigen“ Enden — aneinanderlegen.

Wie die polar gebauten einzelnen Zellen durch den „Richtungsreiz“ von Hauptsproß bzw. Seitenzweig eine einheitliche Anordnung — im Sinne einer Polarität der ganzen Pflanze — erhalten, nach Aufhebung dieses Reizes durch schiefe oder Querwunden oder völliges Durchschneiden der Achse sich aber scheinbar regellos durchwachsen, „Knäuel“ und „Wirbel“ bilden, wobei sie jedoch deutlich ihre eigene Zellenpolarität hervortreten lassen, das zeigt anschaulich die Arbeit von Neeff (1914). Wir kommen auf diese Zellpolarität noch an anderer Stelle dieses Buches zurück.

Mit Klebs (1913) sollte als „ererbte“ an der Polarität nur die Potenz des Organismus aufgefaßt werden, bestimmte Richtungs-

anordnung überhaupt aufzuweisen. Dieses „Polarisiertsein“ kann dann bei der mehrzelligen Pflanze sowohl die ganze Pflanze als ein Organ (z. B. ein Blatt), als eine einzelne Zelle innerhalb des Gewebeverbandes betreffen. Die Determinierung dieser Potenz hängt von bestimmten inneren Bedingungen des Organismus ab, die ihrerseits mit den äußeren verkettet sind, durch deren Abänderung im Experiment die ersteren zu ermitteln sind, die durchaus nicht für jeden Fall von „Polarität“ dieselben zu sein brauchen. Beispiele der äußeren Determinierung der Polarität werden bei einem anderen Typus harmonischen Geschehens erörtert werden. Die Schwierigkeiten der künstlichen Umkehrung der Polarität bei den meisten höheren Pflanzen beruhen hiernach auf einer besonders „festen“ Determinierung der inneren Bedingungen. Mit Vöchtings wichtigen Versuchsergebnissen (1878, 1884, 1892, 1906, 1918) scheint mir diese Auffassung durchaus nicht in Widerspruch zu stehen.

Die Verticibasalität ist aber nun nicht die einzige Form der Richtungsanordnung in der Pflanze; der Unterschied radiärer Ausbildung bei Hauptsprossen und dorsiventraler bei Seitensprossen, ferner die bezüglich der Formbildung verschiedene „Induktion“ bei Haupt- und Nebensprossen von Wasserpflanzen (Goebel 1908) stellen weitere Arten solchen Verhaltens dar. Auf eine andere wichtige Richtungsbeziehung der Teile des Organismus in bezug aufeinander, ihre spezifische „Eigenrichtung“, weisen die Erscheinungen der Rektipetalität (Vöchting 1882) oder des Autotropismus (Pfeffer 1904) hin, wie sie etwa in Keimlingen sich äußert, die am Klinostaten erwachsen sind, sofern sie sich nicht auf noch unbekannte tropistische Reizerfolge zurückführen lassen; im folgenden Abschnitt „Kinetische Formharmonien“ wird davon zu sprechen sein.

In diesen Zusammenhang gehört auch die Tatsache, daß die verschiedenen Organe des Pflanzenkörpers, deren ursprüngliche Anordnung durch Polarität und Rektipetalität bestimmt ist, nun auch auf die gleichen richtenden Einflüsse des Mediums verschiedenen reagieren, eine Anisotropie (Sachs) aufweisen. Die „orthotrope“ Wachstumsrichtung von Hauptsproß und Hauptwurzel, die „plagiotrope“ der Seitensprosse, die, wie zu erörtern sein wird, auf einem Ausgleichsverhältnis zwischen verschiedenen gegeneinander wirkenden tropistischen Reizbarkeiten beruhen kann, sind die Hauptbeispiele dieses Verhaltens; bezüglich der Blätter



mag etwa auf die „normale“ Ausbildung verschieden gerichteter „Laubblätter“ und „Stützblätter“ bei *Geranium robertianum* (Neger 1903) hingewiesen sein.

Möglicherweise haben die Zellen des Organismus häufig noch die Fähigkeit, vorübergehend in anderer Weise, als bisher besprochen, „polarisiert“ zu werden; wenigstens sah sich schon Fitting (1907) bei der Erklärung der tropistischen Reizleitung zur Annahme einer solchen labilen „Polarisation“ gezwungen, und seither ist der Gedanke allgemein geworden, daß bei tropistischen Reaktionen eine innere Polarisierung zwischen Perzeptions- und Reaktionszone auftritt, die durch einseitige Diffusion von Reizstoffen, vielleicht zugleich mit Permeabilitätsänderungen der Zellen verbunden, bedingt sein kann. Hier handelt es sich aber nicht um eine morphologische, sondern um eine physiologische Polarität, wie sich eine solche etwa auch bei Wachstums- und Regenerationserscheinungen von Algen (Zimmermann 1923) oder bei der Wiederherstellung zerstörter Leitungsgewebe höherer Pflanzen (z. B. Simon 1908a) unterscheiden ließ. Von all diesen Dingen wird in anderem Zusammenhang noch zu sprechen sein.

Außer seinem Vermögen der so mannigfach geordneten Formbildung hat nun der Organismus auch die Fähigkeit, künftige geordnete Formbildung vorzubereiten. Der einfachste Fall ist das häufig beobachtete Verharren bestimmter Zellgruppen auf dem „meristematischen“ Zustand. Hierher gehört ferner die regelmäßige Anlage ruhender Achselknospen (der sogenannten „Präventivknospen“) sowie die Ausbildung ruhender Sproß- und Wurzelanlagen an anderen — „anormalen“ — Stellen (der „Adventivknospen“ üblicher Bezeichnungweise). Besonders eigenartig sind jene „schlafenden Augen“ von *Gleditschia sinensis* und *Symphoricarpos vulgaris*; bei denen die ruhenden Sproßanlagen durch das Gewebe der Mutterpflanzen nachträglich überwachsen werden (Hansen 1881). Latente Wurzelanlagen sind bei Weidenarten (Vöchting 1878), bei *Vicia faba* (Goebel 1908) und verschiedenen anderen Pflanzen festgestellt.

Die Brutorgane der Laub- und Lebermoose, die Brutknöllchen und Brutzwiebeln der Phanerogamen stellen den Übergang von diesen „Adventivbildungen“ zu Vermehrungsorganen, zur „Fortpflanzung“ dar.

Die „generelle Autoplastik“ (Liebmann), die Bildung einfach organisierter Teile — „Sporen“, „Eizellen“ —, die den ganzen Organismus aus sich erzeugen können, die Fortpflanzung im engeren Sinne also, ist die wichtigste Art „vorbereitender“ Formharmonie. Eine Reihe morphogenetischer Vorgänge stehen in ihrem Dienst. Diese Auffassung der Fortpflanzung als einer „Formharmonie“, durch welche „Ganzheit des Organismus“ erhalten wird, wenn auch nur ein Teil des Organismus als ganzer Organismus „erhalten“ bleibt, halte ich für zutreffender, als die Bezeichnung „arterhaltend“ oder „artdienlich zweckmäßig“, in der die aus der Zeit darwinistischer Arten-Entwicklungslehre und aus der Vorzeit Linnéscher Arten-Konstanzlehre stammende Überzeugung fortlebt, die „Vererbung“ müsse die relative (dort) oder absolute (hier) Festigkeit der „Art“, der Spezies, „erklären“. Diese Art der Verknüpfung von Fortpflanzung und „arterhaltender“ Vererbung ist aber bloße Konstruktion, einer Theorie zuliebe gerade so abstrahiert. Was erhalten wird, ist Leben in der Form eines Organismus, den ein anderer Organismus aus sich selbst abgliedert. Ob die „Art“ dabei erhalten oder (bei einer „Mutation“) verändert wird, ist eine Sache für sich, die jedenfalls gegenüber der hier hervorgehobenen „vorbereitenden Formharmonie“ der Fortpflanzung selbst sekundärer Natur ist. Auch die begleitenden „Zweckmäßigkeiten“ (selbst Brutpflege usw.) „zielen“ auf die Erhaltung von Individuen, nicht auf Erhaltung der durch eine bestimmte Merkmalskombination ausgezeichneten Art ab. Man kann auch nicht sagen, der „Natur“ komme es nicht auf die Individuen an, die sie so rasch zugrunde gehen lasse, sondern auf die Arten. Die Arten sterben ebenso wie die Individuen, ob nun „andere“ Arten aus ihnen werden (auch aus den Individuen wird ja bei der Fortpflanzung ein anderes), oder ob sie in ihren Individuen zugrunde gehen. Der Natur kommt es — wenn wir einmal auch diese vermenschlichende Ausdrucksweise anwenden wollen —, soweit wir sehen können, allein auf die Erhaltung des Lebens in der Form lebendiger, sich selbst gestaltender und erzeugender Organismen an. Damit erledigen sich verschiedene auf das „Nichtausreichen“ der Ganzheitsbeurteilung abzielende Einwände. Von der Geschlechtertrennung wird erst bei den Funktionsharmonien zu sprechen sein. —

Eine bei Tieren vorkommende Art morphologischer Form-

harmonie, die „reziproke Harmonie“ (Driesch 1907), das proportional richtige Zusammenwirken mehrerer einzelkausal voneinander unabhängiger „harmonisch-äquipotentieller Systeme“ — in der Ontogenese wie bei Restitutionen — dürfte aus später zu erörternden Gründen bei Pflanzen kaum vorkommen. Der aus mehreren Geweben entstandene „Kallus“ bietet vielleicht ein verwandtes Problem.

Daß hier wie schon oben einmal von Harmonien in der Restitution gesprochen wird, stellt keinen Widerspruch gegenüber der Definition von Harmonie und Regulation dar; selbstverständlich kann dies ebensogut der Fall sein, wie sich Regulationen auf Grund harmonischen Geschehens vollziehen können. Der erste Fall ist z. B. in der Äußerung der Polarität bei Restitutionen, der zweite bei Restitutionen durch Auswachsen ruhender Vegetationspunkte gegeben. Die „Störung“ der Organisation war dort eben keine Störung der „polaren“ Harmonie, während hier „normal“ entstandene Anlagen auf eine Störung hin in Tätigkeit treten.

Auch im Pathologischen können sich Harmonien noch äußern. Als Formharmonie mag z. B. gelten, daß auch in ganz normalen Formbildungsvorgängen, wie etwa in Hexenbesen, noch der Artcharakter (d. i. die ererbte Formbesonderheit) deutlich gewahrt bleibt.

### b) Kinetische Formharmonien.

Als harmonische Herstellung des Formganzen durch Bewegungen können vielleicht die Bewegungserscheinungen des Autotropismus gelten, die in einer Rückregulierung tropistischer Krümmungen — also geotropischer, phototropischer, haptotropischer usw. — zutage treten. Daß diese „Gegenreaktion“, welche nach dem Aufhören des Reizanlasses (für geotropische Krümmungen etwa am Klinostaten) die ursprüngliche, „normale“ Richtungsanordnung der Organe herstellt, durch ungleichmäßiges Wachstum antagonistischer Flanken der gekrümmten Stelle zustande kommt, hatte bereits Czapek (1895) gezeigt. Baranetzki (1901) wollte die Wachstumsbeschleunigung der Konkavseite auf die Kompression der Zellen an dieser Seite infolge der Krümmung zurückführen, was aber in dieser allgemeinen Form schon durch Fittings (1903) Ergebnisse widerlegt wurde. Auch Ohno (1908) hob den selbständigen Charakter der autotropischen Reaktion

hervor, die sich nicht ausschließlich auf Elastizität und verwandte Erscheinungen zurückführen lasse, sondern eine „aktive Gegenreaktion des Organismus“ darstelle. Durch Simon (1912) wird die Auffassung von der Selbständigkeit der autotropen Bewegungen beim Geotropismus bestätigt. Nach seinen Untersuchungen muß aber die „primäre Ausgleichsbewegung“, die Rückkrümmung, die vor Abschluß des Längenwachstums eintritt, unterschieden werden von der „sekundären“, die nach dessen Beendigung erfolgt. Während der primäre Ausgleich bereits bei fortdauerndem Reizanlaß — sogar in gleicher Stärke — stattfindet und durch lebhaftere Wachstumserscheinungen hervorgerufen wird, ist der sekundäre Ausgleich an die Beseitigung des anderen tropistischen Reizes gebunden und beruht auf verschieden starker Kontraktion der Konkav- und Konvexseite. Im übrigen sind die Erscheinungen des Autotropismus, von denen noch nicht einmal sicher feststeht, ob er bei allen tropistischen Krümmungen gleicher Art ist — Sierp (1918, 1921) und van de Sande Bakhuysen (1920) wollen die Rückkrümmung beim Phototropismus auf Verdunkelungswirkung zurückführen, also als „Antiphototropismus“ auffassen —, noch in vieler Hinsicht ungeklärt; vielleicht geben Janses (1922) hypothetische Erörterungen Angriffspunkte für eine experimentelle Behandlung dieser Fragen.

Auch die Krümmungen, welche die normale Stellung gewisser dorsiventraler Organe (z. B. Blütenstiele) zur Mutterachse bedingen, und die nach Noll (1885, 1887) auf dem „Exotropismus“, der „Außenwendigkeit“ dieser Organe beruhen sollen, können hier erwähnt werden, wenn auch die Entscheidung über die Natur dieser Vorgänge noch aussteht (Schwendener und Krabbe 1892, Noll 1892, 1900, 1900a, Meißner 1894; vgl. auch Fitting 1905 und Jost 1908) und eine Auflösung in einzelne Reizerfolge einigermaßen wahrscheinlich geworden ist.

Beim Autotropismus (wie beim Exotropismus) wird die „normale“ Form, d. h. ein normales Richtungsverhältnis der Teile, durch Bewegungen hergestellt, die offenbar in Beziehung zu morphologischen Formharmonien stehen. Wenn gleich das Vorhandensein dieser ausgleichenden Bewegungstendenzen erst durch Eingriffe in den normalen Verlauf, durch „Störungen“ aufgedeckt werden kann, so wird — wenn die Auffassung von der Selbständigkeit dieser Bewegungen gegenüber ihrer Auf-

teilung in verschiedenartige Reizerfolge wenigstens beim Autotropismus recht behalten sollte — hierdurch eben ihr „normales“ dauerndes Bestehen festgestellt. Die Bewegungserscheinung (als besondere Formharmonie) würde sich dann jeweils als Folge anderer, auch normaler Bewegungsvorgänge vollziehen, durch die zuvor eine von der endgültigen abweichende Richtungsbeziehung geschaffen worden war.

## 2. Die Funktionsharmonien.

### a) Morphologische Funktionsharmonien.

Wenn durch harmonische Formbildungsvorgänge nicht vorwiegend Organisatorisches geschaffen, sondern in erster Linie Funktionsganzheit erhalten wird, wenn nicht in der Form, sondern in der Leistung des entstehenden morphologischen Gebildes die Ganzheitbeziehung zum Ausdruck kommt, soll von morphologischen Funktionsharmonien gesprochen werden.

„Konstellationsharmonien“ im besonderen liegen dann vor, wenn zwei Organisationsbestandteile „trotz relativer Selbstdifferenzierung“ — eine absolute mußten wir ablehnen — d. h. trotz Unabhängigkeit der Entstehung der Besonderheit des einen von der Besonderheit des anderen, zu einer „harmonischen Funktion“ im oben festgelegten Sinne zusammenarbeiten. Hängt dagegen die Formbildung so von bestimmten Außenbedingungen ab, daß dadurch die auf diesen Außenfaktor bezügliche harmonische Funktion erhalten oder überhaupt erst ermöglicht, hergestellt wird, so sind morphologische „Kausalharmonien“ gegeben.

### a) Konstellationsharmonien.

Eine Fülle von Beispielen für Konstellationsharmonien stellt die physiologische Pflanzenanatomie zur Verfügung. Sie zeigt, wie die Zellen und Gewebe des Assimilations- und Transpirationssystems und der Systeme der Stoffleitung und Stoffspeicherung trotz der Selbständigkeit der inneren Ausbildung der einzelnen Elemente in ausgezeichneter Weise zusammenpassen zur Ausführung der harmonischen Funktionen der Herbeischaffung der „Rohmaterialien“, der Stoffherstellung, Fortleitung, Speicherung, Rückwanderung usw. Je mehr die morphogenetischen Vorgänge ins einzelne verfolgt werden, desto deutlicher tritt ihr harmoni-

scher Charakter zutage. Als besonders einleuchtender Fall mag die Ausbildung der zahlreichen Tüpfel hervorgehoben werden, die durch zwei sich gesondert differenzierende Zellen beiderseits genau an derselben Stelle der Zellwand erfolgt. Selbst in den verholzten Parenchymzellen der Senker von Misteln im Koniferenholz entsprechen die einfachen Tüpfel häufig den Hoftüpfeln der Fasertracheiden des Wirts (Melchior [1921] 1923). Auf eine andere Konstellationsharmonie hat Brieger (1924) hingewiesen: wie bei der Bildung des interfaszikulären Kambiums und des Periderms, so werden auch bei den Zellteilungen in Wundgeweben die sich bildenden neuen Wände in benachbarten Zellen so angelegt, daß sie auf beiden Seiten der gemeinsamen Wand an der gleichen Stelle ansetzen.

Bezüglich der Organbildung im ganzen hat schon Reinke (1901) auf die Seltsamkeit der endogenen Entstehung der Seitenwurzeln aufmerksam gemacht; müssen diese doch das Gewebe der Mutterwurzel, innerhalb dessen sie am Perizykel gebildet werden, durchbrechen, um funktionieren zu können. Merkwürdig ist übrigens auch, wie Massart (1898) hervorhebt, daß das Mutterorgan auf diese Durchdringung nicht, wie dies sonst allgemein geschieht, mit Korkbildung reagiert. Daß dies nicht „selbstverständlich“ ist, zeigt die Angabe Vöchtings (1908), daß bei *Mammillaria rhodantha* durch den Organismus wachsende Wurzeln des eigenen Körpers, die als Reaktion auf das Einschieben von Holzplättchen an den Gefäßbündelenden entstanden waren, mit Korkmänteln umgeben wurden; hier hatte infolge der Ergänzung des oberen Teils eine „Spaltung“ der Ganzheit stattgefunden, das Durchwachsen eigenen Gewebes durch die Wurzel war nicht normal, sondern wirkte als Störung. — Allgemein gehört hierher die typische Ausbildung von Organen, die vor allem funktionieren ohne Verursachung durch das Medium entstehen, mit dem sie später in Beziehung treten, so z. B. die Entstehung der Haftscheiben von *Ampelopsis Veitchii* (Mc. Nab) und von *Haplolophium* (Fritz Müller) nach den Angaben Darwins (1876a).

Ein harmonisches Formbildungsgeschehen, durch das künftige Funktionsganzheit erhalten wird, liegt vor in der im voraus erfolgenden Anlage von Kork als Vernarbungsgewebe beim Blattfall (v. Mohl 1860, v. Bretfeld 1879/81). Auch bei sich ablösenden Früchten findet sich die Ausbildung von Kork an der künft-

tigen Trennungsstelle — wobei vielleicht der frühen Ausbildung der Trennungsmeristeme eine Stauung von Assimilaten vorhergeht, wie dies Pfeiffer (1924) bei den Blütenstielen von *Staphylea* beschreibt, wo es ihm sogar gelang, durch Verhinderung der Stauung an der normalen Stelle durch einen Gipsmantel, die Assimilatanhäufung und daran anschließende Bildung des Trennungsmeristems von der Mitte nach dem Grunde der Blütenstiele zu verlegen —; auch die Ablösung der Kronblätter rasch verblühender Pflanzen erfolgt nach Wacker (1911) und Fitting (1911 a) in einem von vornherein angelegten, kleinzelligen Trennungsgewebe. Eine andere dementsprechende Einrichtung beschreibt v. Bretfeld (a. a. O.) bei Orchideen, deren Blätter sich in der „Zartschicht“ der Trennungszone ablösen, während unter der ihr anliegenden „Hartschicht“ bereits eine Lage „netzfasertartiger“ Zellen als vorher angelegtes Vernarbungsgewebe sich findet. Eine anatomisch sehr auffällige Abbruchsvorrichtung des Fruchtstandes beschreibt Markgraf (1925) bei *Aegilops triaristata*, wo stets und nur unter dem untersten fruchtbaren Ährchen statt des Marks ein Gewebe aus langgestreckten Zellen, über dem eine Zone kurzer Zellen sich gegen die stumpf in gleicher Höhe ansetzende Sklerenchymschicht mit stark verdickten und verholzten Wänden abschließt. Bei verschiedenen Kompositen wird die durch spätere Verholzung bzw. Verschleimung bestimmter Gewebeteile von Blüte und Blütenboden unterstützte Ablösung der Frucht vorbereitet durch eine schon im frühen Knospenstadium angelegte primäre Trennungsschicht, die aus zwei sich gegeneinander scharf abhebenden Bestandteilen, der aus zwei bis drei Reihen kleiner Zellen bestehenden „ovalen Schicht“ und darunterliegenden langgestreckten Zellen sich zusammensetzt (Vrgoč 1922).

Der Nadelfall vieler Koniferen ist ebenfalls durch besondere Gewebe vorgebildet, die bei der Fichte (*Picea*) am vollkommensten ausgebildet sind; ein primäres Meristem bleibt an der Nadelbasis erhalten, außer einer kleinzelligen Sklerenchymschicht bildet sich nachträglich eine großzellige „hyaline“ Schicht und gleichzeitig an der Achse ein Rindenperiderm aus (Neger und Fuchs 1915). Bei vielen Holzpflanzen erfolgt die Abwerfung der Fruchtstiele (nach Reifung und meist Ablösung der Samen) durch sekundäre Trennungsschichten unter nachträglicher Vernarbung durch ein Periderm, unterstützt durch Gerbstoffeinlagerung und Verholzung

der Zellwände (Féher 1925). Während bei den oben geschilderten Fällen neben der harmonischen Reduktion durch Ablösung funktionslos gewordener Teile eine von vornherein angelegte Trennungs- und Vernarbungseinrichtung vorliegt, tritt letztere hier zurück. — Zu erinnern ist auch an die Anlage der „Trennungspelloide“ (v. Höhnel 1877), welche die Ablösung der Borke vorbereitet.

Die Ausbildung von Nährgeweben für die künftige Ernährung des Keimlings (Endosperm, Perisperm, Kotyledonengewebe), muß in diesem Zusammenhang gleichfalls erwähnt werden.

Mit der Formharmonie der Fortpflanzung verkettet tritt in zahlreichen Fällen die Trennung der Geschlechter auf. Da bei der Vereinigung zweier selbständig gewordener Teile desselben oder — meist — verschiedener Organismen ein stoffwechselfunktionelles Geschehen das Wesentliche ist, so sind alle formbildenden Vorgänge, die im Dienste der Geschlechtlichkeit stehen, als funktionsharmonisch zu beurteilen. Die Vorgänge der Blütenbildung gehören in erster Linie hierher; sie erscheinen besonders seltsam, wenn man berücksichtigt, daß es sich um Herstellung einer künftigen Funktionsganzheit handelt, bei welcher das harmonische Geschehen an zwei verschiedenen Organismen sich abspielt. Am deutlichsten tritt die Merkwürdigkeit der Blütenbildung der Phanerogamen unter dem Gesichtspunkt der Zwei-Generationenlehre hervor. Ist es doch beiderseits die ungeschlechtliche Generation (der Sporophyt) an der diese Formbildungsvorgänge sich abspielen, deren Ergebnis die Verschmelzung von Bestandteilen der beiden geschlechtlichen Generationen (der allerdings stark reduzierten Gametophyten) ermöglichen soll. Wenn man jede „Generation“ als besonderen Organismus auffassen wollte, so ließe sich dieses Verhältnis so ausdrücken, daß an zwei Organismen Vorgänge stattfinden, die der Funktionsganzheit dienen, welche aus der Vereinigung von Teilen von zwei anderen, aus ihnen sich künftig bildenden Organismen erst entsteht. Das Wesen der Harmonien (aber noch mehr die Zwei-Generationenlehre) wird durch diese zugespitzte Formulierung in ein seltsames Licht gerückt.

Eine ähnliche Beziehung besteht zwischen gewissen Gestaltungsvorgängen in Schmarotzer und Wirt, welche ja auch, wie erläutert, eine Funktionsganzheit bilden. In den Haustorien



von *Cuscuta*, *Orobanche* und anderen phanerogamen Schmarotzern differenzieren sich Bestandteile des Gefäß- und Siebteils da, wo sie ohne weiteres an diejenigen des Wirtes Anschluß finden können und verbinden sich dann mit den entsprechenden Bündelteilen des Schmarotzersprosses bzw. der Schmarotzerwurzel. Hierdurch erst wird die fragliche Funktionsganzheit ermöglicht. Auch die Endglieder der Tracheenstränge in den Senkern der Mistel schließen sich nach den neueren Untersuchungen Melchior's ([1921] 1923) damit an die Wasserleitungsröhren des Wirtes an, daß sich offene Verbindungen stets nur mit diesen — sei es durch einfache (*Tilia*, *Populus*) oder gitterförmige (*Pirus Malus*) Resorption der Gefäßwände oder der Schließhäute von Hoftüpfeln (Fasertracheiden von *Pinus*) —, dagegen nie mit den nichttrachealen Elementen des Wirtsholzes bilden. Freilich ist hier besonders deutlich, daß eben im Grunde keine „Selbstdifferenzierung“, sondern korrelative Beeinflussung vorliegt, deren genauere Ursachen wir noch nicht kennen. Im Grunde werden diese wie eine Reihe anderer „Konstellationsharmonien“ — freilich nicht alle — unter die „korrelativen Morphosen“ einzuordnen sein. Der Nachweis einer Unabhängigkeit in der Ausbildung zweier Formbestandteile ist grundsätzlich viel schwerer zu erbringen als der ihrer Abhängigkeit, weil ursächliche Beziehungen übersehen sein können, und methodisch hat, so lange man nichts weiß, die zweite Hypothese den Vorrang. Beispiele für Zuordnung harmonisch zusammepassender Gewebebestandteile, deren Ursache nicht bekannt ist, die also ebensowohl „Konstellationsharmonien“ als „korrelative Morphosen“ sein können, finden sich auch bei Küster (1923).

Ebensolche Funktionsharmonien treten auf bei den künstlich herbeigeführten Vereinigungen zweier Pflanzen, bei den Transplantationen, wie dies vor allem durch Vöchtings Untersuchungen (1892) bekannt ist. Auch hier findet sich ein gegenseitiges Entsprechen in der Formbildung, als dessen seltsamster Fall das Auftreten regelrechter Tüpfel an der Verwachsungsstelle der „Pffropsymbionten“, augenscheinlich also beiderseits der Wand von Zellen der verschiedenen Organismen, erwähnt sei. Das harmonische Geschehen bei diesen Transplantationen geht auf Grund regulatorischer Vorgänge, nämlich der Ausbildung des „Wundgewebes“ vor sich, das die Vereinigung erst möglich macht; es bildet also ein Gegenstück zu den Regulationen auf Grund von

Harmonien. Dabei liegt nicht in der Verwachsung das Wesentliche; denn bei ganz gut verwachsenen Gliedern, die z. B. in anormaler Stellung vereinigt wurden, können nachträglich zutage tretende Störungen zeigen, daß hier keine Funktionsganzheit hergestellt worden war (bei *Opuntia* nach Vöchting 1892).

Konstellationsharmonien der Funktionsganzheit können auch bei pathologischen Vorgängen auftreten; wenigstens ließen sich jene Fälle von „Mißbildungen“, bei denen etwas für die Funktionen des Organismus „Sinnvolles“ entsteht, so deuten, also z. B. die Petalodie, die Vergrünung usw.

### β) Morphologische Kausalharmonien.

Die morphologischen Kausalharmonien bestehen entweder in einer unmittelbaren Beziehung bestimmter Außenfaktoren zu bestimmten morphologischen Reaktionen des Organismus, wie dies bei den meisten Photomorphosen, Barymorphosen, Chemomorphosen usw. der Fall ist — solche Formbildungsvorgänge sollen „induzierte Morphosen“ heißen —, oder aber es kann die Qualität des Außenfaktors das teleologisch weniger Bedeutungsvolle sein gegenüber der Beziehung der Organbildung zu bestimmten inneren Bedingungen. Im letzten Fall steht entweder die Qualität (oder Örtlichkeit) der Formbildung mit gewissen Zuständen anderer Teile der Organisation in teleologischem Zusammenhang („korrelative Morphosen“), oder das Funktionieren des Organs ist selbst die innere Bedingung für das morphologische Geschehen, das seinerseits wieder zur Stärkung der Funktion beiträgt („funktionelle Morphosen“).

### I. Induzierte Morphosen.

Bei der Anwendung des Begriffs „Morphose“ im System der Ganzheitbeurteilung darf nicht außer acht gelassen werden, daß durchaus nicht alle Morphosen der üblichen — kausalen — Bezeichnungsweise ganzheitlerhaltend sind. Dies gilt z. B. für die von Vöchting (1893) festgestellte Abhängigkeit der Entwicklung der verschiedenen Blütenteile vom Licht. Es warnt daher auch Goebel (1908) mit Recht davor, aus den Bildungsbedingungen eines Organs ohne weiteres auf seine Funktion zu schließen. Im allgemeinen aber hat diese Form der Harmonie eine recht große Verbreitung. Bei Herbst (1895), Pfeffer (1904), Jost (1908, 1923) findet sich ein großer Teil der einschlägigen Literatur.

Hierher gehören zunächst einmal viele Fälle einer „Induktion“ der Polarität. Wenn die erste Teilung der *Equisetum*-Spore senkrecht zur Lichtrichtung erfolgt, und die Zelle an der Lichtseite Prothalliumzelle, die an der Schattenseite Wurzelzelle wird (Stahl 1885), so ist damit die potentiell gegebene Polarität des Organismus in einer solchen Richtung festgelegt, wie dies der späteren Funktion der polar bestimmten Organe entspricht. Dasselbe gilt nach Winklers (1900) und Knieps (1907) Untersuchungen für Fucaceen, wo das Licht von der 11. Stunde nach der Befruchtung ab auf die Eizelle einwirken kann, und dann eine zweistündige Belichtungszeit genügt, um das Ergebnis der erst nach zwölf Stunden erfolgenden Reaktion zu bestimmen. Nienburg (1922) hat festgestellt, daß der Lichtabfall, der Intensitätsunterschied, nicht die Strahlenrichtung entscheidend ist: das Rhizoid entsteht an der geringer beleuchteten Stelle. Die Ausbildung von Verzweigungen bei Moosprotonemen oder bei Algen wie *Stigeoclonium* nur an der beleuchteten Seite, die Induktion der Dorsiventralität bei den Brutknospen der *Marchantia* und bei Farnprothallien, bei welchen jeweils die Lichtseite Oberseite wird, während die Rhizoiden an der Schattenseite entstehen (allerdings bei dem Brutkörper von *Marchantia* deshalb, weil diese zumeist auch die nach unten gewendete Seite ist; denn die zu Rhizoiden auswachsenden Zellen, die den ganzen Brutkörper durchsetzen, werden hierzu, wie Haberlandt (1914a) nachwies, durch die Schwerkraft angeregt; die polare Induktion ist anfangs noch umkehrbar), ferner die Entstehung des grünen Fiederteils von *Bryopsis* im Licht, der Rhizoiden im Dunkeln gehören gleichfalls hierher. Bei einem Teil der Fälle ist die Polarität umkehrbar, so bei Farnprothallien (Leitgeb 1882) und bei *Bryopsis* (Noll 1888, 1900b, Winkler 1900a). Ähnliche Angaben finden sich bei Berthold (1882) über das Auswachsen der Sproßscheitel von *Callithamnion* und *Ectocarpus* zu Rhizoidfäden bei schwacher Beleuchtung, bei Stahl (1892) über die Umbildung der farblosen unterirdischen „Wurzeln“ von *Oedocladium protonema* zu grünen Lichttrieben, bei Wulff (1910) über die Umbildung des Wurzelpols von *Dasycladus claviformis* zum Sproßpol durch Belichtung des ersten und Verdunkelung des zweiten, bei Zimmermann (1923) über die Umbildung des Sproßscheitels von *Sphacellaria fusca* zum Rhizoid in schwachem Licht. Diese Umkehrungen der

Polarität zeigen das harmonische Verhalten deutlich auf, müssen aber wegen der „anormalen“ Bedingungen, die wohl als „Störung“ aufzufassen sind, ihrerseits als Regulationen bezeichnet werden.

Mit diesen Erscheinungen verwandt ist die durch das Licht bedingte Festlegung der fixen Lichtlage euphotometrischer und panphotometrischer Blätter (Wiesner 1880, 1899, 1907), da auch hier eine bestimmte Richtung der Organbildung, die für die Funktion der Organe wesentlich ist, durch den Außenfaktor (Licht) bedingt wird, mit dem später die Funktion (Assimilation) verknüpft erscheint.

Zahlreiche Beispiele der Bestimmung der Qualität der Organbildung durch die für die Funktion des Organs wichtige äußere Bedingung hat die neuere Entwicklungsphysiologie zutage gefördert. Wenn hier freilich von Photomorphosen, Thigmomorphosen usw. gesprochen wird, darf nicht vergessen werden, daß zur Formbildung nie ein einzelner Faktor ausreicht, sondern eine große Zahl von Außenbedingungen zusammenwirken muß, um die Entstehung eines bestimmten Organs zu veranlassen, daß also die streng kausale Betrachtung von dieser Bezeichnungsweise absehen kann (Klebs 1904); trotzdem scheint es gerade für die hier verfolgten Ziele praktisch, an der üblichen Namengebung festzuhalten, welche den normalerweise zum Komplex der übrigen Bedingungen hinzukommenden Faktor besonders hervorhebt, der in dem beobachteten Fall Qualität oder Örtlichkeit des Gestaltungsgeschehens bestimmt.

Es wird genügen, eine Auswahl charakteristischer harmonischer Morphosen zusammenzustellen.

Die Entstehung der „Blattorgane“ von *Caulerpa* auf der Lichtseite (Noll 1888), die stärkere Ausbildung der Blätter des Laubmooses *Mnium undulatum* auf der Lichtseite (Goebel 1913, S. 231f.) und die Ausbildung von Laubblattanlagen — z. B. bei *Circaea* (Goebel 1880) — zu Laubblättern oder Schuppenblättern je nach Belichtung bzw. Verdunkelung sind Photomorphosen, die Beförderung der Bildung von Wurzeln auf der Unterseite unterirdischer Rhizome, von Zweigen an der Oberseite schräg wachsender Äste wird als Barymorphose aufzufassen sein, wie dies (s. o.) Haberlandt (1914a) auch für die Rhizoidbildung der *Lunularia*- und *Marchantia*-Brutkörper nachgewiesen hat; die

Entstehung der Haftscheiben von *Ampelopsis hederacea* (Darwin 1876a, Lengerken 1885), von *Peponopsis adhaerens* (Naudin nach Darwin 1876a), von *Bignonia capreolata* (Darwin) und anderen *Bignonia*-Arten sowie von *Cissus* (Mohl 1827), der Haustorien von *Cuscuta europaea*, *epilinum* u. a. (Mohl 1827, Peirce 1894), der Appressorien zahlreicher parasitischer Pilze (Büsgen 1893) und der Rhizoiden fadenförmiger Chlorophyceen (Borge 1894) nach Kontakt, d. h. auf den Berührungsreiz hin, sind Beispiele von Thigmorphose (daß solche bei rankenden und windenden Pflanzen eine größere Rolle spielen wird, als bisher angenommen wurde, ergibt sich aus den Arbeiten von Löffler 1919, 1923); die Ausbildung der Haustorien von *Odontites* durch chemische Reize, welche von der Nährpflanze ausgehen (Heinricher 1898) sowie der Haftscheiben von *Cuscuta monogyna* stellen Chemomorphosen dar (Molliard, vgl. Winkler 1913); die Umbildung der stärker verholzten und sklerenchymreicheren „Haftwurzeln“ des Efeu in mit kräftigeren Gefäß- und Siebteilen ausgestattete „Nährwurzeln“ durch Kultur in feuchten Substraten (Bruhn 1910), wie überhaupt sehr häufig die Wurzelbildung, so bei Weiden, bei der Kartoffel usw., sind Hydromorphosen; eine „Aeromorphose“ sehr eigentümlicher, gewissermaßen negativer Art liegt in der Tatsache der Längenregulierung des Blattstiels der Schwimmblätter mancher Wasserpflanzen, z. B. von *Nuphar luteum*, nach der Wassertiefe, sofern dieser erst bei Erreichung der Wasseroberfläche sein Wachstum einstellt.

Für die zeitliche Ordnung der Gestaltungsvorgänge in der Morphogenese sind diese Verhältnisse häufig von großer Bedeutung. Aus den Studien Vöchtings über die Keimungsgeschichte der Kartoffel (1902a) ergibt sich, daß bei geringem Wassergehalt des Bodens nur Knollen entstehen, die durch ihren Korkmantel gegen Transpirationsverluste geschützt sind, bei reichlichem Wassergehalt dagegen zahlreiche Wurzeln und Laubtriebe; ebenso findet die Ausbildung der meristematisch angelegten Wurzeln und Sprosse von *Cardamine pratensis* nur bei genügender Feuchtigkeit des Bodens statt. Ähnliche Fälle finden sich in den Arbeiten von Klebs über *Sempervivum* und andere Phanerogamen (1903, 1904 usw.). Diese Form der Harmonie kommt auch bei Regulationen vor; so bilden nach Goebel (1908) isolierte Blätter von *Achimenes* im Sommer Laub-Adventivsprosse, im Herbst aber

Zwiebelknöllchen, d. h. Organe, die unter den jeweiligen Bedingungen erhaltungsmäßig sind.

Auch die Ausbildung der verschiedenen Stufen der Fortpflanzung, besonders bei niederen Organismen, weist diese Form der Harmonie häufig auf. Die klassischen Beispiele hierfür lieferten die Arbeiten von Klebs über die Fortpflanzungsbedingungen von Algen und Pilzen (1890, 1891, 1892, 1896, 1898, 1899, 1900). Wenn die Entstehung von Schwärmsporen der *Vaucheria repens* erfolgt 1. bei Übergang der Fäden in eine verdünnte Nährlösung oder in Wasser, 2. bei Übertragung der Fäden aus Luft in Wasser, 3. nach Versetzung aus fließendem in stehendes Wasser, so stellt jedesmal die Schwärmspore die geeignetere Form des Organismus unter den veränderten Bedingungen dar; ebenso steht es mit der Zoosporenbildung von *Protosiphon botryoides*, von *Hormidium* und *Bumilleria*-Arten und von *Botrydium granulatum* beim Übergang von Luft in Wasser und mit der von *Saprolegnia* bei Übertragung aus einer guten Nährlösung in Wasser. Die äußere Bedingung wirkt in diesem Fall bei *Vaucheria repens* plötzlich, dauert nur 24 Stunden, worauf wieder normales Wachstum eintritt; anders steht es mit später zu erörternden Fällen von Sporenbildung der *Vaucheria*, die als Regulationen aufzufassen sind. Bei Pilzen besteht der normale Entwicklungsgang sehr häufig darin, daß jede Stufe der Formbildung bzw. der Fortpflanzung zugleich die Bedingungen für die folgende schafft. Bei den wenigen in dieser Hinsicht genauer erforschten Pilzen, z. B. bei *Saprolegnia*, liegen die einzigen Fälle eines in seinen Bedingungen völlig durchschaubaren Entwicklungsganges eines Organismus vor (vgl. hierzu neben Klebs 1899, 1900 auch Goetze 1919).

Wenn die Haftwurzeln des Efeu (Sachs 1887, Bruhn 1910) und anderer Wurzelkletterer (*Ficus*-Arten, *Hoya carnososa* nach Bruhn), ebenso die Wurzeln von *Lepismium radicans* (Vöchting 1878. 1884) auf der beschatteten Seite entstehen, so kommen sie im normalen Fall auch in die für ihre Funktion richtige Orientierung, jene an eine stützende Unterlage, diese in ein feuchtes Medium: Aber es ist hier nicht der der Funktion entsprechende Reiz selbst, sondern ein anderer, der die Örtlichkeit der Gestaltung bedingt. Es liegt hier der von Jennings (1910) so genannte Fall der „stellvertretenden Reizfaktoren“ vor, der uns beim harmonischen Geschehen noch öfter begegnen wird.

Den bisher besprochenen Morphosen steht eine beträchtliche Anzahl anderer gegenüber, bei denen der wesentliche Außenfaktor nicht während der Formgestaltung auf den Organismus einwirkt, sondern vorher, während des Anlagestadiums, das künftige Schicksal des Organs bestimmt. Man könnte die beiden Formen induzierter Morphosen als „unmittelbare“ und „mittelbare“ unterscheiden.

Die normale Ausbildung der Sonnen- und Schattenblätter bei einer Reihe von Pflanzen ist das typische Beispiel für die zweite Form. Durch die grundlegenden Untersuchungen Stahls (1880, 1883) und die anschließenden Arbeiten von Mer (1883), Vesque (1884), Dufour (1886), Wiesner (1893, 1894) und vielen anderen Forschern (Literatur u. a. bei Küster 1903 und Schuster 1908) sind die anatomischen Unterschiede der beiden Blattarten (größere Blattfläche, schwaches oder fehlendes Palisadenparenchym, vorherrschendes Schwammgewebe, weitere Interzellularen, weitmaschige Nervatur, schwächere Behaarung, dünnere Kutikula und weniger zahlreiche Spaltöffnungen beim Schattenblatt) bekannt. Während bei zahlreichen Pflanzen die Sonnen- und Schattenblattmerkmale in den Variationsbereich der Art gehören und daher mit wechselnden Außenbedingungen sich ändern, können sie offenbar an bestimmten Standorten auch als erbliche Rassenmerkmale auftreten; den ersten Fall fand Turesson (1922) bei seinen darauf gerichteten Untersuchungen bei *Lysimachia vulgaris* verwirklicht, während Schattenformen von *Lysimachia nummularia* und *Dactylis glomerata* ihre charakteristischen Merkmale auch bei Kultur an sonnigem Standort mehrere Jahre hindurch festhielten. Die von Küster (1903) hervorgehobene, auch von Goebel geteilte Ansicht, daß das Schattenblatt eine „Hemmungsbildung“ sei, welche auf der auch in anderen Arbeiten (Schramm 1912, Nordhausen 1912) hervorgehobenen Ähnlichkeit mit Blattjugendformen (Primärblättern) beruht, kommt für die Ganzheitsbeurteilung nicht in Frage. Daß die Primärblätter und die ersten Blätter an der Basis der Laubtriebe von Holzgewächsen „Schattenblattmerkmale“ aufweisen, kann für die kausale Forschung und für stammesgeschichtliche Überlegungen bedeutungsvoll werden. Es ist aber ohne allen Einfluß auf die für die Ganzheitsbetrachtung allein wichtige Tatsache, daß geringe Beleuchtung eine Induktion von Schattenblättern, helle Beleuchtung eine solche von Sonnen-

blättern bedingt. Für sie handelt es sich nur um das tatsächliche Entsprechen von Form und Funktion, das seit den Untersuchungen von Arno Müller (1904) vor allem von Lundegårdh (1921, 1922), Stålfelt (1921b) und Harder (1923, an Süßwasserpflanzen; vgl. auch 1923a, wo das Verhältnis von Assimilation und Atmung, nämlich die Lage des Kompensationspunktes beider untersucht wird), sowie von Henrici (1921, die bei Alpenpflanzen eine höhere Lichtschwelle und ein höheres Lichtoptimum der Assimilation bei Sonnen- als bei Schattenpflanzen findet) auch physiologisch dargetan ist; denn diese Ergebnisse zeigen (auf sehr verschiedenen Wegen), daß das Schattenblatt (bzw. die Schattenpflanze) bei schwächerer Beleuchtung besser assimiliert als im hellen Licht, auch besser als das Sonnenblatt (die Sonnenpflanze) bei derselben schwachen Beleuchtung, und daß das Sonnenblatt sich umgekehrt verhält.

Nun hat Nordhausen (1903, 1912) nachgewiesen, daß die Sonnen- bzw. Schattenblattmerkmale bereits im Vorjahr innerhalb der Knospe induziert werden; auf diese Weise entspricht die Blattstruktur viel eher den äußeren Bedingungen beim erwachsenen Zustand der Blätter, als dies bei einer „direkten Bewirkung“ unter der erheblich helleren Beleuchtung während ihrer Ausbildung im Frühjahr der Fall sein könnte. Die „Perzeption“ der ausschlaggebenden „Reize“ (Licht, Transpiration) durch die Blätter bzw. Zweige und ihre Weiterleitung zu den Knospen ist dabei vorauszusetzen. Völlig unwirksam sind die Beleuchtungsverhältnisse freilich auch nicht auf das heranwachsende Blatt, nur tritt ihr Einfluß gegenüber der vorjährigen Induktion zurück. Die Ergebnisse Nordhausens fanden eine Bestätigung und Erweiterung — bezüglich der Nervatur und der doppelten Anlegung der Palisadenschicht — in der Arbeit von Schuster (1908).

Über die Bedeutung der verschiedenen anatomischen Unterschiede von Sonnen- und Schattenblättern beginnen erst die Arbeiten des letzten Jahrzehnts größere Klarheit zu schaffen, nachdem die verschiedenen Arten, wie Pflanzen ihre Wasserversorgung regeln können, experimentell besser erforscht sind und insbesondere der Widerstreit beachtet wurde, in den die Regulierung der Wasserversorgung und die Assimilation bei derselben Pflanze kommen können, da ja z. B. die Einschränkung der Transpiration



durch Schließen der Spaltöffnungen auch das Eindringen der Kohlensäure und damit die Assimilation hindert.

Wenn als „Xerophyten“ alle Pflanzen bezeichnet werden, „die ohne Einstellung ihrer Lebensäußerungen (physiologische) Trockenheit des Bodens oder hohe Verdunstungskraft der Luft ertragen können“ (Huber 1925), so gehören die Pflanzen mit „Sonnenblättern“ zu einer Gruppe dieser Xerophyten — aber nur zu einer unter mehreren, morphologisch wie physiologisch sehr verschiedenen Gruppen —, während die „Schattenpflanzen“ zu meist zu den Pflanzen mit guter Wasserversorgung, den „Mesophyten“ gehören. Nachdem man bisher das Wesentliche der „Anpassungsmerkmale“ der Xerophyten in ihrer Beziehung zur Einschränkung der Transpiration sah, ergaben wichtige Arbeiten der letzten Jahre, daß es hier morphologisch wie physiologisch ganz verschiedene Typen bezüglich des „Wasserhaushalts“ der Pflanzen gibt.

Die meisten Xerophyten gehören wohl zur Gruppe der „Sonnenpflanzen“ (Huber 1925, der die mit der Wasserversorgung der Pflanzen zusammenhängenden Fragen zuletzt in vorzüglicher Weise dargestellt und durch experimentelle Belege gefördert hat), die an hellen Standorten geringere oder größere Grade von Boden- und Lufttrockenheit auszuhalten haben. Für sie ist kennzeichnend, daß sie die Schwierigkeiten der Wasserversorgung nicht durch Transpirationseinschränkung, sondern durch Erhöhung des osmotischen Wertes in den Zellen und durch so erzeugte Saugkräfte bewältigen. Immer mehr hat sich herausgestellt, daß nicht nur „Sonnenblätter“ stärker transpirieren können wie Schattenblätter unter gewissen Bedingungen (Literatur bei Burgerstein 1904, 1920), sondern allgemein Xerophyten bei leichter Trockenheit stärker als Mesophyten (Kamerling 1914, Iljin 1915, Stocker (1923), Maximow 1923, Huber 1925); dementsprechend besitzen die Sonnenblätter auch mehr Spaltöffnungen als die Schattenblätter, höher am Stamm sitzende Blätter mehr als tiefer sitzende (Literatur bei Burgerstein 1904, 1920, 1925 und Maximow 1923, weitere Angaben bei Rhea 1921 und Huber 1925); Rübel (1919) hat festgestellt, daß im allgemeinen das Transpirationsvermögen, das Verhältnis der Transpiration zur Verdunstung gleich großer Flächen wassergesättigter Körper, bei Sonnenblättern größer ist als bei Schattenblättern. Die Sonnenpflanzen

pumpen auch erheblich größere Wassermengen durch die Blätter, als für die Nährsalzversorgung und die Assimilation notwendig ist; mit wachsender Transpiration nimmt der relative Nährsalzgewinn (Muenscher 1922, Huber 1923 a, Prát 1923) wie der Trockensubstanzgewinn (Maximow 1923) rasch ab; daher liegt die Hauptbedeutung der Transpiration hier nicht in der Wasser- oder Nährsalzversorgung, sondern in der dauernd guten Durchlüftung bei offenen Spaltöffnungen, bei der die Größe der Transpiration eine verhältnismäßig bedeutungslose Nebenerscheinung ist. Der erste Vorteil dieser Xerophyten gegenüber den Mesophyten ist es, auch bei hellem Sonnenschein die Spaltöffnungen offen und damit die Assimilation in Gang halten zu können. Der gleichmäßige Anstieg der Transpiration mit steigender Stammhöhe bei der Stieleiche mit ihren Sonnenblättern mit geöffneten Spalten, der Abfall der Transpiration mit steigender Stammhöhe bei der mesophytischen *Sequoia gigantea*, die nach oben zu die Spalten verengert oder schließt (Huber 1923), ist hier bezeichnend; am stärksten tritt diese Eigenschaft darin hervor, daß die immergrünen Mittelmeerpflanzen in der Sommertrockenzeit die Spalten geöffnet haben und assimilieren (Gradmann 1923), ebenso wie dies die Pflanzen der südrussischen Steppe (Iljin 1915, 1922, Maximow 1923) während des heißen Sommernachmittags vermögen. Hier tritt nun der zweite Vorteil der Sonnenxerophyten hervor: sie halten, in extremen Fällen, selbst hohe Grade des Wasserverlustes (bis 28 vH. vom Wassergehalt des Blattes), des Welkens, aus (Maximow 1923), weil sie zunächst erhebliche Steigerungen des osmotischen Wertes ertragen können und nach Überschreitung der aufzubringenden Saugkräfte durch Schluß der Spaltöffnungen infolge des Welkens (vgl. auch Iljin 1922) immer noch das Mittel der Einschränkung der Transpiration zur Verfügung haben, die dann infolge der starken Kutikula besonders wirkungsvoll ist. Nicht normalerweise eingeschränkte (sondern eher gesteigerte) Transpiration, aber Fähigkeit zur osmotischen Erzeugung hoher Saugkräfte und Fähigkeit zum Ertragen starker Wasserverluste durch die Transpiration, der erst weitgehende Transpirationseinschränkung folgt, also „Dürresistenz“, ist das Hauptmerkmal der Xerophyten, das — samt den zugehörigen Formmerkmalen — um so ausgeprägter auftritt, je stärker die Bodentrockenheit sich geltend macht. „Xerophil“ im eigentlichsten Sinne,

„trockenheitsliebend“, sind, worauf besonders Maximow hinweist, die Xerophyten keinesfalls, vielmehr erleiden auch sie Schädigungen und Hemmungen, aber sie vermögen sie zu ertragen. In den gewöhnlichen „Sonnenpflanzen“ unseres Klimas haben wir eine Anfangsstufe dieses Xerophytismus vor uns, eine höhere schon in den von Stocker (1924) untersuchten Sandpflanzen der Ostseedünen (z. B. *Ammophila* und *Elymus*), weitere in vielen von Iljin und Maximow (und dessen Mitarbeitern am Tifliser Laboratorium) geschilderten russischen Steppen- und Halbwüstenpflanzen, in den Pflanzen von Stein- und Salzwüsten (vgl. z. B. Fitting 1911), aber auch der Salzsümpfe und Mangrovewälder (v. Faber 1913, 1923). Die Wüstenkakteen bilden eine (gleich zu besprechende) Gruppe für sich. Daß viele Hochmoorpflanzen Hygro- und Mesophyten sind, und eine durch Vergiftung infolge von Humussäuren oder sonstigen Moorgiften bewirkte Hemmung der Wasseraufnahme bei typischen Moorpflanzen (im Gegensatz zu Landpflanzen, die im Moorwasser erzogen werden) nicht besteht, zeigte Montfort (1918, 1921, 1922), während sein Nachweis, daß in „xeromorphen“ Pflanzen des Hochmoors erhebliche osmotische Saugkräfte in den Wurzeln wirksam sind bzw. daß sie kräftig transpirieren, noch nichts gegen die xerophytische Natur dieser Pflanzen zu bewersn braucht.

Die „Mesophyten“ und insbesondere „Schattenpflanzen“ zeichnen sich gegenüber den Xerophyten durch eine am schattigen Standort höhere Transpiration (Iljin 1915, Huber 1925), aber auch durch geringe osmotische Saugkräfte aus, so daß sie einer Erschwerung der Wasserversorgung mit Transpirationseinschränkung begegnen, deren Folge stets eine weitere Herabsetzung der Wasseraufnahme ist (vgl. Renner 1911), und die auch deshalb nur unvollkommen wirkt, weil die großen Schattenblätter zu einem großen Teil kutikuläre Transpiration zeigen; die hervorstechenden morphologischen und physiologischen Eigentümlichkeiten der Schattenpflanze (und weiterhin der Mesophyten und Hygrophyten) sind eben auf gute Deckung des Wasserbedarfs eingestellt.

Hier haben uns nun vor allem die morphologischen Funktionsharmonien der Xerophyten zu beschäftigen, um deren Verständnis willen wir soeben ihre physiologischen Funktionsharmonien vorwegnehmen mußten. Eine ganze Reihe von Form-

bildungen erfolgt bei den Xerophyten in kausaler Verkettung mit eben den Faktoren, zu denen ihre Funktion dann in harmonischer Beziehung steht (vgl. hierzu auch Goebel, Organographie d. Pfl. 2. Aufl. I. 1913. S. 398). Dies gilt schon für den Bau des Blattes. Die dicke Kutikula (und ein etwaiger Wachsüberzug) bei trocken und hell erwachsenen Pflanzen vermag, wie schon erwähnt, nach Spaltenschluß bei großen Schwierigkeiten der Wasserversorgung die Transpiration weitgehend zu hemmen (vgl. auch Lee und Priestley 1924). Auf Verminderung größerer Transpirationsverluste durch den Wind wirkt nach Gradmann (1923) die Schaffung größerer Hohlräume zwischen Assimilationsparenchym und Außenluft hin, wie sie durch Einsenkung der Spaltöffnungen unter Emporwölbung der Nachbarzellen, durch Verlagerung in Rillen, Rollblätter usw. zustande kommen; ebenso wirken Kutikularleisten und die Erhebung der Spaltöffnungen über die Epidermis innerhalb der meist haargeschützten Rillen. Dieselbe Deutung hat gleichzeitig Stocker (1923) für die Formbildung des ericoiden Blattes unserer Heidekräuter (*Calluna* und *Erica*), sowie von den ausdauernden Dünengräsern der Ostsee (Stocker 1924) gegeben und ihre Übereinstimmung mit den Feststellungen Bernbecks (1920) über die mechanische Wirkung des Windes betont, der durch Druck, Biegung, Knickung usw. die feuchte Luft aus den Interzellularen treibt, und dessen austrocknender Wirkung elastisch ausgesteifte Blätter am besten entgegen. Von hier aus gewinnt die Festigkeit der Kutikula besonders durch Verstärkung der Außenwand gerade bei Blättern ausdauernder Xerophyten, beim „starren“ Laub, ihre Bedeutung, sowie die mit steigender Lufttrockenheit zunehmende Verstärkung des Sklerenchyms und die im selben Sinne zunehmende Verholzung dieses Gewebes wie der wasserleitenden Elemente (bei steigender Bodentrockenheit allein fand Rippel 1919 Abnahme der Verholzung), die Ausbildung von „Strebewänden“, „Strebezellen“ usw. Dadurch können, worauf besonders Gradmann (1923) hingewiesen hat, trotz Windwirkung die Spaltöffnungen geöffnet und die Kohlensäureassimilation ohne zu große Transpirationsverluste in Gang bleiben. Für diese Xerophyten als lebhaft transpirierende Pflanzen ist dabei bezeichnend, daß z. B. bei *Calluna* und *Erica* nach Stocker (1923), überhaupt beim ericoiden Blatt, die verdunstungshemmende Wirkung der winzigen Blätter durch ihre große Zahl

kompensiert wird; die auch auf ihren Standorten in der niedersächsischen Heide oder im Gebirge in einem „ozeanischen Klima im kleinsten Raum“ (vgl. Stocker 1923a) lebende Pflanze, etwa die Glockenheide (*Erica tetralix*) transpiriert auf die Flächeneinheit bezogen nur etwa  $\frac{1}{4}$  wie die Sumpfdotterblume, auf das die Leistungsfähigkeit der Wurzeln vertretende Wurzelfrischgewicht bezogen aber das Dreifache wie jene hygrophytische Pflanze (Stocker 1923, 1924a).

In bedeutendem Maße scheinen die für die regenarmen Landstrecken Südaustraliens kennzeichnenden Pflanzen nach den Untersuchungen Cannons (1921) transpirationseinschränkende Baueigentümlichkeiten (Verringerung der Blattfläche, häufig Phyllodien an Stelle von Blättern, Steilstellung oder Einrollung der Blätter, starke Kutikula an den Außenwänden, Haarbildung, geschützte Spaltöffnungen, Verstärkung der mechanischen Gewebe, Zurücktreten des Parenchyms, Ausbildung wasserspeichernder Idioblasten usw.) auszubilden, bei denen offenbar ebenfalls der Windschutz eine Rolle spielt; mehrfach treten bei ausdauernden Arten an derselben Pflanze neben oberflächlich sich ausbreitenden sehr tiefreichende Wurzeln auf, so daß die Pflanzen auf zwei verschiedene Arten der Wasserversorgung eingestellt sind. Nur soweit die Entstehung dieser Formeigentümlichkeiten von denselben Bedingungen abhängt, an die sie „angepaßt“ erscheinen und nicht etwa auch in bezug auf die entgegengesetzten Umwelteinflüsse fest erblich ist, gehört sie zu der hier besprochenen Gruppe von Harmonien.

Wie weit die „xerophilen“ Einrichtungen der Blätter von den Außenbedingungen (besonders Luft- und Bodentrockenheit) abhängen und durch sie hervorgerufen oder geändert werden, oder wie weit unabhängig hiervon feste erbliche Merkmale (also keine „kausalen Funktionsharmonien“, wenigstens nicht in der Gegenwart, hypothetischerweise höchstens im Lauf der Stammesentwicklung) vorliegen, bedarf freilich noch eingehender Untersuchungen. Für die Abhängigkeit der Zahl der Spaltöffnungen von Lufttrockenheit (s. o.) und Bodentrockenheit (Rippel 1919) ist das erstere festgestellt. Auch von der Dichtigkeit der Blattnervatur — und damit der Wasserversorgung des Blattes — weiß man, durch vergleichende Untersuchungen Zalenskis (1902) an verschiedenen Pflanzen und durch experimentelle Prüfung an den Blättern der-

selben Pflanze durch Schuster (1908) und Rippel (1919), daß sie mit steigender Erschwerung der Wasserversorgung gesteigert wird. Eine stärkere Ausbildung des Leitungssystems bei Sonnenpflanzen gegenüber Schattenpflanzen, bei zunehmendem Alter bzw. zunehmender Stammhöhe ist ebenfalls sichergestellt, sowohl bezüglich der Vergrößerung der Leitfläche (Rübel 1919, Maximow und Lebedincev 1923a, Huber 1925), als auch bezüglich der Steigerung der Leitfähigkeit (Fahrenholz 1913, Farmer 1918, Rübel 1919, Huber 1925). Auch Rippel (1919) gibt als Folge vermehrter Bodentrockenheit eine erhebliche Zunahme der verholzten Elemente des wasserleitenden Systems an. Eine solche (wie jede Zunahme des verholzten Gewebes) kommt, außer als Windschutzmittel, der Pflanze bei der regulativen Einschränkung der Transpiration als mechanische Verstärkung zugut, wenn ihre Saugkraft diejenige des Bodens nicht mehr zu über treffen vermag und daher die Pflanze nicht mehr durch die Turgeszenz der Zellen straff gehalten wird. Auch das verlangsamte Wachstum und insbesondere die häufige Verkürzung der Höhe der Pflanze und damit der Leitbahnen unter dem Einfluß der Trockenheit fördert zugleich die Wasserversorgung. In der Ausbildung der Wurzel prägt sich gleichfalls die Wirkung der Außenbedingungen harmonisch aus. Fand Muenscher (1922) beim Vergleich verschiedener Sonnen- und Schattenpflanzen (oder trocken und feucht aufgewachsener Pflanzen), daß erstere den letzteren gegenüber bei etwa verdoppelter Wasserdurchströmung durchschnittlich ein fast zweieinhalbfaches Wurzelgewicht aufwiesen, so konnten Maximow und Lebedincev (1923a) experimentell zeigen, daß im Licht erwachsene Pflanzen ein erheblich vergrößertes Wurzelsystem bildeten als im Schatten erwachsene, und daß diese es bei Übertragung an einen sonnigen Standort erheblich vermehrten. Hansteen-Cranner (1914) konnte zeigen, daß Getreidegräser in kalkhaltigen Lösungen sich stärker ausbilden als in entsprechenden kalihaltigen, und konnte nachweisen, daß dies auf der Erschwerung der Wasseraufnahme durch die Ca-Ionen beruht. Besondere mechanische Versteifungen von Wurzeln sind offenbar auf ein Zusammenwirken des mechanischen Widerstands mit der Trockenheit des Bodens zurückzuführen, so die Ausbildung von Wurzelhauben mit ungewöhnlich dickwandigen Zellen, die bei einer Reihe von Gräsern auftreten, welche als Dünen-

pflanzen oder sonst xerophytisch wachsen, während sie in lockerem, feuchtem Erdreich unterbleibt (Rasch [1916] 1918), und ebenso etwa die aus einem scheidenförmig eingerollten Blatt gebildete „Bohrspitze“ von *Triticum repens* und anderen Gräsern, bei der Stälfelt (1921) zeigen konnte, daß die charakteristische Zellwandverdickung und -verholzung nur bei Zusammenwirken von mechanischem Widerstand und Wassermangel entsteht.

Eine Xerophytengruppe für sich in den Mitteln sowohl der morphologischen als der physiologischen Funktionsharmonien sind die sukkulenten Wüstenkakteen — denen sich wohl Euphorbien, Aloe usw. anschließen dürften —, die, wie besonders Livingston (1907) und Shreve (1916) erwiesen, nachts, also zur Zeit der geringsten Verdunstungskraft (= Außenbedingungen in bezug auf freie Verdunstungsflächen), ihre — an sich geringe — höchste Transpiration (bei geöffneten Spalten) aufweisen, während sie tagsüber im Sonnenbrand (bei geschlossenen Spalten) die Transpiration herabsetzen. Mittel der Transpirationseinschränkung sind: eine meist mehrschichtige, stark verdickte Epidermis, oft mit Wachsüberzügen, eingesenkte Spaltöffnungen, starke Ausbildung von Wassergeweben, die während der kurzen Regenzeiten durch ein ganz oberflächlich strahlenförmig weit ausgebreitetes Wurzelsystem (Cannon 1911, 1912) jeweils neu gefüllt werden, sehr wenig Interzellularen innerhalb des unter der Epidermis liegenden Assimilationssystems, annähernde Kugelform der ganzen Pflanze und damit äußerste Verkleinerung der Oberfläche. Während der Trockenzeit besteht fast keine Flüssigkeitsaufnahme, also durch die, wenn auch geringe, Transpiration dauernde Unterbindung der Wasserversorgung, so daß hier osmotische Kräfte gegenüber der Transpirationseinschränkung ganz zurücktreten. Die schlechte Durchlüftung vermögen die Kakteen durch eine Umstellung des Assimilations- und Atmungsstoffwechsels zu ertragen, bei dem ein Teil der tagsüber gebildeten organischen Stoffe zunächst (besonders nachts) nur bis zu organischen Säuren (hier vor allem Äpfelsäure) abgebaut werden, so daß bei der nächtlichen Spaltenöffnung die Sauerstoffaufnahme die Kohlensäureabgabe weit überwiegt, während tagsüber die Säuren unter Bildung von Kohlensäure zerfallen, von der nur der geringste Teil abgegeben wird, das meiste der Assimilation zugute kommen kann. Wie weit die sicher zum guten Teil erbliche Einstellung der Formbildung

(wie des Funktionsablaufs) durch Außenbedingungen verändert werden kann, bedarf ebenfalls weiterer Untersuchung.

Eine ganz andere, den Mesophyten, ja Hygrophyten zuzurechnende Gruppe sukkulenter Pflanzen konnte Stocker (1923, 1924a) in den Strandpflanzen des Darß an der Ostsee nachweisen (z. B. *Salicornia herbacea*, *Suaeda maritima*, *Salsola kali*, *Cakile maritima*), einjährigen Pflanzen, die mit schwach entwickelten Wurzeln auf niederen flachen, verhältnismäßig salzarmen Strandflächen wachsen, die mit dünnen Epidermiswänden und offen daliegenden, zerstreuten Spaltöffnungen, welche auch mittags geöffnet sind, stark transpirieren, wobei ihre Wasserspeicher den Überschuß der Transpiration über die Wurzelsaugung während der heißen Tageszeit decken, osmotische Saugkräfte aber nur eine geringe Rolle spielen.

Zweifellos stehen die in den letzten Jahren erheblich geförderten Forschungen über die „Anpassungstypen“ des Wasserhaushalts und die Abhängigkeit ihrer Formbildung wie ihrer Funktionen erst in den Anfängen, so daß hier noch viele neue Einsichten zu erhoffen sind. Weitere Einzelheiten über die Regulierung des osmotischen Drucks, insbesondere auch in den Spaltöffnungen, bringen die Kapitel „Physiologische Funktionsharmonien“ und „Physiologische Anpassungen“.

Wie in den Sonnen- und Schattenblättern zwei Hauptformen anatomischer Ausbildung derselben Pflanze vorliegen, die harmonisch zu den Außenbedingungen erfolgt, so verhält es sich auch bei den „Land“- und „Wasserformen“ der „amphibischen Gewächse“, die sich in Zuordnung zu zwei verschiedenartigen normalen Lebensräumen (zuweilen an Teilen derselben Pflanze) ausbilden, ähnlich auch bei Pflanzen mit bald trockenem, bald feuchtem Standort. Bezüglich der morphologischen, insbesondere anatomischen Struktur dieser Pflanzen enthält neben den älteren Arbeiten von Askenasy (1870), Costantin (1883, 1884), Volkens (1884), Schenk (1886, 1886a), Goebel (1889, 1893), Lothelier (1890, 1891, 1893; durch Zeidler [1911] z. T. in Frage gestellt) u. a. und den neueren von Glück (1905, 1906, 1911) vor allem Goebels „Einleitung in die experimentelle Morphologie“ (1908) und die 2. Aufl. seiner „Organographie d. Pfl.“ (z. B. I, 1913, S. 21f., S. 34ff.) eine Fülle reichhaltigen Materials. An die bandförmigen „Wasserblätter“ und die pfeilförmigen „Luftblätter“ von



*Sagittaria sagittifolia*, an die Wasserform von *Polygonum amphibium* mit langstieligen, kahlen, schwimmenden Blättern und die Landform mit kurzgestielten, schmalen, steifhaarigen Blättern und aufrechtem Stengel möge nur als an besonders auffallende und bekannte Beispiele erinnert werden. Hervorzuheben ist, daß auch in anatomischer Hinsicht die im Wasser bzw. in Feuchtkultur erwachsene Form nicht ausschließlich Hemmungsmerkmale besitzt (Unterdrückung der mechanischen Gewebe und Verminderung der Zahl der Spaltöffnungen, Fehlen der Wandverdickungen, Rückbildung der Gefäße usw.), sondern zuweilen auch eine Förderung von Entwicklungsvorgängen aufweist (das „Aerenchym“ bei Wasserpflanzen, die „Entfaltungszellen“ bei *Festuca ovina* var. *glauca* usw.). Aber auch die „Hemmungsbildungen“ stellen keine Schwierigkeit für die Ganzheitbeurteilung dar; es handelt sich nicht etwa um pathologische Vorgänge, um Schädigungen des Organismus, der wegen des Ausfalls der betreffenden Strukturen weniger gut funktioniere. Vielmehr ist gerade das „harmonisch“ am Geschehen, daß nur solche Formbildung unterdrückt wird, die mit Rücksicht auf die äußeren Bedingungen unnötig geworden ist (vgl. auch Driesch 1901, S. 28/29) und daß auch die neue Formbildung der Umwelt der Pflanze entspricht. Man könnte hier von „harmonischen Reduktionen“ sprechen.

Auf die Tatsache des Sichentsprechens von Medium und Struktur einerseits — trotz der Einwände Riedes (1921) — und auf die Betonung des „normalen“ Vorkommens der Gestaltungsvorgänge andererseits ist auch hier das Hauptgewicht zu legen. Für die mittelbaren induzierten Morphosen kommt weiter in Betracht, daß die Organe schon im Stadium der Anlage bzw. im Samen von den Außenbedingungen beeinflusst werden, wie dies Goebel (1908) bei amphibischen Gewächsen, bei *Hippuris vulgaris* und anderen Pflanzen, nachgewiesen hat.

## II. Funktionelle Morphosen.

Durch die Funktion eines Organs selbst hervorgerufene harmonische Gestaltungsprozesse, welche ihrerseits ein besseres Funktionieren bedingen, wurden oben als „funktionelle Morphosen“ bezeichnet.

Eine eingehendere Analyse des Verhaltens der Pflanzen im Hinblick auf ihren Wasserhaushalt dürfte wohl eine Reihe hierher ge-

höriger Fälle liefern. Ich erinnere nur an ältere Angaben über die harmonische Ausbildung der Gefäße nach Zahl und Weite sowie der Dicke der Kutikula im Zusammenhang mit der in den Blattflächen verdampften Wassermenge (Kohl 1886, Oger 1892, Gain 1895 u. a.) und an manche Angaben des vorigen Kapitels.

Die plagiotropen Seitenäste der Koniferen weisen auf der Unterseite das dunklere „Rotholz“ auf, das durch kürzere, dickwandige Tracheiden mit Spiralverdickungen histologisch gekennzeichnet ist und als „Druckholz“ dem hellen „Weißholz“ der Oberseite als dem „Zugholz“ von R. Hartig (1896, 1901) gegenübergestellt wurde. Sonntag (1904) hat auch wirklich gezeigt, daß das Weißholz doppelt so große Zugfestigkeit als das Rotholz, dieses dagegen höhere Druckfestigkeit besitzt. Auch bei Laubhölzern wies Jaccard (1917) nach, daß die Oberseite Zugholz mit dicken Zellulosefasern, die Unterseite Druckholz mit dünnwandigen, verholzten Fasern ausbildet, und dies mindestens zum Teil auf Schwerkraftwirkung und die dadurch bedingten mechanischen Kräfte zurückzuführen ist<sup>1</sup>). Durch ringförmige Aufrollung von Koniferenzweigen (*Pinus*) und Laubholzweigen (*Tilia*, *Alnus*, *Fagus*) konnte Jaccard (1920) auch eine den neuen Zug- und Druckkräften entsprechende Umkehrung in der Verteilung der Zug- und Druckholzausbildung gegenüber den normalen, horizontal wachsenden Zweigen erzielen. Auch die Untersuchungen von Böning (1922), der diese Beobachtungen bei einer ganzen Reihe von Gewächsen bestätigen konnte und die entsprechenden Strukturen durch Krümmungsversuche bei holzigen und krautigen Pflanzen experimentell erzeugte, weisen in dieselbe Richtung. Mit einiger Berechtigung wird man hier wohl den Bau als durch die Funktion selbst bedingt ansehen dürfen.

Die Zuordnung der Wurzelentwicklung zu den Außenbedin-

---

<sup>1</sup>) Es bedarf natürlich sorgfältiger Untersuchung, wie weit der Schwerkraftreiz als solcher (wie beim Geotropismus) gestaltliche Wirkungen und wieweit die durch Schwerkraftreiz ausgelöste Zug- und Druckbeanspruchung diese Änderungen im anatomischen Bau bedingt. Goebel (1913) weist in diesem Zusammenhang darauf hin, daß nach Ewart und Mason (1906) schon durch die Schwerkraftwirkung (nicht durch Druck) Rothholzbildung an der Unterseite von *Cupressus*-Zweigen hervorgerufen werden kann. In manchen Fällen zeigt die Holzstruktur auch keine erkennbare Ganzheitbeziehung.

gungen wurde gelegentlich auch so aufgefaßt, daß die stärkere Ausbildung der Wurzel und insbesondere ihres Leitungssystems eine Folge der erhöhten Wasserdurchströmung sei; wie schon die oben erwähnten Untersuchungen von Hansteen-Cranner (1914), Rippel (1919), Muenscher (1922), Maximow und Lebedincev (1923a) sowie die Arbeit von Turner (1922) zeigen, welche letzterer die Bedeutung eines Überschusses der Assimilate für die Wurzelentwicklung betont, liegt der Fall aber offenbar erheblich verwickelter. Wenn diese Auffassung aber — wenn auch nur für ein Teilgeschehen — recht behalten würde, so läge hier ein Beispiel dafür vor, daß durch das Funktionieren selbst und seine morphologischen Folgeerscheinungen die Funktion besser geeignet wird für künftiges Funktionieren.

Die eben gebrauchte Formulierung ist nun genau diejenige, die Driesch zur Kennzeichnung der „funktionellen“ Anpassung angewendet hat, während sie hier sachlich etwas ganz anderes bezeichnet. In der vorliegenden Fassung paßt die Definition nämlich nur auf Harmonisches, auf das, was ich „funktionelle Morphosen“ nenne. Den Ausdruck „funktionelle Anpassung“ möchte ich — wie Driesch — auf Regulatorisches beschränken, auf jene ganzheitbezogenen Vorgänge des Organismus nämlich, die eine durch die Funktion selbst — auf Grund anormaler Bedingungen — gesetzte Störung regulieren. Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß bei der Einordnung bestimmter Fälle unter eine von diesen beiden Rubriken noch häufig eine gewisse Willkür mit unterläuft, die auf der Schwierigkeit beruht, genau anzugeben, ob „normales“ Geschehen oder eine „Störung“ vorliegt. Aber je besser die inneren Bedingungen jeweils bekannt sind, desto leichter fällt die Beurteilung, die nun einmal durch die begriffliche Scheidung an dieser Stelle verlangt wird. Und wenn es wirklich Beispiele geben sollte, bei denen die Einordnung ernstliche Schwierigkeiten macht, so darf nie vergessen werden, daß die Worte „Harmonie“ und „Regulation“ ebenso ganz bestimmte Tatsachengruppen bezeichnen wie etwa „Blatt“, „Sproß“, „Thallus“, „Zelle“, aber auch mit diesen Begriffen die Eigenschaft teilen, daß es Grenzfälle gibt, die sich ihnen nicht recht fügen wollen. Die Erfahrung ist eben häufig noch etwas reicher und vielseitiger als das Netz von Begriffen, das wir ihr übergeworfen haben. Ein besonderer Mangel des teleologischen Begriffssystems liegt hier nicht vor.

### III. Korrelative Morphosen.

Die korrelativen Morphosen haben mit den funktionellen gemeinsam, daß jeweils innere Bedingungen in teleologischer Beziehung stehen zur Formbildung. In anderer Hinsicht wiederum sind sie enger mit den induzierten Morphosen verknüpft; denn während bei den funktionellen Morphosen die Funktion des vorhandenen Organs seine eigene weitere harmonische Ausgestaltung veranlaßt, sind es bei den zwei anderen besondere, außerhalb liegende Bedingungen, welche die Bildung des erst entstehenden Organs bestimmen, und zwar äußere bei den induzierten, innere bei den korrelativen Morphosen. Bei den letzten sind, wie man dies auch ausgedrückt hat, für einen sich entwickelnden Teil des Organismus die übrigen Teile „Außenwelt“.

Die Ausbildung einer „Blattspur“, d. h. des aus dem Stengel in ein Blatt führenden Gefäßbündels, ist nach Jost (1891, 1893) abhängig von dem Vorhandensein des wachsenden Blattes. Wenn dieses entfernt oder der Blattnerve durchschnitten wird, so unterbleibt die Ausdifferenzierung der Blattspur unterhalb der Verwundungsstelle. Auf mangelnde Ernährung durch das Blatt kann dies nach Jost nicht zurückgeführt werden; ebensowenig ist aber, wie Montemartini (1904) gemeint hatte, der Wundreiz die Ursache der Unterdrückung, schon deshalb nicht, weil diese nach Jost auch bei Wachstumshemmung des unverletzten Blattes durch Eingipsen auftritt (vgl. auch Jost 1908 und Winkler 1908). Die Ergebnisse Josts wurden durch Snell (1911) erweitert; entsprechende Erfahrungen hatten früher schon Prunet (1891), Jodin (1900) und Goumy (1905) gemacht. Durch die Aufhebung der korrelativen Harmonie erst ist also hier ihr Vorhandensein bekannt geworden.

Ganz ähnlich steht es mit den zahlreichen „korrelativen Hemmungen“ zwischen Organen; am bekanntesten ist das Verhältnis von Gipfelknospe und Achselknospe (Goebel 1880). Hier führt ein störender Eingriff zur Entfaltung der schlummernden Anlagen, zu positiven Formregulationen, während in dem von Jost ermittelten Fall höchstens eine regulatorische Reduktion vorliegt. Auch hier weist also ein offenbar regulatorisches Geschehen auf eine normalerweise bestehende Harmonie hin.

Die Ausbildung der „primären“ Atemhöhle unter den Spaltöffnungen des Blattes ist nach Goebel (1922) von der Spaltöff-

nungsmutterzelle abhängig, während bei der Anlage der sekundären auch Mesophyllzellen entscheidend mitwirken; Goebel denkt an chemische Einflüsse, die von der Spaltöffnungsmutterzelle ausgehend die Interzellularenbildung bewirken. Eine Reihe hierhergehöriger Fälle bespricht auch Küster (1923) in seinem Aufsatz über pflanzliche Gewebekorrelationen.

Hierher sind ferner die Fälle zu rechnen, bei denen im Lauf der normalen Ontogenese nach Zerreißen oder anders bedingtem Absterben von Gewebeteilen ein harmonischer Ersatz stattfindet. Beispiele dieser „physiologischen Restitution“ wurden (S. 78) bereits erwähnt.

Auch an zwei zur Funktionsganzheit verknüpften Organismen — bei Transplantationen oder bei der Befruchtung — können solche korrelative Morphosen auftreten.

Ein mit noch nicht differenzierten Knospen besetztes Reis der Runkelrübe, einer wachsenden Wurzel aufgepfropft, wird zu einem vegetativen Sproßsystem, während es einen Blütenstand bildet, wenn man es im Frühjahr mit einer alten Rübe verbindet (Vöchting 1892).

Eine Reihe von morphologischen Vorgängen sowohl des Abblühens als der Umwandlung der Blüte zur Frucht wird durch Bedingungen ausgelöst, die in dem anderen Teil der Funktionseinheit, dem Pollenkorn, gegeben sind. Es gelang Fitting (1909, 1909a, 1910), aus den ausgekeimten Pollinarien gewisser Orchideen chemische Stoffe auszuziehen, mit denen er einen Teil dieser Umbildungen der Blütenteile hervorrufen konnte; er spricht unter Bezugnahme auf die chemischen Korrelationen im Tierkörper (Starling 1906) von „pflanzlichen Hormonen“. Bei der Ausbildung des Cystokarps der Rhodophyceen liegt derselbe Fall vor.

Als Gegenstück dazu enthalten die Narben vieler Pflanzen die Stoffe, die zum Auskeimen des zugehörigen Pollens notwendig sind, und manche Pollenkörner keimen überhaupt nur im Extrakt der eigenen Narbe (vgl. Jost 1908).

Auch die von Haberlandt gefundene gegenseitige chemische Beeinflussung zwischen verschiedenen Geweben, die er bei der Kultur isolierter wenigzelliger Gewebeschichten (1902, 1913, 1914) feststellte, muß in diesem Zusammenhang erwähnt werden; er fand u. a., daß in ein bis zwei Zellschichten dicken Scheiben aus Kartoffelknollen oder aus dem Stengel von *Sedum spectabile*,

*Althaea rosea* und der Kohlrabiknolle Zellteilungen nur dann eintreten, wenn Bruchstücke des Siebteils eines Bündels vorhanden waren, oder wenn sie mit solchen leptomhaltigen Gewebestücken in unmittelbarer oder durch dünne Agarschichten vermittelter Berührung standen. Die Zellteilungen in gewissen Organen, z. B. im Mark der Kartoffelknolle, werden also durch besondere „Zellteilungsstoffe“, „Wuchsenzyme“ angeregt, welche in anderen Organen, hier im Leptom der Bündel, entstehen. Die Kulturversuche Lamprechts (1918) mit kleinen Blattstückchen, die er in bündellose und bündelhaltige Lamellen zerteilte, zeigen nur in letzteren Zellteilungen, in den ersten aber dann, wenn bündelhaltige Lamellen mit der Wundseite auf sie gelegt wurden, und zwar zuerst unter den Bündeln; Transplantationen gelangen ebenfalls auf der leptomhaltigen Unterseite besser. Aus Haberlandts sich hieran anschließenden zahlreichen Arbeiten über die von diesen Hormonen des Leptoms zu unterscheidenden Wund- oder Nekrohormone (1919, 1919a, 1920, 1921, 1921c [1923]), von denen im Kapitel „Induzierte Adaptation“ noch kurz zu sprechen sein wird, muß hier erwähnt werden, daß eine Reihe auch im normalen Entwicklungsgang vieler und zum Teil aller Pflanzen vorkommender Vorgänge von Haberlandt auf diese zweite Art von Hormonen bzw. eine dritte, die Meristemhormone, zurückgeführt wird. So soll nicht nur Adventiv-Embryonie (1921a, 1922b), parthenogenetische Entwicklung der Eizelle und Endospermembryonie (1921b, 1922), sondern auch die normale Entwicklungserregung der der Befruchtung bedürftigen Eizelle (in diesem Fall durch die Verletzung beim Eindringen von Spermatozoid bzw. Spermakern) auf Wundhormone zurückgeführt werden. Auch die Vorgänge bei der Entstehung der Thyllen, bei der Bildung der Gallen und Tumoren hofft Haberlandt (1921c [1923]) wenigstens zum Teil auf Wundhormone zurückführen zu können. Nach Weber (1922, 1922a) und Richter (1922) sollen auch viele das „Frühtreiben“, d. h. die Abkürzung der Winterruhe von Knospen bedingende Faktoren wie Anstechen, Quetschen, Durchschlagen elektrischer Funken, Röntgenbestrahlung, Äther, Rauchluft, Warmbäder, chemische Bäder auf solchen Wund- oder Nekrohormonen beruhen, die hierbei in Zellen innerhalb der Knospe erzeugt werden. Andererseits sollen die embryonalen Gewebe, die Meristeme der Vegetationspunkte, des Kambiums usw. Zellteilungs-

hormone besonderer Art, „Meristemhormone“ produzieren (Haberlandt 1922 a; diese Arbeit gibt auch eine Zusammenfassung der Ergebnisse der vorangegangenen); Kotte (1923 a), der abgeschnittene Wurzelspitzen von *Pisum sativum* auf organischen Nährböden keimfrei züchtete, beobachtete eine (vom Wundreiz unabhängige) tagelang fortdauernde Teilung der Meristemzellen, die wuchsen und sich zu Dauerzellen differenzierten; auch das Streckungswachstum in isoliert gezüchteten Querzonen hinter der Spitze dauerte fort. Wie weit der Versuch Webers (1924), auf Grund der von Priestley und seinen Mitarbeitern entwickelten Theorie der Meristembildung — die in der durch verkorkte Zellwände u. a. bedingten Saftanhäufung und insbesondere in einer bestimmten Wasserstoffionenkonzentration die Ursache in der Änderung des kolloidalen Zustands sieht, durch den Dauerzellen in embryonale verwandelt werden, und die diesen Gedanken auf die normalen Meristeme überträgt — die drei verschiedenen Meristeme Haberlands auf Änderungen der Wasserstoffionenkonzentration in den Zellen zurückzuführen, Aussicht auf Erfolg hat, ist recht fraglich. Außer der von ihm berücksichtigten Hitzeempfindlichkeit der „Hormone“ spricht vor allem dagegen, daß z. B. die „Leptomhormone“ in den Versuchen Lamprechts (1918) nur noch innerhalb einer Gattung oder zwischen nahe verwandten Arten einer Gattung wirken, aber nicht zwischen entfernter verwandten Gattungen oder gar zwischen Pflanzen verschiedener Familien, und daß nach Haberlands Untersuchungen an Crassulaceenblättern (1921, 1922 a) nur Wundhormone von Pflanzen derselben Familie, nicht anderer Familien wirkten, manchmal sogar der Gewebesaft einer nahe verwandten Gattung versagte. In den Leptomhormonen sieht übrigens Brieger (1924) nur einen Realisationsfaktor, vermutlich eine Oxydase. Außer der Zellteilung kann nach Haberlandt bei den Crassulaceen auch ein nicht von den Wundhormonen abhängiges Auswachsen von Zellen zu Kallusblasen an der Wundoberfläche vorkommen; er unterscheidet daher von den bisher besprochenen „Teilungshormonen“ die „Wuchshormone“; da bei der Kohlrabiknolle beim selben Vorgang der Kallusblasenbildung eine Abhängigkeit von den Wundhormonen besteht, so nimmt er an, daß diese hier sowohl als Teilungs- wie als Wuchshormone wirken, wobei er die Frage offen lassen muß, ob dabei ein stofflicher Unterschied vorhanden

ist. Söding (1923) reiht auch die weiter unten zu erwähnenden, bei der phototropischen Reaktion vorauszusetzenden Reizstoffe unter die Wuchshormone ein. Zweifellos sind durch die Untersuchungen Haberlandts wichtige kausale Faktoren einer korrelativen Beeinflussung zwischen Zellen desselben und verschiedener Gewebe aufgedeckt, neben denen freilich noch eine Reihe anderer vorhanden sind.

Als korrelative Harmonie läßt sich auch die von der Gipfelknospe ausgehende Bestimmung der Qualität der Formbildung bei den Ausläuferknöllchen von *Circaea intermedia* im Zusammenhang mit den durch den Wechsel der Jahreszeit geschaffenen inneren Bedingungen auffassen (Dostál und Morávek 1925). Die Knöllchen wurden jeweils in ein apikales, medianes und basales Teilstück zerschnitten, die gesondert untersucht wurden. Im Dezember ergaben bei höherer Temperatur ( $15^{\circ}$ — $19^{\circ}$  C) sämtliche Teilstücke stets Ausläufer; im Februar wuchsen nur aus dem basalen Teilstück abwärts geneigte Ausläufertriebe, die der mittleren teils abwärts, horizontal oder aufwärts wachsende Sprosse, deren Länge mit der Aufwärtsrichtung abnahm, während die Blattentwicklung entsprechend zunahm; der apikale Abschnitt entwickelte aufwärtswachsende Laubsprosse. Ende März trat beim selben Versuch in allen Segmenten Laubsproßbildung ein. Die Reaktion entspricht überall den natürlichen ökologischen Bedingungen. Dostál weist vor allem auf die Beeinflussung der Knolle durch die Mutterpflanze unter normalen Bedingungen hin, die sich in stofflicher Hinsicht u. a. durch eine mit der Laubsproßbildung parallel gehende Anhäufung der N- und P-Verbindungen in der Knolle ausspricht. Die Aufhebung der Winterruhe erfolgte unter dem Einfluß der Gipfelknospe stets zuerst in der apikalen Partie. Induzierte und korrelative Morphose durchdringen sich hier aufs deutlichste. Eingehende Darlegung der Einwirkung der einzelnen Außenbedingungen sind in Aussicht gestellt.

Eine besonders seltsame Form korrelativer Harmonie liegt in dem Geschehen bei Siphoneen bzw. bei Wurzeln von Phanerogamen vor, das Noll (1900, 1900a, 1901, 1903) zur Bildung seines Begriffs der „Morphästhesie“ veranlaßte, der schon oben (S. 45f.) in einem besonderen Kapitel analysiert wurde. Spannungszustände — dort des ganzen Körpers, hier eines Organs — sollen die Ursache dafür sein, daß neu entstehende Organe in eine für ihre



Funktion günstige Stellung kommen. Über die Berechtigung der Auffassung Nolls ist viel gestritten worden; die Tatsache einer korrelativen Morphose bleibt auch dann bestehen, wenn nicht der Spannungszustand selbst, sondern andere innere Bedingungen (vgl. z. B. Klebs 1903) die Organbildung beeinflussen. Weitere Beispiele der geförderten Ausbildung von Organen an der konvexen Außenseite gekrümmter Wurzeln und Stengel finden sich u. a. auch bei Goebel (1908) und Ludwigs (1911), bei beiden freilich in anderer Weise (als Folge besserer Ernährung) gedeutet als von Noll. Neuerdings hat, wie schon oben S. 46, Anm. erwähnt, Linsbauer (1917) die geförderte Blütenbildung an gekrümmten Stellen unregelmäßig aufblühender Blütenköpfchen von *Dipsaceen* und an Wundkallusrändern in den Blütenköpfchen von *Helianthus* auf Spannungsverhältnisse zurückgeführt und dabei ausdrücklich auf die „Morphästhesie“ zurückgegriffen.

### b) Physiologische Funktionsharmonien.

Die harmonischen Beziehungen rein funktioneller Natur lassen sich trennen in „Funktionalharmonien“, welche ausschließlich zwischen inneren Bedingungen, zwischen Funktionen des Organismus selbst, ohne Rücksicht auf ihr Auftreten im Laufe der Entwicklung, bestehen, und in „physiologische Kausalharmonien“, bei denen das Zustandekommen (bzw. die Förderung oder Einschränkung) einer Funktion in teleologischem Verhältnis steht zu bestimmten Außenbedingungen. Die Funktionalharmonien verhalten sich also zu den physiologischen Kausalharmonien ganz ähnlich, wie die Konstellationsharmonien zu den morphologischen Kausalharmonien.

#### a) Funktionalharmonien.

Die Stoffaufnahme, die Menge und Richtung der Stoffleitung, die Auflösung gespeicherter Reservestoffe usw. sind in weitem Maße abhängig vom Verbrauch. Es ist das Verdienst Pfeffers, im ersten Band seiner Pflanzenphysiologie (1897) auf das Vorhandensein solcher „Korrelationen des Stoffwechsels“ nachdrücklich hingewiesen zu haben. Dort sind auch weitere Einzelheiten zu finden, ebenso in dem Werk Nathansohns über den Stoffwechsel der Pflanzen (1910), das gleichfalls die teleologische Seite gebührend berücksichtigt. Ein Beweis für die „harmonische

Lenkung“ des Stoffwechsels ist insbesondere auch in der von Pfeffer betonten Tatsache zu sehen, daß viele Pilze gleichgütig mit den verschiedenartigsten Kohlenstoffquellen, mag es sich um Methan- oder Benzolderivate handeln, als einziger organischer Nahrung auszukommen vermögen, und „durch ihr Gedeihen anzeigen, daß trotz so verschiedener chemischer Konstitution der Kohlenstoffverbindungen sämtliche Stoffe produziert werden, die für Ausbau und Betrieb des Organismus notwendig sind“ (a. a. O. S. 437). „Wenn für den Augenblick, gleichviel aus welchen Gründen, etwa die Produktion von Eiweißstoffen nicht angestrebt wird, so unterbleibt dieselbe unter allen Umständen, selbst dann, wenn Asparagin, Zucker und alle Baumaterialien in bester Weise im Innern des Protoplasten zur Verfügung stehen und zusammenreffen. Übrigens wird auch durch räumliche Trennung erreicht, daß im Innern einer winzigen Zelle die dicht nebeneinander befindlichen Stoffe nicht in Reaktion treten“ (a. a. O. S. 444). Pfeffers mechanistischer Standpunkt schützt ihn vor Mißdeutungen des Wortes „anstreben“, das hier etwa dasselbe sagt wie im „Dienste der Funktionsganzheit stehen“.

Auch ihren Stickstoffbedarf können manche Pilze gleich oder annähernd gleich gut aus verschiedenen organischen oder anorganischen Verbindungen decken trotz der großen Verschiedenheit des dadurch bedingten Stoffwechsels, und für die grünen Pflanzen gilt bis zu einem gewissen Grad dasselbe.

Daß das „Bedürfnis“ der Pflanze maßgebend ist für den Ablauf von Stoffwechselfvorgängen, erhellt auch aus anderen Tatsachen. In Speicherorganen wird der leicht lösliche, wandernde Traubenzucker in das nicht diosmierende Inulin oder in unlösliche Stärke verwandelt und in dem dadurch entstehenden Konzentrationsgefälle ein Mittel geschaffen für das ständige Nachströmen des abzulagernden Zuckers. Auch in der frühzeitigen Verarmung der Blattanlagen von Blütendeckblättern an Baumaterialien zugunsten der Blütenknospen (Goebel 1908) und ähnlichen Tatsachen liegt eine solche harmonische Lenkung oder Funktionalharmonie vor. Von den aufgespeicherten „Nährstoffen“, die verhältnismäßig leicht wieder in den Stoffwechsel einbezogen werden können, unterscheidet Ziegenspeck (1924 a) die „Sparstoffe“, die durch Hunger und überhaupt die Enzyme des Speicherorgans schwer angegriffen werden — insbesondere sucht er zu zeigen,

daß es in dieser Hinsicht sehr verschiedene Arten von Stärke in den verschiedenen Pflanzenorganen gibt —, und die zu besonderen Funktionen bereitgerichtet liegen, vor allem zur Erzeugung von Schutzstoffen oder Verschlüßgeweben bei leicht der Verletzung ausgesetzten Organen oder zum Umbau für Zellumbildungen oder Gewebeneubildungen in bereits ausgewachsenen Organen, in denen sich dann die bei bloßem Hunger schwierige Auflösung auf den betreffenden Reiz hin leicht vollzieht.

### β) Physiologische Kausalharmonien.

Auch für diese Form harmonischen Geschehens finden sich schon bei Pfeffer (1897) zahlreiche Beispiele.

Die Bildung bzw. Ausscheidung von Oxalsäure durch gewisse Pilze erfolgt nach Wehmer (1891) im Verhältnis zu der jeweils vorhandenen Menge der Basen. Dabei ist die Natur der Kohlenstoffquelle — ob Kohlehydrat, organische Säure oder Eiweiß — und der Stickstoffquelle — ob Ammoniak, Salpetersäure oder Eiweiß — durchaus gleichgültig; nur die Menge der entweder vom Pilz selbst aus der Nahrung abgespaltenen oder der künstlich zugeführten Basen entscheidet über die Menge der produzierten Oxalsäure. In Lösungen, welche freie Wein-, Zitronen- und Apfelsäure enthalten, tritt überhaupt keine Oxalsäure auf. Elfving (1918/19) bestätigt, daß Säuregehalt der Lösung die Oxalsäurebildung hemmt, Laugengehalt sie fördert; außerdem betont er die Bedeutung der Ionenkonzentration nach Verbrauch der Ammoniakgruppe. Für höhere Pflanzen hat schon Schleiden die Vermutung ausgesprochen, daß die häufig vorhandenen Oxalatkristalle durch Absättigung von frei gewordenen Basen entstanden seien, und Benecke (1903) hat gezeigt, daß der Mais bei Kultur mit Nitraten als Stickstoffquelle, welche bei der Weiterverarbeitung Basen freierwerden lassen, Calciumoxalatkristalle bildet, während sie (bei annähernd gleich gutem Gedeihen der Pflanze) völlig unterdrückt werden, wenn Ammonsalze den Stickstoffbedarf decken, welche Säuren in Freiheit setzen. Außerdem ist die Oxalatbildung in erheblichem Maße von der der Pflanze zugeführten Kalkmenge abhängig. Schon Amar (1903) gelang es, aus den Samen verschiedener Caryophyllaceen in kalkfreien Nährlösungen völlig oxalatfreie Pflanzen zu erzielen. Stahl (1920) konnte durch Zufuhr von Lösungen verschiedener Kalksalze an Blattstücke von

*Dianthus*, *Viscum* und anderen Pflanzen eine vorher nicht nachweisbare Bildung bzw. erhebliche Anreicherung von Calciumoxalat hervorrufen. Patschovsky (1919a) brachte Pflanzen, die sonst Oxalsäure nicht bilden, wohl aber Kalk enthalten, durch Oxalsäurezufuhr zur Bildung von Kalkoxalat; hier ist es offenbar der Kalk, der die giftige Oxalsäure in der Pflanze festlegt. Die Untersuchungen W. Müllers (1923), durch welche die Ergebnisse Beneckes über den Einfluß der Stickstoffnahrung bestätigt und erweitert werden, zeigen auch die Bedeutung der vorhandenen Kalkmenge für die Oxalsäurebildung, da einerseits Kultur in reiner Calciumbikarbonatlösung bei *Callisia*-Stecklingen reichliche Calciumoxalatbildungen hervorruft, andererseits bei Abnahme des Kalkgehalts der Nährlösung bei *Stellaria media* eine Abnahme der Oxalatdrüsen in den Blättern eintritt. Wenn er auch eine „regulatorische“ Bildung von Oxalsäure entsprechend der Menge des dargebotenen Kalks nicht festzustellen vermag, so ist hierüber offenbar das letzte Wort noch nicht gesprochen. Eine Reihe hierher gehöriger Erscheinungen, vor allem bezüglich Oxalatbildung und -verarbeitung bei verschiedenen Pilzen nach den Untersuchungen Butkewitschs sind im Kapitel über „Physiologische Anpassungen“ besprochen; die Grenze zwischen „harmonischen“ und „regulatorischen“ Vorgängen ist hier besonders schwer zu ziehen. Daß übrigens wie bei vielen Pilzen so auch bei höheren, grünen Pflanzen die Oxalsäure als Atmungsprodukt, und zwar als Zwischenprodukt des Atmungsabbaus auftreten kann, legt trotz anderweitiger Angaben die Feststellung Staehelins (1919) nahe, daß ein das Oxalat-Ion verarbeitendes, oxydaseartiges Ferment im Pflanzenreich weit verbreitet ist.

Eine besondere Art physiologischer Kausalharmonie liegt darin, daß verschiedene Pilze und Bakterien, wie zuerst Nikitinsky (1904) für *Aspergillus* und andere Schimmelpilze, dann Rahn (1906) für Bakterien nachgewiesen haben, Stoffe von noch unbekannter Art in die Nährlösung abscheiden, die eine fördernde Wirkung auf spätere Kultur der Pilze bzw. Bakterien in dieser Lösung ausüben, welche nach Nikitinsky nicht als Nährwirkung, sondern als Reizwirkung aufzufassen ist. Goy (1921) konnte die Tatsache der Wachstumsbeschleunigung durch solche in die Kulturflüssigkeit abgeschiedene Stoffe für verschiedene Schimmelpilze, Bakterien und Hefen bestätigen. Sie ist um so bemerkens-

wertes, als sonst nur die schädlichen Wirkungen unserer künstlich zusammengesetzten Kulturflüssigkeiten, die in auftretenden Stoffwechselprodukten, Erhöhung der Azidität oder Alkalität sich äußern, bemerkt zu werden pflegen.

Der Zusammensetzung der Nährlösung von Pilzen aus organischen Nährstoffen entspricht eine wechselnde Durchlässigkeit der Plasmahaut für diese Stoffe, die zuweilen in der Form auftritt, daß nur oder vorwiegend die jeweils „nahrhafteste“ Verbindung aufgenommen wird („Elektron“ der optimalen Nährstoffe: Pfeffer 1895). Aus einem Gemisch von Nährstoffen, deren jeder verarbeitet wird, wenn man ihn den Pilzen oder Bakterien allein darbietet, nehmen die Organismen zunächst ausschließlich oder vorzugsweise einen einzigen oder wenige „bevorzugte“ Nährstoffe (z. B. Glukose, Pepton, Milchsäure) auf, die die anderen (z. B. Glycerin) vor dem Verbrauchwerden schützen. So unterbleibt auch nach den Untersuchungen Arnbecks (1922) bei verschiedenen Bakterienarten die Gelatinehydrolyse (z. B. durch *Bacterium vulgare*) oder die Indolabspaltung aus Tryptophan (z. B. durch *Bacterium coli*), wenn leicht assimilierbare stickstofffreie Nährstoffe, insbesondere Glukose, vorhanden sind. Hierbei handelt es sich nicht um Aufhebung der Spaltungsprozesse durch die Stoffwechselprodukte der Zuckerverarbeitung, sondern um direkte Einwirkung der Glukose; das Unterbleiben der Tryptophangärung (als Stickstoffquelle) beruht auf elektiver Stoffaufnahme unter dem Einfluß der Glukose, nicht etwa auf Verhinderung der Absonderung eines Enzyms, da eine solche hier überhaupt nicht stattfindet, die Verarbeitung vielmehr innerhalb der Zelle vor sich geht. Andere Formen elektiver Nahrungsaufnahme hängen mit einer Regulierung der Enzymabscheidung zusammen, der wir uns jetzt zuwenden wollen.

Schon Wortmann (1882) beobachtete, daß Bakterien Diastase bei Anwesenheit von Stärke nur dann absondern, wenn nicht andere Kohlehydrate oder kohlehydrathaltige Eiweißstoffe oder sonstige leicht assimilierbare Kohlenstoffquellen wie z. B. Weinsäure zur Verfügung standen. Wenn die Ausscheidung eines Zellulose verarbeitenden Enzyms (einer Zellulase) bei verschiedenen Pilzen unterbleibt, wenn günstige Kohlenstoffquellen in der Nährlösung vorhanden sind (Otto 1918), wenn der Fruchtfäule bedingende Pilz *Sclerotinia cinerea* Pektinstoffe (wie sie in der Mittellamelle der

Zellwände vorkommen) in Kulturen dann assimiliert, solange sie allein geboten werden, nicht aber, solange gleichzeitig einfache Zucker vorhanden sind (Willaman 1920), oder wenn Hefe nur bei Abwesenheit von Zucker aus Anthocyanen Zucker mit Hilfe von Tannase abspaltet und verarbeitet (Noack 1922), liegt dieselbe Form einer „elektiven Stoffaufnahme“ durch Enzymregulierung vor. Bei der Aufnahme der Stickstoffverbindungen (Ammoniaksalze bzw. Aminosäuren) durch *Aspergillus* haben Zaleski und Pjukow (1914) eine ähnliche, durch die begleitende Kohlenstoffquelle mitbedingte Elektion festgestellt. Überhaupt weist die Abhängigkeit der Enzymbildung von der Anwesenheit und von der Menge des durch diese Enzyme zu zerlegenden Stoffes wie von den Produkten der Zerlegung deutliche harmonische Züge auf. Went (1901) fand, daß *Monilia sitophila*, ein technischer Pilz Javas, ein tryptisches Enzym, das Proteinsubstanzen über Pepton bis zu Ammoniak spaltet, unter einer Reihe dargebotener Nährstoffe mit Sicherheit nur bei Anwesenheit von Proteinsubstanzen absondert, ebenso wird ein Labenzym, das Kasein gerinnen läßt, fast nur in kaseinhaltigen Nährlösungen (daneben auf Pepton), nicht z. B. auf Maltose, Glukose, Raffinose, Glyzerin, Milchsäure oder Fett abgeschieden. Maltoglukose, die Maltose in Glukose spaltet, bildet sich beim selben Pilz nur bei Anwesenheit gewisser Kohlehydrate wie Raffinose, Maltose, Dextrin und Stärke, sowie auf kohlehydrathaltigen Proteinstoffen, in geringerer Menge auf Zellulose, Glykogen, Trehalose, Galaktose, Xylose und Saccharose; andere Enzyme wie Tyrosinase, Invertase und Diastase entstehen bei fast jeglicher Ernährung. Für einen Teil der Enzyme — ob alle als spezifische existieren, steht dahin — besteht also die Beziehung, daß sie nur bei ganz bestimmter Ernährung, entweder nur auf dem von ihnen zu spaltenden Stoff, oder auf weiteren, meist mit diesen verwandten Stoffen abgeschieden werden. Daß die Schimmelpilze *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* auf Pepton eine größere Menge proteolytischer Enzyme bilden als in Kulturen mit weinsaurem Ammon, zeigte Butkewitsch (1902). Nach Katz (1898) steigern dieselben Schimmelpilze die Diastaseproduktion bei rascher Wegführung der gebildeten Diastase durch Tannin. Während hier noch ein recht einfacher Fall vorliegt, der vielleicht durch bloße „Massenwirkung“ zu erklären ist, sind die Verhältnisse verwickelter bei einem anderen von Katz erhaltenen Untersuchungsergebnis.

Die Bildung (nicht nur die Ausscheidung) von Diastase bei Schimmelpilzen soll nämlich bei Zufuhr einer bestimmten Zuckermenge (Traubenzucker, Rohrzucker usw.), also der Endprodukte der Stärkespaltung durch die Diastase, in entsprechendem Verhältnis gehemmt werden. Am deutlichsten erfolgte die Regelung der Diastasebildung bei *Penicillium glaucum*. Daß es sich nicht um chemische Vorgänge einfacher Art, um bloße „Massenwirkung“ handelt, sondern um eine „regulatorische Tätigkeit des Protoplasmas“, schließt Katz aus dem verschiedenen Verhalten der untersuchten Pilzarten. Daß freilich keine „qualitative“, sondern nur eine „quantitative Enzymregulierung“ vorliegen kann, ergibt sich deutlich aus der Arbeit von Kylin (1914), welcher zeigte, daß *Penicillium glaucum* und *Aspergillus niger* auch dann Diastase bilden, wenn keine Stärke in der Kulturflüssigkeit vorhanden ist, daß die Diastasemenge aber vergrößert wird, wenn Stärkezusatz erfolgt, und daß sie auf Stärke als einziger C-Quelle ihren höchsten Wert erreicht. Das Vorhandensein einer Regulierung der Diastaseabscheidung durch Glukose, Maltose u. a. Zucker wird überhaupt bestritten durch Funke (1922), der die Abhängigkeit der Diastaseabscheidung von den gebotenen Kohlehydraten bei gleichaltrigen Myzelien aus Sporen von gleicher physiologischer Vorgeschichte unter Berücksichtigung der Azidität der Kulturflüssigkeit untersuchte und keinen als zweckmäßig zu deutenden Einfluß der Qualität des Kohlehydrats, sondern nur Gesetzmäßigkeiten des Myzelalters und der Substratkonzentration zugibt. Doch ist diese Frage damit keineswegs erledigt, besonders da auch nach seinen Angaben z. B. auf Saccharose nur bei geringer Konzentration (0,5 vH.) Diastaseausscheidung stattfindet, nicht aber bei höherer (5 vH.). Auch geben im Gegensatz hierzu Euler und Asarnoy (1920) zahlenmäßige Belege für die Förderung des stärkespaltenden Enzyms durch Zusatz von Stärke zur Nährlösung bei *Aspergillus niger*. Qualitative „Enzymregulationen“ sind weiterhin bei Gärungsvorgängen der Hefen festgestellt. So zeigten H. v. Euler und seine Mitarbeiter (1912, 1922), daß Hefen, die nur geringes Vergärungsvermögen für Galaktose besitzen, durch Kultur auf Galaktoselösungen ein solches erlangen, ja über die Glukosevergärung hinaus steigern können. Die Erhöhung des Enzymgehalts zur Galaktosevergärung ist hierbei an die Neubildung von stickstoffhaltiger Substanz geknüpft und erfolgt im Verlauf mehrerer Gene-

rationen. Wenn die Heferasse, mit der Tomita (1921) derselbe Versuch gelang, die Fähigkeit zur Galaktosevergärung zuvor überhaupt nicht besaß, läge sogar qualitative Enzymregulierung vor. Die Versuche von Willstätter und Sobotka (1922) bestätigen diese Befunde, machen aber die Existenz eines besonderen Enzyms Galaktase zur Galaktosevergärung fraglich und suchen eine andere Erklärung für das Verhältnis der Glukose- zur Galaktosevergärung bei derselben Hefe zu geben. Bei der Untersuchung, ob eine entsprechende Invertaseregulierung bei den Hefen stattfindet, fanden Euler und seine Mitarbeiter (1911/12, 1912a), daß dies nicht der Fall sei, daß vielmehr die tatsächlich auftretende Erhöhung der Invertaseproduktion von der Qualität der dargebotenen Kohlehydrate unabhängig ist, indem sie bei dem Spaltprodukt Glukose ebenso oder noch stärker eintritt, als bei dem zu spaltenden Rohrucker, dagegen ergab sich, daß die zur Verstärkung der Invertasebildung führenden Bedingungen zugleich auch die Abscheidung einer Reihe anderer Enzyme, wenn auch in verschiedenem Grade, erhöhen. In ähnlicher Weise beobachteten Willstätter und Kuhn (1921), die eine erhebliche Steigerung der Raffinasebildung im Verlauf der Raffinosegärung feststellen konnten, also eine Art quantitativer „Enzymregulation“, daß gleichzeitig auch der Invertingehalt stieg.

Eine deutliche „qualitative Enzymregulation“ liegt, außer den schon erwähnten Fällen bei *Monilia*, darin, daß *Aspergillus* und *Penicillium* nach Knudson (1913) nur bei Anwesenheit von Gerbsäure oder Gallussäure das diese spaltende Ferment Tannase erzeugen (vgl. auch Koch und Oelsner 1916); auch bei der Anthozyaninspaltung der Hefe (s. o. Noack 1922) wird die Tannase „nur im Bedarfsfalle in größerer Menge gebildet“. Hierher gehört auch die Beobachtung von Burri (1911), nach der ein Bakterium eines *Coli*-Stammes, das auf Endoplatten mit Milchzucker in weißen Kolonien ohne die Fähigkeit der Milchzuckervergärung wuchs, eine rote Form bildete, die zur Laktaseproduktion befähigt war und die erworbene Fähigkeit der Milchzuckervergärung auch bei weiterer Kultur beibehielt. Zu alledem ist auch das im Kapitel „Physiologische Anpassungen“ über die Atmungsregulation und das Verhältnis der Gärung zur Atmung Gesagte zu vergleichen.

Daß bei der Aktivierung und Abscheidung der Enzyme in keimenden Samen ähnliche Enzymregulierungen vorkommen (vgl.



z. B. Haberlandt 1890, Brown and Morris 1890, Grüss 1896), ist höchst wahrscheinlich, aber noch nicht in allen Einzelheiten aufgeklärt. Nach den Untersuchungen von Bach und Oparin (1923) sind bei Weizen und Sonnenblume alle Enzyme, und zwar in sehr verschiedener Menge, im Samen vorhanden und werden bei der Keimung in um so höherem Maße vermehrt, je geringer ihre Anfangsmenge war. Die Bedeutung von Enzymregulierungen für die Regulierung des osmotischen Drucks in den Spaltöffnungen, und dadurch mittelbar der Transpiration, Assimilation und Atmung der höheren Pflanzen wird in diesem Abschnitt noch behandelt werden.

Von einer Regulation in dem hier festgehaltenen Sinn kann man in allen diesen Fällen im Gegensatz zu der üblichen Bezeichnungsweise nicht reden, da hier doch eine „Störung“ vollkommen fehlt; die veranlassende Bedingung, das Auftreten von Zucker bei der Stärkerzerlegung, das Vorhandensein von Stärke, Gerbstoffen usw., überhaupt der zu zerlegenden Stoffe im Nährmedium der Pilze, Hefen, Bakterien ist ja durchaus „normal“. Es handelt sich um ein spezifisches „Angepaßtsein“ an normale Zustände, nicht um eine „Anpassung“. Wenn man einmal das Wort „Harmonie“, das ja in der Biologie nicht anderweitig vergeben ist, so versteht, wie es oben definiert wurde, so kann man unbedenklich den Ausdruck „Enzymharmonie“ für den geschilderten Sachverhalt gebrauchen.

Das Vermögen, den Grundzug der Ernährungsweise je nach den Lebensbedingungen zu ändern, zeigen verschiedene Organismen. So ernährt sich *Euglena gracilis* nach Zumstein (1900) am Licht autotroph oder mixotroph, im Dunkeln heterotroph; in sehr reichlicher organischer Nährlösung findet auch im Licht heterotrophe Ernährung statt.

In letzter Zeit mehren sich die Belege dafür, daß die Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe von der Natur und Konzentration dieser Stoffe abhängt. Wenn auch die Feststellung Nathansohns (1902, 1903, 1904), daß Salze in die Pflanzenzelle nicht bis zum Konzentrationsgleichgewicht eindringen, sondern nur bis zu einem bestimmten, von der Pflanze durch Stoffaufnahme oder -abscheidung konstant gehaltenen Verhältnis von Innen- und Außenkonzentration, noch der Nachprüfung und Einzeluntersuchung bedarf, so haben doch seine und Meurers (1909) Angaben über Regelung des osmotischen Drucks in der Zelle

und der neutralen Reaktion der Außenlösung durch gesonderte Aufnahme der Ionen aus Salzen und aktive Ionenabscheidung aus der Zelle in den Ergebnissen von Pantanelli (1915), Stiles (1924), aber auch von Osterhout (1922), Hoagland und Davis (1923) eine wesentliche Stütze erhalten; nach den beiden letztgenannten Arbeiten soll (dort bei *Valonia macrophysa*, hier bei *Nitella clavata*) elektive Absorption in der Form stattfinden, daß Ionenanreicherung durch Übergang aus dem weniger konzentrierten Medium in konzentrierteren Zellsaft stattfindet. Daß beim Narkotisieren von Zellen gerade die Durchlässigkeit für die der Pflanze nützlichen Stoffe gehemmt wird, während die gleichgültigen oder schädlichen dann in vermehrter Menge eintreten (Pantanelli), beweist mittelbar das Bestehen von Permeabilitätsharmonien. Bei der Regelung der Wasserverhältnisse in der Pflanze ist — vor allem bei den meisten Xerophyten — das Bestehen von Turgorharmonien von ausschlaggebender Bedeutung. Dabei kommt sowohl der osmotische Druck der Wurzeln in Frage, da die Saugkraft der Wurzel höher sein muß als die des Bodens, wenn Wasseraufnahme erfolgen soll, als auch der der Blätter — insbesondere auch der Spaltöffnungszellen —, der mit der Transpiration und den sie fördernden und einschränkenden Faktoren in engem Zusammenhang steht. Steigerung des osmotischen Wertes bei Hitze und Kälte, Trockenheit oder Konzentrationserhöhung im Substrat, im Wind bei ungenügender Wasserzufuhr, fanden Ursprung und Blum (1916). Einzelnes hierhergehörige mußte schon bei Besprechung der morphologischen Funktionsharmonien der Xerophyten vorweggenommen werden. Eine eingehendere Erörterung dieser Beziehungen, bei denen auch die Aufrechterhaltung des osmotischen Drucks bei Wüstenpflanzen durch Salzspeicherung und andere Mittel (Fitting 1911) sowie verwandte Erscheinungen erwähnt werden, findet sich bei der Besprechung der von den Harmonien schwer zu sondernden Turgorregulationen (vgl. S. 274 ff.), wo die Turgor- und Permeabilitäterscheinungen allgemeiner erörtert werden; von der Bedeutung der Turgorregulierung in den Schließzellen der Spaltöffnungen für Aufrechterhaltung normaler Transpiration und Assimilation wird noch in diesem Kapitel die Rede sein.

Schon bei diesen Fällen ist die Gefahr groß, besondere Eigentümlichkeiten der spezifischen Organisation von Lebewesen mit

ganzzeiterhaltenden Vorgängen zu verwechseln. Gerade bei Feststellung von Stoffwechselharmonien kann nicht genug davor gewarnt werden, in besonders verwickeltem Geschehen und in scheinbaren Abweichungen von physikalisch-chemischen Gesetzen ohne weiteres Harmonien und Regulationen oder gar Beweise für den Vitalismus sehen zu wollen; dies gilt z. B. für gewisse Fälle anormaler Ionendurchlässigkeit. Manchmal verbergen sich auch Vorgänge oder Beziehungen, die nichts mit „Zweckmäßigkeit“ zu tun haben — es sei denn eine solche der Welteinrichtung — unter einem teleologisch klingenden Namen. Wenn solches zu einer Zeit geschieht, in der „Schutzrichtungen“ besonders modern und beliebt sind, könnte man von einer wissenschaftlichen „Mimikry“ sprechen. So hat gewiß in vielen Fällen die sogenannte „Schutzwirkung“ von Nährsalzen, ihre gegenseitige Entgiftung (vgl. z. B. Benecke 1907, Ruhland 1909, Osterhout 1909, Prianischnikow 1923 u. a.) keinen ganzzeiterhaltenden Charakter, ebenso wenig die Wirkung der „chemischen Schutzmittel der Pflanze gegen Erfrieren“ (Maximow 1912 und sonst). Daß die antagonistische Wirkung von Ionen, in der die „gegenseitige Entgiftung“ der Nährsalze besteht, und die auf eine Reihe physiologischer Prozesse von großem Einfluß ist (Literaturangaben bei Maschhaupt 1916), darauf beruht, daß gewisse Ionen die Permeabilität des Plasmas für andere herabsetzen, haben vor allem Scücs (1913) und Kahho (1921b) nachgewiesen, von denen der letztere hierbei eine auch sonst bedeutsame Reihenanzordnung der Anionen und Kationen feststellen konnte. Indirekt freilich kann diese Eigenschaft des Ausgleichs der Wirkungen eines Salzes durch ein anderes durch die Pflanze in harmonischer oder regulatorischer Weise von der Pflanze gewissermaßen „benutzt“ werden, besonders wenn damit Permeabilitätsänderungen durch andere Faktoren (etwa Licht) verknüpft sind. Ein Beispiel für die Annahme einer Transpirationsregulation bei der Aufnahme schädlicher Salzmengen durch solche antagonistische Ionenwirkung (Iljin 1922d) wird im Verlauf dieses Kapitels bei Behandlung der Spaltöffnungsharmonien erwähnt werden.

Ein treffendes Beispiel für die Notwendigkeit kritischer Vorsicht bei der Behauptung des Bestehens von physiologischen Kausalharmonien ist das Schicksal der sog. „chromatischen Adaptation“ bei Blaualgen. Nach den Arbeiten von Gaidukov

(1902, 1903, 1903a, 1906) schien es, als ob den Chromophyllen der Cyanophyceen die Fähigkeit zukomme, durch Änderung ihrer Struktur sich in einer für die Assimilation vorteilhaften Weise jeweils komplementär zu der sie treffenden Beleuchtung zu färben. Durch die Untersuchungen A. v. Richters (1912) wurde die Bedeutung dieser chromatischen Adaptation einigermaßen eingeschränkt; denn sie zeigten, daß in hohem Grad neben der Farbe, also der Wellenlänge des Lichtes, für die Assimilation vor allem seine Intensität wesentlich ist. Durch die Arbeiten von W. Magnus und B. Schindler (1912) und B. Schindler (1913), sowie von K. Boresch (1913) und E. Pringsheim (1913, III) über den Einfluß des Stickstoffmangels auf die Färbung der Cyanophyceen schienen die Angaben Gaidukovs vorläufig widerlegt zu sein. Bei ihren Versuchen trat eine Verfärbung der Oscillarien und anderer Cyanophyceen nicht auf Grund des verschiedenfarbigen Lichtes, sondern infolge von Nährsalz-, speziell Stickstoffmangel ein, so daß man das Ergebnis von Gaidukov durch die höhere phototropische Reizbarkeit der grünen Fäden gegenüber den gelben derselben Kultur im rotgelben Teil des Spektrums erklären zu müssen glaubte. Aber das Bild änderte sich nochmals vollständig, als Boresch (1919, 1921) an verschiedenen Cyanophyceen, vor allem *Phormidium laminosum* var. *olivacea fusca* die Ergebnisse Gaidukovs in der Hauptsache bestätigte, und ebenso Harder (1922, 1923) besonders für *Phormidium foveolarum* (die vermutlich mit dem zuerst ebenso benannten Hauptobjekt Boreschs identisch ist); auch Gaidukov (1923) hat sich erneut zu der Sache geäußert und an verschiedenen noch bestrittenen Einzelheiten festgehalten. Sicher ist, daß die untersuchten *Phormidium*-Arten (wie einige andere Cyanophyceen), die im weißen Licht „dunkelolivgrünbräunlich“ aussehen, in rotem Licht intensiv blaugrün, in blauem purpurrot bis violett werden. Schienen Untersuchungen Wurmser (1921), hierin mit Richter (1912) übereinstimmend, darzutun, daß die Färbung nicht bessere Ausnutzung des komplementär gefärbten Lichtes bei der Assimilation, sondern nur einer verschiedenen Lichtintensität (nämlich schwachen Lichtes durch rotgefärbte, stärkeren durch grünegefärbte) bedingt, so ist die bessere Ausnutzung langwelliger Lichtes durch blaugrüne, kurzwelligen durch rote Algenfäden durch die Untersuchungen Boreschs (1921) und Harders (1923) wohl ein-

wandfrei bewiesen. Harder zeigte, daß die Mißstimmigkeiten zum Teil daher rühren, daß neben der Anpassung an das komplementär gefärbte Licht eine solche an die Lichtintensität einhergeht, die jene andere zuweilen völlig verdecken kann, indem Algen, unabhängig von der eigenen und der Lichtfarbe, wenn sie als Sonnenpflanzen erwachsen waren, das helle Licht, wenn sie als Schattenpflanzen erwachsen waren, das schwache Licht besser auszunutzen vermochten. Boresch nimmt an, daß der entstehende Farbstoff selbst durch sein Lichtabsorptionsvermögen die zu seiner Bildung führenden Prozesse beschleunigt, wie dies schon Arn. Schmidt (1914) bezüglich des Chlorophylls gezeigt hatte. Durch die Fähigkeit, neben Chlorophyll und Phykocyan ein dem Farbstoff der Rotalgen verwandtes Phykoerythrin komplementär zur Lichtfarbe und entsprechend der Lichtintensität auszubilden, vermögen die Blaualgen fast den ganzen Spektralbezirk auszunutzen und sich den Lichtverhältnissen der verschiedensten Standorte anzupassen, etwa in größeren Tiefen oder unter Decken schwimmender grüner Pflanzen oder bei Polsterbildung in den unteren Schichten durch Phykoerythrinbildung das schwache bzw. grünblaue Licht zu verwerten. So fand auch Sauvageau (1908, 1908a) in 35 m Seetiefe rote Schizophyceen, Nads on (1900) Cyanophyceen im tiefen Wasser rot, im flachen grün; bei Geitler (1922) und Pascher (1923) finden sich entsprechende Befunde. Damit dürften auch bezüglich der Lichtanpassung der Meeresalgen, von denen die Rotalgen die tieferen Schichten besiedeln, die beiden einander bisher bekämpfenden Anschauungen Recht behalten, sowohl diejenige Engelmanns (1883, 1884), daß hierin eine Anpassung an die Lichtfarbe, als diejenige Oltmanns' (1893, 1905, Bd. II), daß eine solche an die Lichtintensität vorliegt.

Die „chromatische Adaptation“ ist ein Sonderfall der allgemeineren physiologischen Kausalharmonie, daß ein lebenswichtiger Stoff in der Pflanze unter der Einwirkung desselben Außenfaktors entsteht, der hernach zum normalen Funktionieren des Stoffes notwendig ist. So bildet sich das für die Kohlensäure-assimilation grüner Pflanzen unentbehrliche Chlorophyll, das nur am Licht seine Funktion ausüben kann (mit wenigen Ausnahmen, insbesondere bei Koniferen, nach Sachs 1862, eingehender untersucht besonders durch Burgerstein 1900 und Alfr.

Schmidt 1924, der einen im Koniferen-Endosperm wirksamen Stoff, das „Chlorophyll-Agens“, experimentell nachwies, das hier die Lichtwirkung ersetzt), auch nur am Licht; ja es besteht, wie Arn. Schmidt (1914) nachwies, und wie oben bereits kurz erwähnt wurde, eine deutliche Parallelität zwischen der Wirksamkeit der einzelnen Lichtqualitäten bei der Chlorophyllbildung und der Absorption der betreffenden Strahlen durch das Chlorophyll.

Weiterhin muß der Regelung der Transpiration und des Assimilations-Gaswechsels der Pflanze durch Luftfeuchtigkeit, Licht, Kohlensäuremenge usw. unter normalen Bedingungen gedacht werden, wobei vor allem die Rolle der Spaltöffnungen erörtert werden muß, die in letzter Zeit Gegenstand eingehender, wenn auch noch nicht endgültig abgeschlossener Untersuchungen war. Ein beträchtlicher Teil hierher gehöriger Transpirations- und überhaupt Wasserversorgungs-Harmonien wurde bereits oben bei den betreffenden induzierten Morphosen besprochen, so daß darauf hingewiesen werden kann. Daß das Transpirationsvermögen der Pflanze die Extreme der Verdunstungskraft (wie sie auf freie Wasserflächen wirkt) auszugleichen vermag, dafür sprechen außer dem erwähnten schlagenden Beispiel der Wüstenkakteen auch jahrelange Messungen v. Höhnels (1881, 1881a) an Waldbäumen unseres Klimas, wie Untersuchungen Hubers (1925). Oben wurde auch schon die wichtige Rolle des osmotischen Drucks, vor allem bei den Sonnen-Xerophyten, und die wohl für alle Typen des „Wasserhaushalts“ bedeutungsvolle Spaltöffnungsregulierung erwähnt. Soviel geht aus allem bisher Ermittelten hervor, daß in den Spaltöffnungen der pflanzlichen Epidermis ein innerhalb gewisser Grenzen aufs feinste abgestimmtes Organ zur Regulierung des Gaswechsels vorliegt, das die Aufrechterhaltung wie die Einschränkung der Transpiration je nach den hemmenden oder steigenden Außenbedingungen durch Öffnen bzw. Schließen der Spalten ebenso harmonisch bewirkt, wie ihren Ausgleich mit den zur Wasserabgabe und -versorgung oftmals im Widerspruch stehenden Assimilations- und Atmungsbedürfnissen. Daß die beiden Schließzellen der Spaltöffnungen durch Erhöhung bzw. Herabsetzung des Turgordrucks auf Grund ihres besonderen Baues (mit einseitiger Wandverdickung) das Öffnen und Schließen der Spalten bewirken, hatte vor allem Schwendener (1881) dargelegt, nachdem schon Versuche H. v. Mohls (1856) in diese Richtung ge-

wiesen hatten. Da es sich hier um Krümmungen handelt, die von Außenbedingungen ausgelöst, aber nicht durch diese, sondern durch den Bau des Organs in ihrer Richtung bestimmt werden, so kann man auch von einfachsten nastischen Bewegungen (Photonastien, Hygronastien, Chemonastien usw.) sprechen. Im allgemeinen führt Übergang von Dunkel zu Licht zum Öffnen und damit zur Förderung der  $\text{CO}_2$ -Assimilation, Übergang von Licht zu Dunkel zur Schließbewegung und damit zur Verminderung des Substanzverlustes durch Atmung (Stahl 1920); feuchte Luft (und Benetzung) bewirkt mit Spaltenöffnung eine Erhöhung der gehemmten Transpiration, bei Lufttrockenheit hemmt Spaltenschluß das Welken; Kohlensäureentzug bewirkt Öffnung und damit bessere Ausnutzung, Kohlensäureanreicherung Schluß der Spalten und damit Einschränkung der Atmung (Linsbauer 1916/17). Zu diesen allgemeinen Grundzügen des Verhaltens der Spaltöffnungen kommen nun noch viele Abweichungen im einzelnen, die ebenfalls häufig harmonischen oder regulatorischen Charakter tragen<sup>1)</sup>. Nach Ruhland (1915) verhalten sich die Spaltöffnungen der Ober- und Unterseite des Blattes von *Stactis Gmelini* nicht nur wegen der verschiedenen Außenbedingungen verschieden, sondern auch unter Umständen bei gleichen, indem bei Benetzung und maximaler Turgeszenz nur die der Unterseite sich öffnen, die der Oberseite aber geschlossen bleiben, was Ruhland als mögliche Anpassung an den Regen auffaßt, durch den sonst jeweils die Interzellularen mit Wasser durchtränkt würden. Wenn bei Schattenpflanzen sich bei zu heller Belichtung die Spaltöffnungen schließen (Linsbauer 1916/17), so liegt hier regulatorischer Schutz gegen die Gefahr zu großer Verdunstung vor. Bei lang dauernder Dunkelheit können die Spalten sich wieder öffnen, sogar wiederholt öffnen und schließen (Lloyd 1908). Daß bei Kakteen, die als Wüstensukkulenten leben, die notwendige Einschränkung der Transpiration dadurch bewirkt werden kann, daß diese nachts erheblich stärker transpirieren als tagsüber und demgemäß unter bestimmten Bedingungen die Spaltöffnungen bei Tag schließen und nachts öffnen, haben amerikanische Forscher festgestellt (Literatur, besonders Livingston und Shreve, bei Burgerstein 1920).

<sup>1)</sup> Zusammenfassende Darstellungen über das Verhalten der Spaltöffnungen bei den verschiedenen Außenbedingungen bei Linsbauer (1918), Burgerstein (1920, 1925), Weber (1923), Benecke (1924).

Die Lichtabhängigkeit der Spaltenbewegungen wurde schon seit längerer Zeit mit der Tatsache in Zusammenhang gebracht, daß die Schließzellen im Gegensatz zu den übrigen Epidermiszellen meist assimilationsfähige Chloroplasten haben. Die einfache Erklärung, die sich hier bot, daß durch die Assimilationstätigkeit dieser Chlorophyllkörner osmotisch wirksame Stoffe entstünden, welche Spaltenöffnung bewirkten, während ihre Auswanderung im Dunkeln neben der Veratmung zum Spaltenschluß führe, sollte sich aber als irrtümlich erweisen. Der Zusammenhang zwischen dem Bewegungszustand und den Inhaltsstoffen der Schließzellen bedurfte eingehender Untersuchungen. In teilweiser Bestätigung und Erweiterung älterer Ergebnisse Leitgebs (1886) fanden Lloyd (1908), Rosing (1908), Hagen (1918 [1916]; Arbeit abgeschlossen 1914), Iljin (1915) und Loftfield (1921), daß die Schließzellen bei verschlossener Spalte viel, bei offener wenig oder gar keine Stärke enthielten; im ersten Fall bestand (Iljin 1915) ein geringer, im letzten ein hoher osmotischer Wert; infolgedessen mußte bei Stärkebildung Herabsetzung der Saugkraft, Wasserabgabe, Verminderung des osmotischen Drucks und Spaltenschluß, bei Stärkezerfall und Zuckerbildung dagegen vermehrte Saugkraft, Wasseraufnahme, Turgorerhöhung und Öffnungsbewegung vorausgesetzt werden (vgl. hierzu Ursprung und Blum 1924). Bei Zuckerblättern, z. B. von *Allium*-Arten trat Stärke in den Schließzellen nicht auf (Hagen 1918), wohl aber Schwankungen des osmotischen Wertes (Steinberger 1922), die mit denen in Stärkeblättern gleichsinnig waren; welche Stoffe hier den Turgor regulieren, ist noch unbekannt. Bei den Spaltöffnungen winterharter Blätter fand Hagen während des Winters Spaltenschluß und an Stelle der Stärke Öl, Zucker oder Gerbstoff. Auftreten von Zucker in den Schließzellen bei Öffnung der Spalte hat neben den nicht ganz eindeutigen Ergebnissen Rosings besonders Hagen angegeben. Den Zusammenhang zwischen dem Verhalten der Stärke und dem osmotischen Wert der Schließzellen (und dem entsprechenden Turgordruck) hat insbesondere Iljin (1915) bei russischen Steppenpflanzen nachgewiesen und damit zugleich die Einwirkung der Außenfaktoren (Licht, Luftfeuchtigkeit usw.) auf den Bewegungszustand der Spaltöffnungen erklärt, wobei er außerordentlich hohe Werte der Schließzellen bei geöffneter Spalte fand, geringe Werte, wie bei den übrigen



Epidermiszellen, bei Spaltenschluß; Stärkezerfall und Stärkebildung und die entsprechende Druckregulierung erfolgen außerordentlich rasch. Diese Ergebnisse Iljins wurden durch Wiggans (1921) und Steinberger (1922) an Gartenpflanzen bestätigt, wobei aber nur letztere die außergewöhnlich hohen osmotischen Werte der Schließzellen fand, die nach Iljin vorkommen, und gegen die auch Ursprung und Blum (1924) Bedenken erheben, während ihre sehr sorgfältig gewonnenen Ergebnisse im übrigen in die gleiche Richtung weisen; insbesondere bestätigt sich die stärkere und raschere Änderung des osmotischen Wertes in Schließzellen gegenüber den übrigen Epidermis- und den Mesophyllzellen, die Bächer (1920) studiert hatte. Von besonderer Bedeutung ist aber das andersartige Eingestelltsein der Schließzellen gegenüber den übrigen Zellen der Blätter. Während im Assimilationsgewebe abgeschnittener Blätter der Stärkegehalt bei Lufttrockenheit, also beim Welken rasch abnimmt und demgemäß der Zuckergehalt (Rohrzucker und Hexosen) rasch steigt, während bei Luftfeuchtigkeit die Stärke erhalten bleibt (Molisch 1921, Schröder und Horn 1922, Horn 1923, Ahrns 1924, von denen letzterer das Ergebnis auch für die an der Pflanze belassenen Blätter bestätigen konnte), so daß eine Erhöhung des osmotischen Wertes und entsprechende Saugwirkung eintritt, verhalten sich die Schließzellen gerade umgekehrt, aber ihrer Funktion entsprechend ebenfalls harmonisch: sie bauen beim Welken anfangs Stärke auf, vermindern dadurch ihren Turgordruck, schließen die Spalten und setzen dadurch die Transpiration herab (Iljin 1915, 1922); daß stärkerer Wasserentzug und damit vermehrtes Welken zu Stärkeschwund und schließlich völliger Aufhebung jeder Spaltöffnungsregulation, Verminderung der Assimilation (Iljin 1923), Vermehrung der Atmung (Iljin 1923a) und so zu starker Störung der Pflanze führt, dies sind bereits regulationsüberschreitende pathologische Vorgänge. Dasselbe gegensätzliche Verhalten besteht zur Lichteinwirkung; im Dunkeln bildet sich in den Schließzellen Stärke, die über Turgorverminderung zum Spaltenschluß führt, im Licht tritt Stärkeabbau und hierdurch Drucksteigerung und Öffnungskrümmung ein. Da auch Schließzellen ohne Chloroplasten (wie sie neben solchen mit Chloroplasten in den weißen Zonen weißbunter Pflanzen, besonders bei „Weißbrand“-Pelargonien auftreten) große Mengen von Stärke (oft größere als die der

„grünen“ Zonen) bilden können und auf Belichtung bei genügender Luftfeuchtigkeit mit starker Öffnung, bei rascher Erniedrigung der relativen Luftfeuchtigkeit mit Schließbewegung reagieren (Kümmeler 1922), so ist bewiesen, daß die Spaltöffnungsregulierung im Licht keine Folge der Assimilationstätigkeit der Chloroplasten sein kann.

Dadurch gewinnt die Arbeitshypothese Iljins besondere Bedeutung, daß die Außenbedingungen durch ihre Einwirkung — fördernd oder hemmend — auf die Enzymtätigkeit und -bildung (vor allem der Diastase) in den Schließzellen sich geltend machen, durch die deren Sonderverhalten zu erklären sei. Seine Untersuchungen über die Einwirkung von Salzen auf die Regulierung der Schließzellenbewegung, zum Teil durch Weber (1923, 1923 a) bestätigt, gestatteten diese Arbeitshypothese weiter auszubauen. Sowohl Kationen wie verschiedene organische Anionen (Zitronensäure, Essigsäure) erwiesen sich als wirksam (Iljin 1922 a, 1922 b, 1922 c). Da einwertige Kationen wie Na und K weite Öffnung der Schließzellen unter raschem Stärkezerfall bewirkten im Gegensatz zu zweiwertigen wie Ca, andererseits aber die ersteren den Stärkeaufbau in Maltoselösung im Dunkeln schon in sehr geringen Konzentrationen hemmen und damit den sonst eintretenden Spaltenschluß verhindern, während dies bei Ca erst in höherer Konzentration geschieht, so nimmt Iljin das Vorhandensein zweier Enzyme, eines hydrolysierenden und eines synthetisch wirkenden an, die durch Salzwirkung vom Proferment in das aktive Ferment übergeführt werden. Die Berücksichtigung der Forschungen Biedermanns (1921, 1921a) über das organische, für sich unwirksame Proferment der Diastasen und das aktivierende Koferment, als das Ionen verschiedener Salze auftreten können, bringt hier zum Teil erwünschte Bestätigung, wird aber zum Teil auch zu einer Weiterbildung dieser Vorstellungen Iljins beitragen können. Da auch die Wasserstoffionenkonzentration von großem Einfluß auf den Stärkeabbau sich erwies, den schon geringe Steigerung des Säuregehaltes herbeiführt, so ist die große Empfindlichkeit der Schließzellen auf Helligkeitsschwankungen, wie sie z. B. Linsbauer (1916/17) feststellte, vielleicht auf Einschaltung einer Änderung des Säuregehaltes in das Glied der Reaktionskette zwischen die Assimilationstätigkeit der Chloroplasten und die Enzymaktivierung zurückzuführen. Freilich könnte

hierfür — ebenso wie für die bessere Ableitung der auch reichlicher gebildeten Assimilationsprodukte aus den Blättern bei stärkerer Besonnung — auch eine Änderung der Permeabilität der Plasmahaut verantwortlich gemacht werden, die nach Tröndle (1909, 1910) und Lepeschkin (1908, 1909) innerhalb bestimmter Grenzen mit der Lichtintensität wächst; wenn hier auch manches durch die Kritik Fittings (1915, 1917, 1920) an der von beiden Forschern angewandten Methode der „isotonischen Permeabilitätskoeffizienten“ in Frage gestellt ist, so gelang es doch Tröndle (1918), auch bei Permeabilitätsbestimmung durch Beobachtung des Plasmolyserückgangs, für die Palisadenzellen der Blätter von *Acer platanoides*, *Salix babylonica* und *Buxus sempervirens* seine Ergebnisse zu bestätigen. Eine der Wellenlänge des Lichts entsprechende Änderung der Plasmapermeabilität in Blattzellen nehmen Iwanoff und Thielmann (1923) angesichts der Beeinflussung der Transpiration durch die Wellenlänge des Lichts an, da andererseits eine Beeinflussung der Spaltenweite durch die Wellenlänge nicht nachweisbar war.

Die Untersuchungen Iljins über den Einfluß von Salzlösungen auf die Regulation der Spaltöffnungen führten ihn zugleich zur Prüfung der Frage, wie weit und durch welche Mittel sich die Pflanze gegen aus dem Boden durch die Wurzeln aufgenommene größere Salzmengen und ihre schädlichen Folgen für Transpiration und Assimilation zu schützen vermöge. Es ergab sich dabei (1922 d), daß neben der bei Pflanzen aus verschiedenen salzreichen Böden sehr verschiedenen Aufnahmegeschwindigkeit und Empfindlichkeit (spezifische Angepaßtheit) eine Regulierung des Säuregehaltes und vor allem die antagonistische Wirkung der Salzionen in Frage komme, da z. B. Zusatz von Ca-Ionen die Stärkebildung sofort wieder in Gang zu setzen vermag, die durch Na-Ionen bei entstärkten Spaltöffnungen in Maltoselösung aufgehoben worden war; offenbar ist mit Permeabilitätsänderungen für einzelne Ionen zu rechnen, die dann in die durch andere Ionen bedingten Störungen des normalen Funktionsgetriebes regulierend eingreifen können. Wie weit übrigens außer den Schließzellen auch der Turgor der etwa vorhandenen „Nebenzellen“ (vgl. z. B. Leitgeb 1886, Hagen 1918, Ursprung und Blum 1924) und der übrigen Blattzellen (F. Bachmann 1922) in Frage kommt, bedarf noch weiterer Klärung. Daß auch die Schließzellen von Wasserspalten vielfach ebenso

wie die der Luftzellen reagieren, konnte Steinberger (1922) feststellen.

Neben der Regulierung der Transpiration durch die Spaltöffnungen kommt auch bei starker Verdunstung ohne genügenden Wassernachschub die Saugwirkung des konzentrierten Zellsaftes der Blattzellen auf die angrenzenden Interzellularen in Betracht, wodurch in diesen die Dampfspannung und damit die Transpiration des Blattes herabgesetzt wird (Ruhland 1915, Rippel 1919; vgl. auch bei Burgerstein [1920] und Benecke [1924] die insbesondere amerikanische Literatur über das „incipient drying“, das beginnende Austrocknen). Die demgegenüber überwiegende Bedeutung der Spaltenregulation für die Wasserversorgung der Mesophyten zeigen besonders deutlich die Untersuchungen Hubers (1923, 1923a) an *Sequoia gigantea*, der eine sehr beträchtliche Abnahme der Transpiration (und des Aschengehalts) mit steigender Stammhöhe nachwies (leichte Steigerung nur am Gipfel), die eine beträchtliche Einschränkung der Transpiration im Verhältnis zum Wassergehalt des Zweiges auf Grund der Spaltöffnungsregulierung voraussetzt. Die mehrfach erwähnte neuere Arbeit Hubers (1925) behandelt eingehend verschiedene der mit dem Wasserhaushalt der Pflanzen verknüpften Harmonien und Regulationen. Auch bei Fitting (1922) werden die mit dem ganzen Problem zusammenhängenden Fragen kurz dargestellt.

Verschiedene den Außenbedingungen zugeordnete Harmonien des Assimilations- und Atmungsstoffwechsels höherer Pflanzen wurden bereits erörtert; so die Assimilationsregulationen bei Sonnen- und Schattenblättern in Beziehung zur Lichtintensität und die Umstellung des Gesamtstoffwechsels der Kakteen (der auch bei anderen Sukkulenten in ähnlicher Weise auftritt) im Zusammenhang mit der schlechten Durchlüftung im Kapitel „induzierte Morphosen“, sowie in diesem Kapitel die mit der Oxalsäurebildung zusammenhängenden Stoffwechselharmonien. Es sind nun noch die in letzter Zeit festgestellten Assimilations- und Atmungsharmonien in Zuordnung zu Temperatureinflüssen zu erwähnen. Bei ihren Untersuchungen an Alpen- und Ebenenpflanzen (1918, 1921) zeigte Henrici, daß, ebenso wie Lichtschwelle und Lichtoptimum bei Alpen-Sonnenpflanzen in höheren Lichtintensitäten liegt wie bei Alpen-Schattenpflanzen, auch die Temperaturschwelle und das Temperaturoptimum der Assimila-

tion bei den ersteren höher liegt, als bei letzteren; d. h. die heller und wärmer erwachsenen Sonnenpflanzen assimilieren besser bei hellem Licht und höherer Temperatur, die bei schwächerem Licht und tieferer Temperatur erwachsenen Schattenpflanzen assimilieren besser bei geringerer Lichtintensität und Temperatur. In ähnlicher, wenn auch etwas abweichender Weise fand Harder (1925) bei seinen Versuchen mit Wasserpflanzen (*Helodea canadensis*, *Fontinalis antipyretica*, einem untergetaucht wachsenden *Hypnum*, einer *Chara* und einer *Cladophora*), die er monatelang bei tiefer (4—8° C) oder hoher (20° C) Temperatur in winterlichem Tageslicht kultiviert hatte, daß das Temperaturoptimum der Kälteindividuen tiefer lag als das der Wärmeindividuen; zwischen 8° und 18° ging die Assimilationskurve (bei schwachem Licht) bei den Kältepflanzen abwärts, bei den Wärmepflanzen aufwärts. Erhöhung der Lichtintensität wirkte bei beiden gleichsinnig, nämlich als Erhöhung des Assimilationsoptimums, bei den Wärmepflanzen allerdings in beträchtlich höherem Maße. Er stellt daher fest, daß sich in seinen Versuchen der Assimilationsapparat der Kälte- und Wärmepflanzen an eben die Temperatur angepaßt hat, in der die Pflanzen kultiviert worden waren und weist mit Recht darauf hin, daß bei den Alpenpflanzen Henricis die Sonnenpflanzen als Wärmeindividuen, die Schattenpflanzen als Kälteindividuen aufgefaßt werden können. Daß daher die Beziehungen der Alpenpflanzen Henricis zur Temperatur nicht allein auf die Lichtverhältnisse zurückzuführen sind, sondern eine „Anpassung“ an die Temperatur darstellen, hat erst Harder völlig klargestellt. Er macht dabei darauf aufmerksam, daß in Henricis Versuchen die gewöhnlichen Ebenen-Schattenpflanzen den Assimilationsabfall bei Temperaturerhöhung nicht zeigen, wohl aber die Ebenen-Kältepflanze *Galanthus nivalis*. Natürlich stellt er das gleichzeitige Bestehen von Reaktionen auf die Beleuchtung nicht in Abrede. Schon beim Vergleich der Alpenpflanzen mit Ebenenpflanzen bei 5° C und 10° C fand ja Henrici, daß die Alpenindividuen einer Spezies bei der ersten Temperatur in jeder Lichtintensität besser assimilieren als die Ebenenindividuen, bei 10° die Ebenenpflanzen im schwachen Licht besser, die Alpenpflanzen im starken Licht, so daß also neben der deutlichen Temperaturanpassung eine solche an die Lichtintensität mitspielt. Dies tritt ja auch darin schon zutage, daß Henricis alpine Schat-

tenpflanzen bei Steigerung der Helligkeit schwächer, Harders Kältepflanzen aber stärker assimilieren. Bei den Alpenpflanzen gesellt sich also zur Temperaturanpassung offenbar stets auch eine Anpassung an die Lichtintensität (oder -menge?), in der die Pflanzen erwachsen sind. Auch die Atmungsregulierung verläuft bei Harders Wasserpflanzen anders als bei Henricis Alpenpflanzen. Bei letzteren wird auch die Atmung der Kältepflanzen mit steigender Temperatur mit der Assimilation zusammen herabgesetzt, während bei den Wasserpflanzen beide Stoffwechselfvorgänge unabhängig voneinander auf die Außenbedingungen reagieren: die Kältepflanzen steigern die Atmung beim Temperaturanstieg von  $8^{\circ}$  auf  $18^{\circ}$ , so daß das Verhältnis von Assimilation zu Atmung bei ihnen im Winter kleiner ist als bei den Wärmepflanzen, bei denen die Atmung dann im Sommer relativ zur Assimilation ansteigt. Vgl. über solche Atmungsharmonien im Zusammenhang mit Temperaturverhältnissen auch Kniep (1914).

In der Auswanderung von Stoffen aus Organen oder Zellen, die dem Untergang geweiht sind, liegt eine Stoffwechselharmonie gewissermaßen reduktiver Art vor. Bis in die jüngste Zeit hielten sich Tatsachenangaben und kritische Bedenken über das Auswandern von Stoffen aus Laubblättern der Bäume vor dem herbstlichen Laubfall bzw. allgemein während des Vergilbens der Blätter die Wage. Schon R a m a n n (1898) hat für Waldbäume (Buche, Eiche, Hainbuche), T u c k e r und T o l l e n s (1900) haben für die Platane, F r u h w i r t h und Z i e l s t o r f f (1901) für den Hopfen angegeben, daß N, P und K im Herbst aus den Blättern abwandern; S t a h l (1909) suchte dies bezüglich des Chlorophylls bzw. seiner Derivate nachzuweisen, und nach seiner Methode des sorgfältigen Vergleichs ausgestanzter Blattstücke erwies sein Schüler S w a r t (1914) eine Abnahme von N und P, die er mit S t a h l der Auswanderung der Chlorophyllderivate zuschreibt, wofür mit S t a h l (1909) spricht, daß rechtzeitiges Unterbrechen der Leitungsbahnen in den Blattspreiten die Chlorophyllzerlegung und damit das herbstliche Verbleichen unterdrückt. Aber auf der anderen Seite wurden allerlei Fehlerquellen geltend gemacht: schon W e h m e r (1892) hatte u. a. auf die Möglichkeit der Auswaschung durch atmosphärische Niederschläge hingewiesen, T u c k e r und T o l l e n s (1900) sowie C o m b e s (1911) hatten dieses Argument unterstützt und erweitert, C o m b e s und K o h l e r

(1922, 1922 a) bezüglich der Kohlehydrate bei Buche und Roßkastanie nachgewiesen, daß während des Vergilbens etwa  $\frac{7}{20}$  der löslichen Kohlehydrate durch Regen und Tau bzw. Atmung verschwinden,  $\frac{9}{20}$  mit dem Blatt abfallen und nur noch  $\frac{4}{20}$  abwandern, um Reservestoff zu werden; Kolkwitz (1912) macht bezüglich des Chlorophylls geltend, daß seine Abwanderung nicht von großer Bedeutung sein könne, da sein Stickstoffgehalt nur  $\frac{1}{40}$ — $\frac{1}{20}$  des im Herbst aus einem Blatt abwandernden Stickstoffs beträgt; auch beschreibt er Fälle, wo die Blätter im Herbst grün abgeworfen werden. Nun hat neuerdings Rippel (1921, 1921a) wie für das Austreiben im Frühjahr so für das Abwandern aus dem vergilbenden Blatt im Herbst gezeigt, daß zwischen stabilen Elementen (Ca, S, Cl), stärker mobilisierbaren (Mg, Na) und stark mobilisierbaren (K, P, N) unterschieden werden muß, und daß die zu hohen Bruchteilen, wasserlöslichen Verbindungen von Ca, S, Cl aus dem Blatt nicht verschwinden, so daß auch bei den anderen die Auswaschung durch atmosphärische Niederschläge nicht in Frage kommt, während dies nach dem Absterben des Blattes sofort der Fall ist. Die mikrochemischen Untersuchungen von Meyer (1918) und Molisch (1918), sowie Rippels (1921a) Feststellung des konstanten Prozentsatzes des mobilisierten Eiweißes bzw. Stickstoffs bei allen ökologisch vergleichbaren Blättern sprechen dafür, daß es vor allem das ergastische Eiweiß der Chloroplasten ist, das wandert. Dies könnte bezüglich des Stickstoffs bedeuten, wie Rippel schon früher (1918) betont hatte und nun (1921a) durch Blattanalysen unterstützte, daß beim Vergilben die schon im Sommer bestehende Ableitung von ergastischem Eiweiß fort dauert, während die im Sommer vor sich gehende Neuentstehung von Eiweiß vor dem Vergilben zum Stillstand kommt. Auch neuere Untersuchungen von Combes (1924) zeigen, daß bei Ahorn, Linden, Buchen und Kastanien erhebliche Teile der stickstoffhaltigen Substanz (etwa die Hälfte bis zwei Drittel) während des Vergilbens in den Stengel zurückwandern.

### c) Kinetische Funktionsharmonien.

Die Erhaltung der Funktionsganzheit mittels Bewegungsvorgängen kann entweder durch einfache oder durch mehrere ineinandergreifende Bewegungen erfolgen. Danach können „einfache“

und „koordinierte“ kinetische Funktionsharmonien unterschieden werden. Die letzten, die bei den Tieren den weitaus häufigsten Fall darstellen, sind bei den Pflanzen sehr selten.

#### a) Einfache kinetische Funktionsharmonien.

##### I. Kinetische Kausalharmonien.

Für die meisten pflanzlichen Bewegungen, welche im Dienste der Funktionsganzheit stehen, liegt das Harmonische in der Art der Beziehung zu gewissen Faktoren der Außenwelt und ihren Änderungen. So kommt etwa durch Bewegungen des Blattstiels die Spreite in die für ihre Assimilationsfunktion geeignetste Lage — nämlich in bezug auf Richtung und Intensität des Lichtes. Es soll deshalb diese Form harmonischer Bewegungen als kinetische Kausalharmonie bezeichnet werden.

Die verbreitetste Art einfacher hierher gehöriger Bewegungsercheinungen sind die Richtungsbewegungen, bei denen das harmonische Verhältnis zur Umwelt sich im Zustandekommen einer bestimmten Beziehung der Richtung des Organismus oder eines Teils des Organismus zu der Richtung oder allgemeiner der räumlichen Ordnung eines Außenfaktors ausdrückt<sup>1)</sup>. Kommt die Richtungsbewegung durch die Ortsänderung des ganzen, beweglichen Organismus zustande, so ist es üblich, von „Taxis“ zu reden; betrifft der Ortswechsel nur ein bestimmtes Organ, einen wachsenden Teil des festsitzenden Organismus, so spricht man von „Tropismus“. Auch auf die Richtungsbewegungen wachsender Gewebe (Liese 1919, 1923) wird diese letzte Bezeichnung angewandt. So wird die Richtung des Palisadengewebes aus tropischen Regenwäldern stammender Araceen und Begoniaceen während des Zellwachstums von der Lichtrichtung bedingt; sie stellen sich parallel zur Lichtrichtung und darum bei schrägem Lichteinfall schief zur Epidermis (unter gleitendem Wachstum an den Nachbargeweben). Denselben „Parallelophototropismus“ zeigen die aus dem Boden der Luftkammern von Marchantiaceen hervorsprossenden assimilierenden Zellfäden. Dort wie hier handelt es sich um Schattenpflanzen, für die diese Richtungsbewegung

<sup>1)</sup> Daß auch nastische Bewegungen solche Kausalharmonien zeigen, ist für die Spaltöffnungen schon im vorangegangenen Kapitel „Physiologische Kausalharmonien“ eingehend erörtert worden.



eine günstigere Beleuchtung des Chlorophyllapparates zur Folge hat; die deutlichste „Anpassung“ in dieser Richtung ist die „Nasenbildung“ der einzelnen assimilierenden Zellen der Fäden bei *Fegatella conica*, eine Vorwölbung zum Lichte hin, die dieses konzentrisch auf die Chloroplasten sammelt. — Gewisse selbständige Organe innerhalb der Zelle (Kern, Chromatophoren) nehmen einstweilen eine Sonderstellung ein, solange nicht sicher feststeht, ob sie sich aktiv bewegen oder durch Vorgänge innerhalb des umgebenden Plasmas passiv verlagert werden. Für unsere Darstellung teleologischer Beziehungen besteht kein Grund, Taxis und Tropismus auseinander zu reißen. Es sagen diese Bezeichnungen ja auch in kausaler Hinsicht nichts aus über das Zustandekommen der Bewegung, sondern nur über ihr Ergebnis. Bezüglich der Mittel, durch welche die Richtungsbewegung als harmonisches Ergebnis erzielt wird, scheinen freilich tiefgreifende Unterschiede zwischen den Tropismen und den meisten Fällen von Taxis zu bestehen; man denke nur an die innige Verknüpfung mit Wachstumsvorgängen bei den Tropismen, die bei den Taxien nicht in Frage kommt.

Auch hier muß betont werden, daß durchaus nicht alles, was in der Bewegungsphysiologie Taxis und Tropismus genannt wird, kinetische Kausalharmonie ist. Nur wo Richtungsbewegungen unter normalen Bedingungen zur Erhaltung der Funktionsganzheit des Organismus beitragen, fallen sie unter diese Bezeichnung.

Ein großer Teil der älteren Literatur ist bei Herbst (1894) und Pfeffer (1904), der neueren bei Pringsheim (1912), Jost (1923) sowie in den Arbeiten von Buder (1915, 1917, 1919) und Metzner (1920, 1923) zu finden.

In der einfachen Tatsache der verschiedenen Arten von Taxis und Tropismus kann bereits eine besondere Kausalharmonie eingeschlossen sein.

Die Schwärmer gewisser Algen stellen sich nach der ursprünglich vertretenen Auffassung bei ihrer Bewegung mehr oder minder rasch in die Richtung des günstigsten Lichtes ein und schwimmen auf die Lichtquelle zu (Strasburger 1878); wir wollen zunächst vorsichtiger und richtiger sagen, sie gelangen durch ihre Bewegungen zumeist in das Gebiet der für sie günstigsten Lichtintensität — über das Zustandekommen dieser Bewegungen wird noch weiter unten zu sprechen sein. Dieselbe positive Phototaxis zeigen viele Desmidiaceen (Stahl 1879, Aderhold 1888), *Volvox* (Oltmanns

1892, 1917), zahlreiche Flagellaten und andere freibewegliche Pflanzenorganismen.

Die Chlorophyllplatte von *Mesocarpus* nimmt durch Drehungen, die Chlorophyllkörper von Moosen (z. B. *Funaria*) und von Phanerogamen durch Wanderungen bei starker indirekter Beleuchtung Schrägstellung, bei schwacher Parallelstellung (Flächenstellung) ein (Stahl 1880a, Oltmanns 1892, Senn 1908). Bei dieser „Plagiophototaxie“ (Oltmanns) der Chlorophyllkörper unterscheidet Senn außer dem Verhalten von *Mesocarpus* noch eine Reihe anderer Typen von Ortsveränderungen der Chloroplasten. Sein ausführliches Hauptwerk (1908), später durch eine Reihe weiterer Untersuchungen ergänzt, unter denen diejenigen über die Chromatophoren von Rotalgen (1917), Meeresdiatomeen (1918, 1919 IV) und Braunalgen (1919 V) von besonderer Bedeutung sind, haben eine große Mannigfaltigkeit von Reizbewegungen aufgezeigt, die zum Teil sehr fein abgestufte Reaktionen auf Licht- und chemische Reize darstellen. Während wohl zumeist, wie für *Funaria* von Senn nachgewiesen, die einzelnen Chloroplasten einer Zelle jeder für sich positiv oder negativ phototaktisch reagieren — bei *Mesocarpus* wurde das sogar für die einzelnen Abschnitte der Chlorophyllplatte gezeigt —, können die Chromoplasten der Meeresdiatomeen nur gemeinsam, durch eine einheitliche, protoplasmatisch vermittelte Reaktion verlagert werden. Daß die Chromoplasten der Braunalgen sich selbständig und nicht etwa durch Protoplasmaströmungen bewegen, schließt Senn (1919 V) aus der gleichzeitigen Unbeweglichkeit der Fucosanbläschen.

Wenn farblose Chytridiaceenschwärmer infolge ihrer phototaktischen Reizbarkeit ihren gleichfalls phototaktischen Nahrungsorganismen (*Chlamydomonas*) zugeführt werden (Strasburger 1878), oder wenn die Zoosporen von *Rhizophidium* phototaktisch an die Oberfläche der Gewässer gelangen, wo sie die mit ihren Luftsäcken schwimmenden Pollenkörner von *Pinus* befallen (Fr. Müller 1911), so kann dies im Sinne von Jennings' Begriff der „stellvertretenden Reizfaktoren“ ausgelegt werden (s. o. S. 103; vgl. auch Pringsheim 1912); dasselbe gilt von dem negativen Phototropismus der Kletterwurzeln des Efeu, von *Ficus*-Arten usw., der sie in die für ihre Funktion günstigste Stellung bringt.

Der positive Phototropismus der Sprosse grüner Phanerogamen bedingt zusammen mit der „Plagiophototropie“ (Olt-

manns; gleichbedeutend mit „Transversalphototropismus“ der „euphotometrischen“ Blätter (Wiesner 1880, 1899, 1907 [mit vieler Literatur], 1911, 1912, 1913) die beste Lage der Assimilationsorgane zur günstigsten Lichtintensität. Diese optimale Lage zum Lichte wird bei den „pseudophotometrischen“ Blättern (Wiesner) durch „stellvertretende Reizfaktoren“ (Epinastie, Geotropismus) erreicht. Von solchen könnte bei Phototaxis und Phototropismus der grünen Pflanzen überhaupt (mit Ausnahme des Verhaltens von *Mesocarpus* nach Senn) insofern gesprochen werden, als nicht die für die Assimilation bedeutungsvolleren gelben und roten, sondern die assimilatorisch weniger wesentlichen blauen und violetten Strahlen die Phototaxis bedingen. Während bei den chlorophyllführenden Organismen Photosynthese und Phototropismus (-taxis) offenbar ganz verschiedene Prozesse sind, mit ganz verschiedenen Empfindlichkeitskurven, scheint bei den Purpurbakterien „ein und derselbe photochemische Prozeß gleichzeitig ein Glied in der Kette des Assimilationsvorganges wie in der Reizkette der phototaktischen Reaktionen zu sein“ (Buder 1919). Wahrscheinlich ist die  $\text{CO}_2$ -Reduktion dieser Prozeß, wobei der abgespaltene Sauerstoff in den Chemismus des Bewegungsapparats eingreift; das Bakteriopurpurin spielt also (im Gegensatz zum Chlorophyll) für beide Arten von Reaktionen eine wichtige Rolle.

Ob für die tropistische Lichtrichtungsbewegungen die Strahlenrichtung oder ohne Rücksicht auf diese die Intensität des Lichtes maßgebend ist, darüber bestehen immer noch Meinungsverschiedenheiten (vgl. hierzu aus der älteren Literatur Famintzin 1867/68, N. J. C. Müller 1872, Strasburger 1878, Oltmanns 1892, 1897, Pfeffer 1904, Jost 1908, 1913, aus der neueren die Übersicht bei Jost 1923). Immerhin ist jetzt, vor allem durch die Versuche Buders (1918, 1920) und v. Guttenbergs (1923) die ausschlaggebende Wirkung der Intensität des Lichtes, des Helligkeitsunterschieds an verschiedenen Flanken des reagierenden orthotropen Organs, mit hoher Wahrscheinlichkeit sichergestellt. Bei der Phototaxis ist nach dem heutigen Stande der Forschung an eine Perception von Lichtrichtungsunterschieden, die am Organismus in räumlicher Getrenntheit gegeben sein müßten, am ehesten noch bei den Volvocaceen zu denken, wo die ganze, kugelhähnlich oval gebaute Kolonie sich einheitlich bewegt und ihre Bewegungsrichtung nach einem Wechsel der

Lichtrichtung durch Änderungen des Geißelschlags bestimmt (Oltmanns 1917, Mast 1919); dies ist natürlich so zu denken, daß der Unterschied der Lichtintensität an verschiedenen Körperseiten wirksam ist und dadurch Einstellung in die Strahlenrichtung erfolgt, nicht so, daß *Volvox* Lichtintensitätsunterschiede im Raume außerhalb des Organismus festzustellen vermöchte (Buder 1917). Daneben kommt bei *Volvox* auch eine andere Form der Reaktion vor, die auch sonst weite Verbreitung hat, wobei ein zeitlicher Unterschied in der Perzeption der Reizintensität die Richtungsbewegung auslöst, indem eine weniger günstige Lichtstärke durch eine „Übergangsreaktion“ oder „Schreckbewegung“ gemieden wird. Diese „Phobophototaxis“ besteht häufig in einer mit dem Wechsel der Lichtintensität eintretenden Wendung oder Drehung des Körpers, die bis  $180^\circ$  betragen kann, wie z. B. bei den Purpurbakterien (Engelmann 1882) und bei *Chlamydomonas* (Pringsheim 1912a), wobei die Drehung entweder fast momentan erfolgt oder nach einer kurzen Rückwärtsbewegung (bei *Chlamydomonas* durch Vorwärtsschnellen der Geißeln bewirkt) und einem anschließenden Augenblick völligen Stillstands. Auch die deutlich „gerichteten“ Bewegungen der Euglenen und anderer Flagellaten suchte Jennings (1900, 1910) auf solche Phobophototaxis zurückzuführen, bei der die Einstellung in die Strahlenrichtung durch eine Summe einzelner „Übergangsreaktionen“ erreicht werde. Nach ihm besteht hier die Schreckbewegung im Übergang von der drehenden Vorwärtsbewegung des unsymmetrischen Körpers zu einer mehrfach rasch hintereinander folgenden Drehung des ganzen Organismus in Form eines offenen Kegels als „Kreiselrotation“, wonach der Organismus in anderer Richtung weiter schwimmt, wobei die Bewegung mit vorausgehendem kurzen Rückwärtsschwimmen verbunden sein kann („motor-reflex“). Die günstigste Lichtrichtung soll nicht auf einen Schlag, sondern durch Vergleich mehrerer Intensitäten, durch „suchendes“ Einstellen, durch „trial and error“ erreicht werden, wie das bei den Infusorien schon früher bekannt war (Jennings 1897, 1899). Das Gewinnen der optimalen Lichtstärke wäre gewissermaßen „zufällig“, nur ihr Verlassen würde verhindert. Die Untersuchungen Buders (1917) über *Euglena* zeigten, daß hier zwar eine Reaktion auf zeitliche Helligkeitsunterschiede stattfindet, daß aber weder die Kreiselrotation und damit der schraubige Verlauf der Bahn stets

ausgesprochen ist, noch ein „Ausprobieren“ durch „trial and error“ bei geeigneten Versuchsbedingungen stattfindet; vielmehr können die Euglenen sofort in sicherem Bogen in die veränderte Lichtrichtung einschwenken. Wenn auch noch nicht alle Einzelheiten der Reizaufnahme geklärt sind, steht jedenfalls fest, daß der Bau der reizaufnehmenden Stelle bei *Euglena* in seinem Verhältnis zur Lichtrichtung von ausschlaggebender Bedeutung ist, und zwar hat Buders Annahme große Wahrscheinlichkeit, daß bei der Rotation dieses Flagellaten der Schatten, den jeweils der Augenfleck auf eine zwischen ihm und der Körperwand liegende „lichtempfindliche“ Stelle wirft, reizauslösend wirkt, während Lichteinfall von vorn keine Beschattung ergibt. Jedenfalls erfolgt die Einstellung des Organismus in der Strahlenrichtung so sicher, daß Buder negativ phototaktische Flagellaten durch konvergente Lichtbüschel dem Helligkeitsgefälle des Raums entgegen, also durch Abwendung von der Lichteinfallrichtung zur erheblich größeren Lichtintensität treiben konnte.

Außer der Wirkung des Lichtes auf die Änderung der Bewegung (ob gemäß seiner Richtung oder seiner Intensität) kann dieses auch die Bewegung selbst erst auslösen oder aufheben. Wenn etwa Purpurbakterien erst bei Lichtzutritt sich bewegen (positive „Photokinesis“ Engelmann 1882, 1888), liegt eine harmonische Zuordnung der Bewegungsauslösung zum Außenfaktor vor, der noch deutlicher ist, wenn gewisse Algenschwärmer unter Abwerfen ihrer Geißeln bei länger dauernder Beleuchtung zur Ruhe kommen (Bolte 1920), da nur auf diese Weise die unbewegliche Form in Bedingungen versetzt wird, die ihr die Assimilation und damit weiteres Leben ermöglichen; manche dieser „negativ“ photokinetischen Schwärmer (*Haematococcus*) schwimmen im Dunkeln bis zu ihrem Tode weiter.

In dieser kurzen Zusammenstellung typischer Fälle von harmonischen Lichtrichtungsbewegungen fehlen alle Arten von echter „Schutzreaktion“ sowohl freischwimmender Organismen, als beweglicher Chloroplasten, sowie von Blättern in variabler Lichtlage oder sonst phototropisch reizbarer Organe; da es sich hierbei um den Ausgleich bzw. die Vermeidung einer Störung handelt, so sind diese Fälle unter die Regulationen zu verweisen, obwohl der Unterscheidung von Harmonie und Regulation im Einzelfall auch hier vielfach etwas Willkürliches anhaftet; auch der Begriff der

„Photometrie“ (Strasburger 1878, Oltmanns 1892, 1897) wird erst in jenem Zusammenhang besprochen werden.

Den positiven Geotropismus der Wurzeln und den negativen der Stengel kann man zu der Funktion der Befestigung bzw. der Gleichgewichtserhaltung der Pflanze in Beziehung setzen; als „stellvertretender Reizfaktor“ bewirkt der Schwerereiz zugleich die richtige Lage der Wurzeln zum feuchten, nährsalzhaltigen Boden und der Stengel zum Licht. Dieselbe Rolle eines stellvertretenden Reizfaktors spielt die Gravitation bei den positiv geotropischen, aus der Erde oder dem Schlamm aufsteigenden „Atemwurzeln“ bei Mangroven (*Avicennia* u. a.).

Eine harmonische Erscheinung liegt in der Thigmotaxis (Steerotaxis) der Samenfäden von *Fucus* (Bordet 1894, Strasburger 1921) und im Haptotropismus der Ranken, deren Kontaktreizbarkeit Mohl (1827) entdeckt hat; außer bei den morphologisch so verschiedenartigen Ranken (Schenck 1892) hat Stark (1917) eine außerordentliche Verbreitung der Berührungsempfindlichkeit im ganzen Pflanzenreich und bei den verschiedensten Organen nicht-rankender Pflanzen — u. a. in erhöhtem Maß bei den Blattstielen und Sprossen von Windepflanzen — nachgewiesen, der in vielen Fällen keine Lebensbedeutung für den betreffenden Organismus zuzukommen scheint. Eine Übersicht der verschiedenen Anschauungen über die beim Ranken (und Winden) beteiligten Bewegungsursachen gibt Löffler (1923), der auch den Nachweis der großen Lebenswichtigkeit der Berührungsempfindlichkeit für die windenden und rankenden Gewächse erbringt, die ohne Stütze verkümmern, und deren verkümmernde Organe durch nachträgliche Stützung sich wieder erholen können; auch für die Auslösung der Restitution des abgeschnittenen (Löffler 1913, 1919) oder verkümmernenden (1923) Gipfels von Windepflanzen durch Ersatztriebe ist die Kontaktreizbarkeit entscheidend.

Der positive Hydrotropismus der Wurzeln höherer Pflanzen oder der Marchantiarhizoiden stellt ebenso eine kinetische Kausalharmonie dar wie das entsprechende Verhalten der Myxomyzetenasmodien. Der Versuch einer Deutung der thermotropischen Erscheinungen ist noch verfrüht, solange die Frage ihres selbständigen Bestehens gegenüber dem Hydrotropismus (vgl. Hooker 1914, Collander 1918/19, 1921, Sierp 1919, Treitel 1924) noch ungeklärt ist.

Die positiv chemotropischen Bewegungen von Pilzhypphen, z. B. von *Penicillium*, *Aspergillus*, *Saprolegnia* und von Mucorineen (Miyoshi 1894) — offenbar häufig auf das Keimstadium beschränkt (K. O. Müller 1923) — sind zum Teil harmonisch, dann nämlich, wenn sie durch Nährstoffe (Zucker, Pepton, Asparagin, Ammonverbindungen, Phosphate) ausgelöst werden; das radiäre Auswachsen von Pilzmyzelien (bei *Saprolegnia*, *Mucor* und *Aspergillus*) unter regelmäßiger Ausfüllung der Zwischenräume durch die Seitenzweige konnte K. O. Müller (1923) auf negativen Chemotropismus der Pilzhypphen gegen noch unbekannte, von den Nachbarhypphen ausgeschiedene Stoffwechselprodukte zurückführen und beim Ausweichen der Hypphen aufeinander zu wachsender Myzelien bestätigen. Harmonische Zuordnung zum Nährstoff zeigt auch der positive Chemotropismus (bzw. die Chemonastie) der *Drosera*-Tentakeln. Die positive chemotropische Reizbarkeit der Wurzelhaare höherer Pflanzen für gewisse Salz-Ionen (Seidel 1924) und Anlockung von Pollenschläuchen durch gewisse, in der Narbe enthaltene Stoffe, teils Zuckerarten, teils Eiweißstoffe (Molisch 1893, Miyoshi 1894a, Lidforss 1899, 1909) gehören gleichfalls hierher; ebenso natürlich die Chemotaxis der Spermatozoiden von Farnen und von Selaginellen (Pfeffer 1884) sowie von *Isoëtes* (Shibata 1905, 1911) auf Apfelsäure (und stereochemisch verwandte Säuren), von Laubmoosen (Pfeffer 1884) auf Rohrzucker, sowie von *Marchantia* (Lidforss 1905) auf Eiweiß, von *Fucus* (Kotte 1923, der das Zusammenspielen der verschiedenen Reizempfindlichkeiten bei der Befruchtung der *Fucus*-Eier aufzeigt) auf noch unbekannte Stoffe des Eies, und der Chemotropismus bei der Anlockung der *Saprolegnia*-Antheridien durch die Oogonien; in diesen Fällen steht der positive Chemotropismus bzw. die Chemotaxis im Dienste der Form- bzw. Funktionsharmonie der Fortpflanzung. Ein ausgezeichnetes Beispiel der Zuordnung der Bewegungsreizbarkeit zu den sie bedingenden Nährstoffen bietet *Polytoma uvella*, die farblose Parallelform zur grünen Gattung *Chlamydomonas*, welche ausgesprochene positive Chemotaxis gegenüber den Salzen der ersten Glieder der Fettsäurereihe (besonders Essigsäure und Buttersäure), sowie gegen Ammonsalze zeigt, d. h. gegen diejenigen Stoffe, auf deren Verarbeitung *Polytoma* geradezu spezialisiert ist, so daß sie in der Natur in Eiweißfaulflüssigkeiten gerade den durch Bakterien und Pilze erzeugten

Spaltungsprodukten zugeführt wird, die ihr als Nahrung dienen (Pringsheim 1923). So werden auch die verschiedenartigsten Bakterien den ihnen zusagenden Nährstoffen wie Eiweiß, Kohlehydrate, Nährsalze usw. (Pfeffer 1888), Schwefelbakterien dem Schwefelwasserstoff (Miyoshi 1897), Myxomyzetenschwärmer dem ihrer Entwicklung förderlichen sauren Substrat (Kusano 1909) durch chemotaktische Richtungsbewegungen zugeführt. Auch Chromatophoren vermögen, wie Senn (1908, 1919 V) gezeigt hat, chemotaktisch zu reagieren; insbesondere führt er die Flächenstellung an den Rückwänden bei Dunkelheit oder starker Besonnung in Geweben der Kormophyten und Braunalgen auf den von benachbarten speichernden oder assimilierenden Zellen ausgehenden Reiz der dabei auftretenden Stoffwechselprodukte zurück. Während man zunächst angenommen hatte, daß die Chemotaxis wie die Tropismen durch unmittelbare Einstellung in die geeignetste Richtung des Reizmittels zustande komme, hat Rotherth (1901) zunächst gezeigt, daß bei Bakterien jedenfalls eine „Schreckbewegung“ vorliege, indem der Eintritt in die „zusagende“ Lösung nicht durch besondere Einstellungen erfolge, sondern nur ihr Verlassen durch Zurückfahren oder Stillstand und eine darauf folgende Körperwendung verhindert werde. Er stellte diese „apobatische Chemotaxis“ der echt tropistischen „Strophotaxis“ gegenüber, bei der eine andere Einstellung der Längsachse des Körpers gemäß der Reizrichtung erfolgt. Pfeffer (1904) dehnte diesen Gegensatz auf alle taktischen Bewegungen aus und unterschied von der im Sinne Rotherths und Jennings' erfolgenden „Phobotaxis“, bei der, wie seither immer klarer erkannt wurde, zeitliche Unterschiede der Reizstärke, „Übergangsreize“ wirksam sind, wie dies schon für die Photophobotaxis erörtert wurde, die unmittelbar durch die Richtung des Reizmittels gelenkte „Topotaxis“, die durch örtliche Unterschiede der Reizstärke am Körper des Organismus hervorgerufen werden. Als wichtigstes Beispiel der letzten auf dem Gebiete der Chemotaxis galten lange Zeit die Bewegungen der Samenfäden der Archegoniaten; auch sie schienen aber phobotaktischer Natur zu sein, da Hoyt (1910) beobachtete, daß Farnspermatozoen (meist von *Pteris multifida*) die günstigste Konzentration von Apfelsäure nicht durch eine einzige Wendung, sondern durch allmähliche Schwingungen ihres Vorderendes unter Achsendrehung erreichen. Nun



hat aber Metzner (1923, 1923 a) gezeigt, daß sowohl die biziliaten Spermatozoiden von *Chara foedita* und der Lebermoose *Preissia commutata* und *Marchantia polymorpha* wie die polyziliaten der Farne *Blechnum Spicant* und *Adiantum cuneatum* beim Übergang von niederer zu höherer Konzentration in wirksamen Lösungen sich in glattem Bogen topisch in die Richtung des Konzentrationsgefälles einstellen, daß die Reaktion unabhängig von der Reizlage durch örtliche Unterschiede der Konzentration an den verschiedenen Flanken des physiologisch radiären Organismus erfolgt; Perzeptionsorgan sind die Zilien selbst, Reizerfolg ist nicht Umkehr des Wimperschlags, sondern Beschleunigung oder Hemmung. Neben dieser echten Topotaxis zeigen die Spermatozoiden auch Umkehr beim Übergang von höherer zu geringerer Konzentration (aber nur bei schräger Richtung, nicht bei Bewegung in der Richtung des Diffusionsgefälles); aber auch hier liegt nicht Phobotaxis, „Schreckbewegung“, „motor-reflex“ vor, da nur die gereizten Wimpern reagieren (nicht wie dort alle oder eine bestimmte Wimpergruppe nach morphologisch vorgezeichneter Richtung), also örtlicher Unterschied der Reizstärke maßgebend ist, und da die eben erwähnte Abhängigkeit vom Winkel des Auftreffens besteht; Metzner spricht von „Pseudophobotaxis“. Auch *Polytoma* zeigt nach Pringsheim (1923) topotaktische Einstellung in die Richtung des Diffusionsgefälles. Dem gegenüber zeigen die von Metzner (1920) untersuchten bipolar begeißelten farblosen Spirillen (ebenso wie die Rhodospirillen Molischs 1907) typische Phobotaxis auf Grund zeitlicher Reizunterschiede, die nach Metzners Feststellungen im Plasma nahe dem Geißelende perzipiert und auch der anderen Geißel zugeleitet werden, wobei beide durch Umschaltung der Rotationsrichtung antworten. In allen Fällen, wo wie hier der Organismus zu selbständiger Steuerbewegung nicht imstande ist, muß die Taxis auf einem Vergleich zeitlicher Reizunterschiede und auf Abkehrbewegungen beruhen.

Auch hier kommen Beispiele „stellvertretender Reizfaktoren“ vor: so z. B. wenn Bakterien durch die für ihre Ernährung weniger wichtigen, zuweilen sogar schädlich wirkenden Kaliumverbindungen angelockt werden und dabei in den Bereich der von jenen begleiteten organischen Nährstoffe gelangen, oder wenn die *Drosera*-Tentakeln von Ammonverbindungen besonders stark gereizt wer-

den, während ihnen doch die durch die ausgeschiedenen Enzyme gelösten Eiweißverbindungen wesentlich zugute kommen (vgl. Pringsheim 1912). Dabei braucht nicht nochmals besonders betont zu werden, daß es auch Richtungsbewegungen gibt, die dem Organismus unmittelbar schädlich sind, wie die schon von verschiedenen Seiten hervorgehobene, von Rothert (1901) beobachtete Anlockung von Bakterien durch Äther. Es gibt durchaus kein „Gesetz der Zweckmäßigkeit“ der Organismen oder ihrer Reizbewegungen. Werden doch auch, um ein naheliegendes Beispiel heranzuziehen, gar nicht selten Exemplare von *Homo sapiens* von Reizen nutritiver und anderer Art ange lockt — durchaus ohne Rücksicht auf ihre Zweckmäßigkeit für den menschlichen Organismus.

Zu den nichtharmonischen Tropismen gehört der Traumotropismus sowie die Bewegungen der *Mimosa* auf Stoßreiz oder Versengung; beide werden durch Störungen veranlaßt. Während beim ersten in einigen Fällen regulatorische Erscheinungen vorliegen können, scheint mir die teleologische Bedeutung der Reizbewegungen der *Mimosa* noch recht unklar zu sein.

Bei den Tropismen ist Perzeptions- und Reaktionszone getrennt; zwischen beiden muß daher eine Reizleitung stattfinden. Eine besondere harmonische Erscheinung ist nun darin zu sehen, daß nach Fitting (1907) beim Phototropismus „die Reaktionszone unabhängig von der Richtung und von den Bahnen der Reiztransmission Kunde davon erhält, in welcher Richtung sie sich krümmen soll“ (a. a. O. S. 64), daß also trotz beliebig verlegbarer Reizleitung (durch einseitige und doppelseitige Einschnitte mit eingelegten Staniolblättchen) die phototropische Krümmung allein von der einseitigen Beanspruchung des Perzeptionsorgans durch den Außenreiz abhängt. Auch Stark (1917a) beschreibt (beim Traumotropismus) Reizleitung über einseitige und übereinandergreifende doppelseitige Einschnitte hinweg, im ersten Fall sicher, im zweiten wahrscheinlich auch nach Einschleiben von Glimmerstücken. Wie weit diese Erscheinungen durch die Entdeckung diffundierender Reizstoffe als Träger der Reizleitung bei allen wesentlichen Arten tropistischer Krümmung (Boysen-Jensen 1911, 1913, Paál 1919, Stark 1919, 1921, 1924, Stark und Drexler 1922, Snow 1923, Seubert 1924, Gradmann 1925) und noch etwa die Mitwirkung von Permeabilitätsänderungen

des Plasmas der beteiligten Zellen (Brauner 1922, 1923) — wie sie ja Tröndle für Licht (1910, 1918) und Wundreiz (1921) festgestellt hat — erklärt werden können, ist noch nicht geklärt; trotzdem Stark (1922 [mit Drexler], 1924) der Nachweis gelang, daß der Reiz auch über eingeschaltete dünne, gelatinegetränkte Rohrscheibchen sich fortpflanzt, bestehen noch eine Reihe von Schwierigkeiten, sowohl in der Einseitigkeit der Reizleitung beim Phototropismus (nur basipetal), als in verschiedenen Versuchsergebnissen Fittings (1907), auf die vor allem Stark und Drexler hinweisen, und die sie über die bloße Stoffdiffusion hinaus zur Annahme einer Mitwirkung der lebenden Zellen greifen läßt.

Ein anderes Problem der Ganzheitsbeurteilung, das wohl bei den meisten Richtungsbewegungen auftritt, aber bei Phototaxis und Phototropismus am genauesten untersucht wurde, ist das der „Stimmung“. Die Organismen reagieren nämlich verschieden auf dieselbe Lichtintensität, wenn sie vorher unter verschiedener Beleuchtung erzogen worden sind. Im Licht gezogene Keimlinge (entsprechendes gilt für *Volvox* und Flagellaten ebenso wie für die Fruchttträger des Pilzes *Phycomyces*, wo der Phototropismus im Dienste der Sporenverbreitung steht) reagieren auf größere, im Dunkeln erwachsene auf geringere Lichtstärken schneller mit einer Krümmung; auch die Reizschwelle ist bei den ersten höher als bei den letzten, und entsprechendes gilt für andere Eigentümlichkeiten des phototropischen Verhaltens. Den „Reizzustand“ der Pflanzen, der hierfür verantwortlich gemacht wird, nennt man „Stimmung“ oder „Tonus“. Daß diese phototropische „Stimmung“ sich nun den wechselnden Reizintensitäten „anpaßt“, daß der Organismus sich allmählich an steigende Lichtstärken „gewöhnt“, „besser“ reagiert, diese Tatsache der Akkommodation der Stimmung (Oltmanns 1892, 1897, 1905, 1917, E. Pringsheim 1909, 1909a, 1912, Mast 1919 u. a.) stellt eine weitere Form kinetischer Kausalharmonie dar.

Hier ist wohl ein kurzes Eingehen auf den soeben verwendeten Begriff der „Gewöhnung“ am Platze. Drei Erscheinungen werden oft fälschlich mit „Gewöhnung“ zusammengeworfen: die harmonische „funktionelle Morphose“; die regulatorische „funktionelle Anpassung“ und die „Übung“ bei koordinierten tierischen Bewegungen. Aber auch nach Ausscheidung dieser Begriffe umfaßt die „Gewöhnung“ noch drei teleologisch scharf zu trennende Vor-

gänge: die ateleologische, oft sogar pathologische Erscheinung des „Abgestumpftwerdens“ d. h. der Verminderung der Reizempfindlichkeit durch aufeinanderfolgende Reizungen (*Mimosa* „gewöhnt“ sich an Erschütterungsreize), die harmonische Änderung der Einstellung des Organismus auf „nützliche“ Außenreize (die Lichtstimmung grüner Pflanzen „gewöhnt“ sich an steigende Lichtintensitäten) und die regulatorische Anpassung an sonst schädliche Grade äußerer Einwirkung (Pilze „gewöhnen“ sich an Gifte); vgl. hierzu auch Driesch (1901) und Pringsheim (1912).

Von besonderer Bedeutung ist der bei verschiedenen einzelligen wie mehrzelligen Lebewesen festgestellte Stimmungswechsel, der zum Teil regelmäßig in bestimmten Entwicklungsstadien auftritt und häufig eine deutliche harmonische Beziehung zu dem jeweiligen Entwicklungsstadium zeigt. So ist bei *Saprolegnia* die Keimspore vor der Einkapselung chemotaktisch indifferent, nach der Häutung positiv chemotaktisch (Rothert 1901); gelangt sie hierdurch zu einem Nahrungskörper, z. B. einem ins Wasser gefallenem Insekt, so dringt sie mittels positiv chemotropischer Bewegungen in das Innere; hier tritt ein abermaliger Stimmungswechsel ein: die wachsenden Hyphen verlieren den positiven Chemotropismus (der sie am Verlassen des Insektenkörpers dauernd verhindern würde) und zeigen nur einen negativen Chemotropismus gegen Stoffwechselprodukte der Nachbarhyphen, der ein gleichmäßiges Durchwachsen des Insektenkörpers bedingt, wobei bei höherer Nährstoffkonzentration stärkere Verzweigung der Hyphen stattfindet (K. O. Müller 1923).

Bei vielen Fällen von „Sinnesumkehr“ von Richtungsbewegungen, insbesondere tropistischer Art, wird es sich nicht um eine Änderung der „Stimmung“, um echte „Umstimmung“ also, handeln, sondern um das Überwiegen der Reizwirkung eines einzelnen unter mehreren gleichzeitig gegebenen Reizen. Solange die schwierige Unterscheidung dieser beiden Fälle experimentell nicht sicher zu stellen ist, ist es zweckmäßig, nur von den Wirkungen einer Reizkonkurrenz zu sprechen und auch Nolls (1892) für das Eingreifen eines andersartigen Reizes in eine bestehende Reizbewegung geprägten Ausdruck „heterogene Induktion“ in diesem neutralen Sinne zu gebrauchen. Eine große Zahl solcher Änderungen des Sinnes, mögen sie nun durch bloßen

Ausgleich mehrerer Reizwirkungen oder durch echte Umstimmungserscheinungen verursacht sein, ist regulatorischer Natur und wird daher im Kapitel „Kinetische Anpassungen“ kurz zu behandeln sein. Hier soll nur auf jene Fälle harmonischer Sinnesumkehr hingewiesen werden, die im Laufe der normalen Entwicklung „spontan“ oder durch einen nachweisbaren Reiz ausgelöst auftreten. Vorzügliche Beispiele einer harmonischen „Reizkonkurrenz“ bietet die Untersuchung von W. Zimmermann (1924) über die Ursachen des plagiotropen Wuchses der Ausläufer, die sich vor allem mit denen der Erdbeere beschäftigt. Der plagiotope (d. h. durch die Schwerkraft gerichtete, aber nicht in der Vertikalen erfolgende) Wuchs wird hier durch das Zusammenwirken zweier antagonistischer Reizwirkungen bedingt; der stets vorhandenen negativ-geotropischen Krümmungstendenz tritt auf frühem Entwicklungsstadium des Ausläufers zunächst eine durch die morphologischen Symmetrieverhältnisse der Erdbeerpflanze bedingte autonome epinastische Krümmungstendenz entgegen, die durch eine Art „Entfaltungsbewegung“ die erstmalige plagiotope Einstellung herbeiführt und die Ausläuferspitze schräg über etwaige Hindernisse der Umgebung hinwegführt, indem sie ein stärkeres Wachstum der morphologischen Oberseite (Dorsokonvexkrümmung) veranlaßt. Diese epinastische Krümmungstendenz klingt aber bald ab und nun wirkt dem negativen Geotropismus ein positiver entgegen, der von Drehungen der Ausläuferachse unabhängig ist und daher Dorsokonvexkrümmung der jeweiligen physikalischen Oberseite bedingt, der die Ausläuferspitze (zusammen mit der Lastkrümmung) dem Boden zuführt, über den der Ausläufer S-förmig weggleitet, bis beim Austreiben der Endknospe die völlig überwiegende „geopositive“ Tendenz die „Spannbeuge“ zustande bringt, die das sich bewurzelnde junge Pflänzchen dem Boden fest anpreßt. In das Kräfteverhältnis von negativem und positivem Geotropismus (den auch Jost und Wißmann 1924 — bei Hauptwurzeln am selben Organ — nachgewiesen haben) kann nun noch das Licht „tonisch“ eingreifen, und zwar zugunsten der geopositiven Krümmungstendenz gegenüber der geonegativen. Als weiteres längstbekanntes Beispiel harmonischer Sinnesumkehr der Bewegungsrichtung in aufeinander folgenden Entwicklungsstadien ist die „Umstimmung“ der Blütenstiele von *Linaria cymbalaria* von positivem zu negativem Phototropismus nach der

Bestäubung zu erwähnen. Durch sie wird erreicht, daß die zuvor dem Licht und den Bestäubern zugewendeten Blüten abblühend den Samen in dunkle Mauerritzen senken; das Licht wirkt also als stellvertretender Reizfaktor, der durch innere „Umschaltung“ seitens der Pflanze seine Wirkung ändert. Nach den Untersuchungen von E. M. Schmitt (1922) bestehen die Stiele aus zwei physiologisch verschiedenen Teilen; nur die Krümmung des apikalen Teils wird erst durch die Befruchtung ausgelöst, die des basalen ist hiervon unabhängig. Weniger vom teleologischen als vom reizphysiologischen Standpunkt aus ist die Aufrichtung der nickenden Mohnknospe interessant, über deren Ursachen eine ganze Reihe von Untersuchungen in den letzten sechs Jahrzehnten gemacht wurden. Nachdem Vöchting (1882) die Ansicht widerlegt hatte, daß es sich um eine passive Lastkrümmung handle, und hierfür positiven Geotropismus verantwortlich gemacht hatte, dessen Perzeptionsorgan die Knospe, und zwar im Fruchtknoten enthalte, wurde der Versuch Wiesners (1901, 1902), demgegenüber eine „vitale Lastkrümmung“ nachzuweisen, d. h. eine durch das Knospengewicht bedingte und die hervorgerufene Dehnung verstärkte Wachstumsreaktion, endgültig widerlegt durch Schulz (1921) und Fitting (1922 a), die den Nachweis der geotropischen Natur des Vorgangs erbrachten, als deren Perzeptionsorgan sich aber die Schäfte selbst, nicht die Knospen erwiesen, zwischen denen und den Schäften nur eine „Stimmungskorrelation“ besteht. Die durch Abschneiden der Knospe häufig, durch Verdunklung (die gleichfalls unmittelbar die Schäfte, nicht die Knospe beeinflußt) regelmäßig erfolgende vorzeitige Aufrichtung führt Fitting auf einen dann eintretenden autotropischen Ausgleich, nicht auf negativen Geotropismus, wie bei der normalen Sinnesumkehr, zurück. Die tropistische, und zwar geotropistische Natur einer Reihe von Krümmungen anderer Blütenstiele und Infloreszenzachsen und damit zusammenhängende Sinnesumkehr hatte schon vorher Bannert (1915 [1918]) nachgewiesen. Eine der ausführlichsten unter den zahlreichen neueren Untersuchungen über harmonische Sinnesumkehr im Entwicklungsgang eines Blütenstiels ist diejenige Oehlkers' (1922) über *Tropaeolum majus*; auch hier krümmt sich der Stiel nach der Befruchtung (an zwei Einkrümmungsstellen) abwärts und führt die sich rasch ausbildende Frucht nach unten; Phototropismus und Geotropismus sind neben epi-

nastischer Bevorzugung der Mediankrümmung beteiligt. Oehlkers konnte eine Umstimmung sowohl von negativem zu positivem Geotropismus als von positivem zu negativem Phototropismus bei der Krümmung nachweisen, als deren Ursache er aber die Befruchtung nur mittelbar ansieht, unmittelbar eine Veränderung in der Konzentration der im Stiel vorhandenen Stoffe, da eine durch vorzeitiges Abschneiden der Knospe herbeigeführte verfrühte Umstimmung von der Länge des basalen Intermediums abhängig ist. Außer der „Umstimmung“ des Richtungssinnes der Tropismen konnte er eine durch das Licht (bei längerer Einwirkung auf zuvor schwach belichtete Pflanzen) bedingte tonische „Stimmungsänderung“ in zwei Formen nachweisen, nämlich eine Erhöhung der Empfindlichkeit für negative phototropische Reaktion und eine Beeinflussung der geotropischen Stimmung, die in Verhinderung der Umstimmung sich äußerte. Bezüglich der Abhängigkeit der — in funktioneller Beziehung ja meist auf die Lebensbedürfnisse von Blüte bzw. Frucht bezogenen — harmonischen Sinnesumkehr bei Blüten- bzw. Fruchtsielen von der Befruchtung scheinen nach den bisherigen Untersuchungen verschiedene Gruppen zu bestehen: Bei *Digitalis*-Arten, *Althaea rosea* und *Linaria cymbalaria* soll nach Schmitt (1922) Befruchtung notwendige Bedingung sein, ebenso bei *Frittilaria imperialis*, *Galtonia candicans*, *Lilium Martagon*, *Holosteum umbellatum* und *Stellaria media* nach Schulz (1921), die in der Befruchtung aber nur eine wichtige und förderliche Bedingung, nicht die Ursache der Umstimmung sehen will (also etwa wie Oehlkers bei *Tropaeolum*); bei Geraniaceen fand Schwieker (1924) eine regulative Wirkung des auskeimenden Pollenschlauchs — also nicht der Befruchtung — maßgebend für die Umstimmung der Postflorationsbewegungen, neben welcher ständiger Nährstoffzufluß eine wichtige Bedingung für die Wachstumserneuerung der Stielgelenke darstellt; bei ihren meisten Versuchspflanzen (wie *Convallaria majalis*, *Fragaria vesca*, *Aquilegia*, *Clematis*, *Geum* usw.) fand Schulz (1921) völlige Unabhängigkeit der Umstimmung von Teilen der Blüte, insbesondere vom Fruchtknoten und also von der Befruchtung. Es mag noch hingewiesen werden auf die Umstimmung der Schaublütenstiele von *Hydrangea paniculata* var. *grandiflora*, die nach Noack (1921) die Blüten mit ihren großen schneeweißen Kelchen durch negativen Geotropismus in Horizontallage bringen, nach der Befruch-

tung aber durch positiven Geotropismus abwärts krümmen, so daß die sich gleichzeitig rotfärbende Außenseite der Kelche nach oben zu liegen kommt, wobei diese Bewegung nach Noacks Deutung ebenso im Dienste der Samenverbreitung durch Vögel steht, wie die erste Krümmung im Dienste der Bestäubung durch Anlockung von Insekten. Eine solche Umstimmung ist außer bei Rhizomen, Blütenstielen (von denen Troll 1922a eine große Zahl von Beispielen gibt) und Infloreszenzachsen auch bei anderen Pflanzenorganen, z. B. bei Seitenwurzeln und Seitenzweigen beobachtet; bei den „kinetischen Restitutionen“ wird hiervon kurz zu reden sein.

Ein Ineinandergreifen mehrerer Reize als Problem der kinetischen Kausalharmonie findet sich auch bei dem Verhalten der drei einheimischen *Drosera*-Arten, bei denen die chemischen wie die mechanischen Reize von den „Drüsenköpfchen“ perzipiert werden. Die etwa durch ein Insekt gegebene Kombination beider Reize bedingt, daß die am mittleren Teil der Tentakelstiele erfolgende Einkrümmung oft mehrere Wochen, jedenfalls so lange dauert, bis die Verdauung des Insekts durch die Pflanze beendet und die Verdauungsprodukte aufgenommen sind, während sie bei alleinigem mechanischen Reiz, z. B. durch ein Glasstückchen, schon nach wenigen Stunden zurückgeht (Darwin 1876, Gobel 1893, Pfeffer 1904). Beispiele ähnlichen Verhaltens dürften bei der allgemeinen Verbreitung einer „Reizkonkurrenz“ nicht selten sein.

## II. Kinetische Funktionalharmonien.

Bei manchen Bewegungserscheinungen liegt die teleologische Bedeutung nicht in dem Verhältnis zu bestimmten Außenbedingungen, sondern ausschließlich in der Beziehung einer durch die Bewegung selbst vermittelten Stoffwechselfunktion zu anderen Stoffwechselfunktionen des Organismus; in diesem Falle kann von „kinetischen Funktionalharmonien“ gesprochen werden.

Die Bewegungen der „pulsierenden Vakuolen“, die bei zahlreichen niederen Algen und Pilzen und in den Plasmodien der Myxomyzeten vorkommen, stehen im Dienste der Funktionsganzheit. Pfeffer (1904) gibt als funktionelle Bedeutung der pulsierenden Vakuolen die Beschleunigung der Aufnahme von Sauer-



stoff und Nährstoffen und der Beseitigung der Kohlensäure und anderer Exkrete mittels des Wechsels von Sammlung und Abgabe von Flüssigkeit durch die semipermeable Vakuolenmembran an.

Die ständigen, rotierenden Plasmabewegungen bei einer Reihe von Pflanzen, denen Gefäße fehlen (*Chara*, *Nitella*, *Hydrocharis morsus ranae*) oder bei denen sie sehr unvollkommen ausgebildet sind (Blütenstiel von *Vallisneria spiralis*) sollen nach den Untersuchungen von de Vries (1885) und Bierberg (1909) der Beschleunigung der Stoffleitung, insbesondere der rascheren Verbreitung der Nährsalze dienen; für andere Fälle von Plasmaströmung, vor allem die Zirkulation, trifft dies nach den Untersuchungen Lakons (1914) an den Zellen der Zwiebeln von *Allium Cepa* nicht zu, da diese ohne Rücksicht auf das Vorhandensein einer regen Stoffwanderung stattfindet. Bei vielen Pflanzen tritt die Plasmarotation auch erst auf äußere Reize hin ein; vor allem auf den Wundreiz (z. B. bei *Vallisneria* nach Frank 1872), bei dem freilich die chemische Reizwirkung die bedeutungsvollere gegenüber der bloß mechanischen Verletzung zu sein scheint (Fitting 1925). Neben einer Reihe chemischer Reize (Blattextrakten, Filtrierpapierextrakten nach Fitting bei *Vallisneria*, *Elodea* u. a.) kommen Berührung, Druck, Biegungen, Wärmeschwankungen (Hauptfleisch 1892, Fitting 1925) in Frage; auch die vorangegangene Beleuchtung und Temperatur ist von Einfluß. Eine Reizleitung auf größere Strecken hin konnte Fitting beim Wundreiz nicht feststellen. Zweifellos ist, worauf gerade der letztere Autor hinweist, noch vieles ungeklärt. So läßt sich auch noch nicht mit Sicherheit sagen, ob nicht gerade der Stofftransport chemische Reize für die Plasmaströmung setzt, die jenen wiederum zu unterstützen vermöchten. Hier genügt es, auf das Problem hingewiesen und seinen logischen Ort innerhalb der Ganzheitsbeurteilung aufgezeigt zu haben.

### β) Koordinierte kinetische Funktionsharmonien.

Der Fall des harmonischen Zusammenwirkens mehrerer Sonderbewegungen des Organismus zur Erhaltung von Funktionsganzheit ist im Pflanzenreich recht selten, wenn überhaupt sicher gestellt.

Wenn es sich bestätigen würde, daß bei einer besonders starken Reizung der *Drosera*-Tentakel durch ein großes Insekt auch

solche Blätter, die selbst nicht unmittelbar gereizt worden sind, sich hinzukrümmen und nun ihrerseits sich an Festhaltung und Verdauung der Beute beteiligen, so läge hier eine derartige koordinierte kinetische Funktionsharmonie vor (Darwin, nach Francé 1909, S. 38).

Wenn man in den Bewegungen der *Mimosa* auf Stoßreiz oder Ansenge eines Blättchens eine Regulation sieht, so könnte man die Ausbreitung besonders intensiver Reize auf benachbarte Blätter oder gar Sproßteile gleichfalls als derartige harmonische Koordination auffassen.

### 3. Die Bewegungsharmonien.

Zwei Grundformen von Bewegungsharmonie lassen sich im Pflanzenreich nach den bisherigen Erfahrungen unterscheiden, die Herstellung eines Rhythmus, die „Rhythmisierung“, und das harmonische Zusammenarbeiten rhythmischer Bewegungen, die „rhythmische Koordination“.

#### a) Rhythmisierungen.

Das Spiel der „pulsierenden Vakuolen“ geht in regelmäßigem Wechsel von schneller Systole und langsamer Diastole vor sich und stellt so — obgleich die Bewegung im Dienste der Funktionsganzheit steht — eine besondere Form rhythmischer Bewegungsganzheit dar. Auch Pfeffer hebt diesen Sondercharakter der pulsierenden Vakuolen hervor, indem er von ihrer „selbstregulatorischen Tätigkeit“ spricht und gewisse „autonome Bewegungen“ zum Vergleiche heranzieht. Das Geschehen, auf dem die Erhaltung dieser regelmäßigen Tätigkeit beruht, könnte daher als harmonische Rhythmisierung bezeichnet werden.

Nicht alle rhythmischen Bewegungen schließen in dieser Weise eine Funktionsharmonie ein. Die rhythmischen Bewegungen der Zilien (Wimpern bzw. Geißeln, Flagellen je nach Größe und Anzahl) haben die Eigenschaft, eine Ortsveränderung des ganzen freibeweglichen Organismus — mag es sich um Flagellaten, Volvocineen, um Pilz- und Algenschwärmer handeln oder um Spermatozoiden — herbeizuführen. Die Einzelheiten der Geißelbewegung bei Bakterien, Flagellaten und Schwärmern sind erst in letzter Zeit durch Dunkelfeldbeobachtung näher bekannt ge-

worden (vgl. Reichert 1909, Fuhrmann 1909, Uhlehl 1911, Buder 1915, Metzner 1920, 1920a, 1920b, 1923, 1923a).

Es gibt weiterhin eine beträchtliche Anzahl periodischer Bewegungen einzelner Organe bei Phanerogamen, für die ein solcher „Sinn“ des Rhythmus sich nicht ohne weiteres angeben läßt. Dies ändert natürlich nichts an der Einordnung der rhythmusschaffenden Vorgänge in das System der Bewegungsharmonien. Wesentlich ist nur, daß eine bestimmte Form der Ordnung, nämlich ein geordnetes Bewegungsgefüge, vorhanden ist, das als ein Ganzes aufgefaßt werden kann, dessen Herstellung und Erhaltung in Frage steht.

Bei diesen periodischen Bewegungen der Blattoorgane, Blüten usw. erstet nun das Problem der „aitionomen“ und der „autonomen“ Bewegung (Pfeffer), d. h. der von außen induzierten und der durch den Organismus selbst bestimmten. So einfach, wie diese summarische Scheidung schließen läßt, ist die Frage freilich nicht. Pfeffer (1904, 1907) erklärt als das Wesentliche der autonomen Bewegung — natürlich auch der nichtperiodischen — den Ablauf bei konstanten Außenbedingungen. Nun lassen sich konstante Außenbedingungen sehr schwer herstellen; auch wenn es gelingt, die wohlbekannten äußeren Faktoren Licht, Wärme, Feuchtigkeit usw. gleichmäßig zu halten, kann noch nicht verbürgt werden, ob nicht etwa der Wechsel anderer, noch wenig erforschter oder zumeist nicht genügend berücksichtigter — Luftelektrizität, Radioaktivität der Luft u. a. m. — für diese Bewegungen verantwortlich zu machen ist. Methodisches Prinzip der kausalen Forschung muß es sein, eine solche Bewegung zunächst stets als aitionome aufzufassen; erst das sorgfältige Ausschließen aller bekannten Bedingungen gibt eine hohe Wahrscheinlichkeit für Autonomie. Aber auch damit ist das Problem noch nicht erledigt; es fragt sich nun immer noch, ob es sich um „ererbte“ Rhythmik der autonomen Bewegungen handelt oder nicht. Pfeffer (1907) hebt ausdrücklich hervor, daß auch die autonomen Bewegungen stets abhängig bleiben von bestimmten Außenbedingungen (vgl. z. B. auch Hosseus 1903). Klebs (1913) hat nun gezeigt, daß rhythmische Reaktionserfolge auch durch Einwirkung konstanter Außenbedingungen auf konstant geartete innere hervorgerufen werden können, und Munk (1914) hat die so bedingten „primären“ Rhythmen von den durch rhythmischen Wechsel der Außenbedingungen

hervorgerufenen „sekundären“ Rhythmen unterschieden. Hier handelt es sich also darum, ob eine Potenz (ein Gen, eine Anlage) zu bestimmten, in ihrer Dauer und ihrem Ablauf festen Bewegungsreaktionen gegeben ist, oder nur die Potenz zu rhythmischen Vorgängen überhaupt, die dann im einzelnen von besonderen inneren Bedingungen bestimmt werden, welche ihrerseits von den äußeren abhängig sind. Wiederum hat die letzte Annahme das unbedingte methodische Vorrecht. Die praktische Durchführung dieser theoretisch sehr wesentlichen Begriffsunterscheidung ist, wie Jost (1923) mit Recht hervorhebt, im Einzelfall außerordentlich schwierig und letzthin nur durch Vererbungsexperimente unter Beachtung des Variationsbereichs unter den verschiedensten Außenbedingungen entscheidbar (vgl. zu diesen Erörterungen über den „Autonomie“-Begriff auch Gaßner 1918). Diese Erörterungen gelten nicht nur für periodische Bewegungen, sondern auch für alle anderen periodischen Vorgänge im Leben der Pflanze, z. B. für die Wachstumstätigkeit der Vegetationspunkte (Karsten 1915, 1918; Stålfelt 1919, 1920, 1921a), für Laubabfall und Lauberneuerung (Klebs 1911, 1912, 1913, 1915, 1915a, 1917; Lakon 1912, 1915, 1916, 1917; Volkens 1912, Späth 1912, Johannsen 1913a, Simon 1914, Kniep 1915, Kühn 1915, Weber 1915, 1916, Coster 1923 u. a.), für den Dickenzuwachs (Jahresringbildung) der Laubbäume (Ursprung 1900, 1904, Klebs 1914, Geiger 1915, André 1920, 1920a), vielleicht auch für den Blutungsdruck (Romell 1918). Auch beim „Generationswechsel“ und bei regelmäßigen Zyklen der Fortpflanzung handelt es sich im Grund um dieselbe Frage. Überall ist das Problem in erster Linie ein kausales und erst in zweiter ein teleologisches. Für die vorliegende kurze Darstellung sollen die als autonom geltenden Bewegungen unter dem Gesichtspunkt zusammengefaßt werden, daß bei ihnen für die Art des Rhythmus nicht bekannte äußere, sondern augenscheinlich allein innere Bedingungen maßgebend sind. Man könnte vielleicht in Analogie zu der oben angewandten Einteilung der Formharmonien die Herstellung autonomer Bewegungen auch als konstellationsharmonisch, die der aitionomen als kausalharmonisch bezeichnen.

„Autonome“ Bewegungen wurden u. a. beschrieben bei *Desmodium (Hedysarum) gyrans* und bei *Averrhoa bilimbi* (Darwin 1881), bei *Oxalis hedysaroides* (Molisch 1904), *Phaseolus vulgaris*

und *multiflorus* (Pfeffer 1907, 1911, 1915; Stoppel 1912), *Mimosa Spegazzinii*, *Impatiens parviflora*, *Trifolium pratense* u. a. (Pfeffer 1907), bei *Calendula arvensis* und *Bellis perennis* (Stoppel 1910, Stoppel und Kniep 1911). Mit Ausnahme der beiden letztgenannten Pflanzen, bei denen es sich um das Öffnen und Schließen der Blütenköpfchen handelt, kommen überall Blattbewegungen, meist ein abwechselndes Heben und Senken, in Frage. Bei *Phaseolus* treten solche, den Schlafbewegungen ähnelnde Hebungen und Senkungen des Blattstiels in 12 : 12stündigem Rhythmus auf in Dauerbeleuchtung bei Blättern, deren Gelenk verdunkelt ist (Pfeffer 1911) sowie unter Lichtausschluß an Blättern von im Dunkeln erwachsenen Pflanzen (Stoppel 1912), außerdem kürzere Oszillationen bei im Dunkeln gehaltenen Pflanzen nach dem Ausklingen der Tagesschwingungen (Pfeffer 1907). Durch die Untersuchungen Stoppels (1916) schien die „Autonomie“ der tagesrhythmischen Bewegungen bei Bohnen zunächst erheblich an Wahrscheinlichkeit zu verlieren; sie konnte nämlich zeigen, daß nicht nur aus Orten mit ganz anderer Tageszeit und anderem Klima (Java, Amerika) stammende Samen im Dunkeln bei gleichmäßiger Wärme erzogene Keimlinge lieferten, deren unter diesen Bedingungen erfolgende tagesrhythmische Blattbewegungen genau unseren zeitlichen Rhythmus aufwiesen, sondern sie glaubte auch feststellen zu können, daß die Schwankungen der elektrischen Leitfähigkeit der Atmosphäre recht genau den Kurven der Blattbewegungen entsprächen. Ihre Versuche zum unmittelbaren Nachweis der Abhängigkeit der „autonomen“ Bewegungen von Schwankungen der Luftelektrizität ergaben zwar deutliche Beeinflussungen, reichten aber zum bündigen Beweis nicht aus. Sie ließ daher die Möglichkeit offen (Stoppel 1916, 1917), daß doch „autonome“ Bewegungen vorlägen, zu deren Auslösung ein einmaliger Anstoß durch eine Änderung in der Außenwelt, etwa in der elektrischen Leitfähigkeit der Luft, nötig wäre, worauf alles weitere autonom periodisch verlaufe. Die Nachuntersuchungen von Schweidler und Sperlich (1922) und von Cremer (1923), ob hier eine „Elektronastie“ vorliege, ergaben freilich, daß zwar an vielen Tagen das Senkungsmaximum der etiolierten Blätter mit dem Maximum der elektrischen Leitfähigkeit der Luft übereinstimmen konnte (Cremer), daß aber (in beiden Untersuchungen) im übrigen keinerlei Be-

ziehungen zwischen der Bewegungskurve der Blätter und der (von Schweidler und Sperlich im gleichen Raum mit den Pflanzen registrierten) Leitfähigkeit bestanden. Die Versuchsergebnisse Stoppels konnten großenteils anderweitig erklärt werden. Steigerungen des Emanationsgehaltes der Luft können zwar Störungen der Bewegungen und der Reaktionsfähigkeit grüner wie etiolierter Pflanzen hervorrufen, kommen aber als Ursache der Periodizität nicht in Frage (Cremer). Die Angabe Stoppels, daß die aus Samen nichteuropäischer Länder mit anderer Tageszeit und anderem Klima erzogenen Pflanzen unseren Bewegungsrhythmus zeigen, erklären Schweidler und Sperlich auf Grund ihrer Ergebnisse über die Einwirkung der Temperatur während der ersten Keimesstadien auf die Schwankung des Rhythmus bei später gleichen Außenbedingungen durch die annähernd gleiche Behandlung des Saatguts von der Quellung an, das möglicherweise stets um dieselbe Tagesstunde ins Wasser gelegt wurde; außerdem konnten sie aber die von Stoppel angegebene zeitliche Konstanz des Senkungsmaximums nicht bestätigen, sondern fanden erhebliche individuelle Unterschiede. Während Schweidler und Sperlich die periodischen Bewegungen der etiolierten Bohnenblätter für autonom im Sinne Pfeffers halten, nimmt Cremer einen noch unbekanntem Außenfaktor als wahrscheinliche Ursache ihres Rhythmus an. Er fand nämlich, daß in einem Steinsalzbergwerk erzogene etiolierte Bohnenpflanzen keinen tagesperiodischen Rhythmus zeigen, ins Bergwerk verbrachte etiolierte wie grüne Pflanzen ihn rasch verlieren; werden die im Bergwerk kultivierten etiolierten Pflanzen in ein Dunkelzimmer an der Erdoberfläche gebracht, so treten die tagesrhythmischen Bewegungen ein, nicht aber bei zurückgebrachten grünen Pflanzen. Sowohl die etiolierten wie die grünen Pflanzen zeigen dabei im Bergwerk keine Einbuße ihrer Bewegungsfähigkeit gegenüber Wärmeschwankungen. Vollständig scheint hier (entgegen der Ansicht Cremers) die Möglichkeit, daß dabei nur eine Vorbedingung des autonomen Rhythmus ausgeschaltet ist, nicht ausgeschlossen zu sein, da auch dann, wenn kein „Starrezustand“ besteht, durch irgendwelche (z. B. chemische) Einflüsse eine Bedingung zur Auslösung des Rhythmus im Bergwerk wegfallen könnte. Die Frage, ob diese Bewegungen autonom, d. h. durch rhythmische Änderungen einer unbekanntem Außenbedingung verursacht, oder autonom, d. h. durch Aus-

lösung eines entweder auf „inneren Bedingungen“ oder auf erblicher Anlage beruhenden Rhythmus durch einen (nicht periodischen Änderungen unterworfenen) unbekanntem Außenfaktor zustande kommen, ist also nach wie vor unaufgeklärt.

Die autonomen Bewegungen beim Öffnen und Schließen der Blüten, wie sie die unter möglicher Konstanz der Außenbedingungen aufgeblühten Köpfchen von *Calendula* im Dunkeln und von *Bellis* im Dauerlicht zeigen, haben gleichfalls ungefähr Tagesrhythmus; diese 24stündige Periodizität schließt sich bei *Calendula* jeweils an den ganz beliebig verlegbaren Zeitpunkt des ersten Öffnens an, der seinerseits dadurch bestimmt wird, wann die Knospe einige Tage vor dem Aufblühen verdunkelt wurde, sie ist also schwerlich mit äußeren Bedingungen in Beziehung zu bringen. Hier löst die einmalige Verdunklung, welche die Zeit des ersten Öffnens bestimmt, den Rhythmus der periodischen Bewegungen wie bei einem Uhrwerk aus.

Zu den autonomen periodischen Bewegungen gehört als ihre wichtigste Form ein großer Teil der „Schlafbewegungen“ (hierzu vor allem die physiologischen Untersuchungen Pfeffers 1875, 1907, 1911, 1915, zahlreiche morphologische, auch physiologische Angaben bei Goebel 1920. 1924). Sie stellen vielfach Reaktionen auf die periodischen Schwankungen des Tageslichtes oder der Tageswärme dar, ohne Beziehung auf die Richtung dieser Faktoren; sie sind also photonastisch bzw. thermonastisch<sup>1)</sup>. Für *Phaseolus*, das vor allem von Pfeffer und Stoppel (1912, 1916) am genauesten untersuchte Objekt, läßt sich freilich noch nicht entscheiden, wie die festgestellten 12 : 12stündigen „autonomen“, bzw. auf etwaigen unbekanntem Außenbedingungen beruhenden autonomen Bewegungen mit dem Mechanismus der verschiebbaren photonastischen und thermonastischen Bewegungen zusammenhängen; auch die geotropische Reaktionsfähigkeit des Ge-

---

<sup>1)</sup> Sie sollen übrigens nach Stahls (1897, 1920) Auffassung eine Funktionsharmonie einschließen, sofern sie die spaltöffnungsreichen Stellen der Blattspreiten vor Betauung bewahren und damit in den frühen Morgenstunden mit der Transpiration und Nährsalzzufuhr zugleich die um diese Zeit besonders erhebliche Kohlenstoffassimilation fördern (vgl. auch die Angaben über die Verteilung der Spaltöffnungen bei *Oxalis* in den Arbeiten von Hildebrand 1884 und Erban 1916, sowie die von Goebel 1920. 1924 erhobenen Bedenken).

lenkes spielt mit herein (Fischer 1890, Stoppel 1916). Bei dieser Pflanze bleiben die tagesrhythmischen nastischen Krümmungen auch dann erhalten, wenn bei Beleuchtung der Blattfläche das Gelenk verdunkelt oder bei Verdunklung der Blattfläche das Gelenk allein beleuchtet wird (Pfeffer 1911, 1915). Die Dauer der einzelnen rhythmischen Bewegungen läßt sich mit den Außenbedingungen ändern, der 12 : 12 stündige Rhythmus sich in einen 6 : 6 stündigen, 18 : 18 stündigen, 3 : 3 stündigen verwandeln. Die „Nachschwingungen“ (Pfeffer 1875, 1907, 1908; Semon 1905, 1908) zeigen auf das deutlichste, daß es sich nicht um einzelne Reaktionseffekte, sondern um einen wirklichen inneren Rhythmus handelt. Pfeffer hat dieses Ausklingen der Bewegungen mit den entsprechenden Vorgängen am Pendel verglichen. Wenn auch für die kausale Auffassung durch diesen Vergleich wegen der außerordentlich viel höheren Kompliziertheit des Geschehens bei den Pflanzen wohl kaum viel gewonnen ist, so könnte man doch geneigt sein, ihn gegen die hier vertretene Ganzheitbetrachtung der periodischen Bewegungen überhaupt auszuspielen. Liegt denn nicht für die teleologische Betrachtung beim Pendel wie bei der Pflanze dasselbe vor, eben die geforderte „Herstellung bzw. Erhaltung eines geordneten Bewegungsgefüges“? Diese Frage muß ohne weiteres bejaht werden. Und doch ist die Bedeutung der hier behandelten Erscheinungen eine ganz andere. Denn dort betrifft die teleologische Beurteilung ein vereinzelt Geschehen im Anorganischen — im besonderen Fall einer Uhr zudem in dem vom Menschen absichtlich bewegungsganzheitserhaltend konstruierten Anorganischen, im Maschinellen —, hier aber Vorgänge, die einer ganzen Reihe anderer, ihnen verwandter am Organismus anzureihen sind, die in ein System der Ganzheitsbeurteilung der organischen Welt hineingehören. Die systematische Ganzheitsbetrachtung des Organismus verliert durchaus nicht dadurch ihren Sinn, daß sie sich auch auf vereinzelt Geschehen im Anorganischen anwenden läßt.

Periodische Bewegungen in offener Abhängigkeit von der Richtung (oder wohl wahrscheinlicher von der am Organismus örtlich verschiedenen Intensität) des Reizes scheinen vorzuliegen in der von Stahl (1880 a) festgestellten Tatsache, daß ein *Closterium* seine Längsachse in die Richtung der Lichtstrahlen einstellte und periodisch bald das eine, bald das andere Ende der Lichtquelle zuwendete.



### b) Rhythmische Koordinationen.

Im allgemeinen scheinen verschiedene periodische Bewegungen, die nebeneinander an derselben Pflanze ablaufen, voneinander unabhängig zu sein; erst in letzter Zeit haben sich Anhaltspunkte für die Verkettung der Rhythmen bei höheren Pflanzen ergeben. Für die „autonomen“ Bewegungen bei *Phaseolus* hatte Pfeffer durch gleichzeitige Registrierung an beiden Primärblättern derselben Pflanze festgestellt, „daß der Rhythmus dieser Bewegungen nicht durch eine einheitliche Tätigkeit der ganzen Pflanze, sondern durch Prozesse reguliert wird, die sich in dem einzelnen bewegungstätigen Organ abspielen“ (1907, S. 458). Auch bei *Calendula* führt jedes Blütenköpfchen derselben Pflanze seine periodischen Bewegungen zeitlich unabhängig von den übrigen aus. Diese Unabhängigkeit der Rhythmen würde sich derjenigen beim Vorhandensein mehrerer pulsierender Vakuolen desselben Organismus zur Seite stellen, deren Bewegungen natürlich ebenso wie die der Zilien „autonom“ genannt werden müssen.

Im Gegensatz zu den Angaben Pfeffers hat nun aber Stoppel (1912) an zwei Blättern ihrer im Dunkeln erzogenen *Phaseolus*-Pflanzen völlige Gleichzeitigkeit des Rhythmus der tagesperiodischen „autonomen“ Bewegungen festgestellt, die auch bei den selteneren kleinen autonomen Rhythmen meist vorhanden war, und hat daraus den Schluß gezogen, daß die großen periodischen Bewegungen wie die kleinen Schwankungen von der ganzen Pflanze bestimmt werden. In seiner letzten Arbeit (1915) hat Pfeffer gleichfalls ein Bestreben zur „Synchronie“ betont, wenn dieses auch nicht allgemein verwirklicht werde. Die ungeklärten Ursachen dieser Bewegungen lassen freilich alle diese Anschauungen noch als fraglich erscheinen. Wenn eine solche Einheitlichkeit autonomer Bewegungen der verschiedenen Blätter derselben Pflanze wirklich sich nachweisen ließe, so läge darin wiederum eine besondere Ganzheitsbeziehung, die man als rhythmische Koordination bezeichnen könnte.

Einstweilen bleibt das einzige sichere Beispiel solcher rhythmischer Koordination bei Pflanzen das Zusammenarbeiten der einzeln periodisch schwingenden Geißeln bei freischwimmenden, mehrgeißligen Organismen, vor allem bei den Volvocineen, zu einer bestimmt gerichteten Bewegung des ganzen Organismus.

Auf das vorliegende teleologische Problem hat neben Pfeffer (1904) u. a. auch Francé (1909, 1909a) hingewiesen bei dem interessantesten Fall, nämlich bei *Volvox*, wo die zahlreichen Geißeln der 200 bis 20000 zweigeißeligen Zellen (vgl. Klein 1888, 1889) sich in einer außerordentlich fein abgestuften Harmonie befinden müssen, damit die ruhigen und sicheren Bewegungen der kugelförmigen Kolonie in genau besonderer Richtung zustande kommen können. Die Bewegungsganzheit betrifft hier eine Vielheit plasmatisch verbundener Einzelwesen, die nur Glieder, Organe des Kolonieorganismus darstellen.

## IV. Die pflanzlichen Regulationen.

### 1. Die Formregulationen oder Restitutionen.

Restitution soll jedes Geschehen am Organismus heißen, durch welches gestörte Formganzheit wiederhergestellt wird. Von Driesch in dieser Bedeutung formuliert, hat sich der Ausdruck in der neueren Entwicklungsphysiologie auf zoologischer Seite fest eingebürgert; er wird auch von Winkler in seiner Zusammenfassung der Ergebnisse der pflanzlichen Entwicklungsphysiologie (1913) in diesem Sinne verwendet, nachdem bisher in der botanischen Literatur ein erhebliches Durcheinander der Terminologie geherrscht hat. So gebraucht z. B. Küster (1903 und noch 1925) und nach ihm Pfeffer (1904) sowie Goebel (1908) dieses Wort in engerer Bedeutung als „Regeneration“, während diese üblicherweise einen Sonderfall der Restitution darstellt. Bei der Diskussion, ob irgendeine Wiederherstellungsreaktion eine „echte“ Regeneration sei, spielen diese Unklarheiten zuweilen eine unerfreuliche Rolle. Von der Abgrenzung der Begriffe hängt das Urteil über die Bedeutung der „Regeneration“ für das Pflanzenreich wie die Eingliederung eines bestimmten Einzelvorgangs ab. Wer die Wiederherstellung gestörter Formganzheit als „Regeneration“ bezeichnet, wird dieselbe Fülle von Beispielen für dieses Regulationsgeschehen bei den Pflanzen finden wie im Tierreich; wer unter „Regeneration“ die Wiederherstellung der gestörten Form im Bereich der Wundfläche versteht, derart, daß kein den Restitutionsvorgang überdauerndes „Wundgewebe“ (Kallus) auftritt, wird feststellen, daß dieser Vorgang bei den Pflanzen von erheblich ge-

ringerer Bedeutung ist als bei den Tieren. Der eine wird den Satz aussprechen können, daß jeder lebenden differenzierten Pflanzenzelle noch die Fähigkeit der Regeneration zukomme; der andere wird sie in der Hauptsache auf embryonale Gewebe (Vegetationspunkte und Kambium) beschränkt finden. Der erste wird das Aussprossen einer isolierten Pilzhyphe oder die Wurzel- und Sproßbildung an abgeschnittenen Blättern von *Begonia* oder *Bryophyllum* als Regeneration bezeichnen, der zweite wird sie nicht als solche gelten lassen. Eine einheitliche Bezeichnungsweise ist im Interesse der Deutlichkeit der Probleme überaus wünschenswert.

Der einzelne Restitutionsvorgang kann gekennzeichnet sein als ein reines Formbildungsgeschehen, etwa bei der Ergänzung einer abgeschnittenen Wurzelspitze, oder, wie bei der Aufrichtung eines Seitenzweigs nach der Entfernung des Hauptsprosses, als eine Bewegungserscheinung. Nach den Mitteln der Regulation der Formganzheit sollen daher morphologische und kinetische Restitutionsen unterschieden werden.

#### a) Morphologische Restitutionsen.

Die Störung der Formganzheit, die jeder Restitution vorhergeht, stellt in der bei weitem größten Anzahl der Fälle eine Entnahme von Teilen der Organisation dar. Häufig wirkt auch die „Inaktivierung“, das „Außerfunktionsetzen“ von Teilen, z. B. eines Vegetationspunktes, so, als ob der gewissermaßen „abgespaltene“ Bestandteil wirklich entfernt worden wäre: mit der ausgeschalteten Funktion wird auch die — äußerlich scheinbar ungestörte — Form wiederhergestellt. Beispiele dieser Art werden im weiteren Verlauf der Arbeit erörtert werden. Für die nächstfolgenden Darstellungen genügt es, die Zerstörung oder Entnahme von Teilen der Pflanze ins Auge zu fassen; daneben kommt noch die Verlagerung von Teilen innerhalb einer Zelle, z. B. durch Schütteln oder Zentrifugieren, in Betracht. Wenn nach einem solchen Eingriff der ganze Rest der Organisation an der morphologischen Umgestaltung zur Formwiederherstellung sich beteiligt, soll von einer Totalrestitution gesprochen werden, während der Ersatz des Verlorenen durch Teile des Restes als Partialrestitution bezeichnet werden mag. Dieser letzten kommt im Pflanzenreich die ungleich größere Bedeutung zu.

$\alpha$ ) Totalrestitution.

Ein zoologisches Musterbeispiel der Restitution durch Umgestaltung des ganzen Restes der gestörten Organisation bietet nach den Untersuchungen Drieschs (1902) trotz mancher seither dagegend geltend gemachter Bedenken die Ascidie *Clavellina*, bei welcher aus einem Teil des Kiemenkorbs nach Einschmelzung aller sichtbaren Strukturen ein vollständig verkleinertes Tier hervorgehen kann. Driesch hat diese Vorgänge auf das eingehendste analysiert. Das Ergebnis dieser Zergliederung liegt seinem ersten Beweis für die Autonomie der Lebensvorgänge zugrunde. Er legt den Nachdruck auf die Tatsache, daß jedes einzelne Element der Organisation unabhängig von seiner Lage im Ganzen bei der Gestaltung jede beliebige Einzelheit des Ganzen zu leisten vermag, und daß die Leistung des einzelnen Elements stets in der Art erfolgt, daß trotz örtlich ganz beliebiger Entnahme jeweils in harmonischem Zusammenwirken das Ganze wiederhergestellt wird. Die aus solchen Elementen aufgebauten Teile eines Organismus nennt er ein „harmonisch-äquipotentiell System“. Dieser Begriff bezeichnet jedenfalls eine Sonderform teleologischen Geschehens und ist als analytischer völlig hypothesenfrei. Ganz unabhängig von der Frage einer mechanistischen Auflösbarkeit des Geschehens an einem harmonisch-äquipotentiellen System muß man den durch das Wort gemeinten Sachverhalt jedenfalls anerkennen.

Bei höheren Pflanzen dürften harmonisch-äquipotentielle Systeme wohl schon deshalb nicht vorkommen, weil hier die feste Beziehung zu einer gegebenen Gesamtgröße des Organismus fehlt. Die Pflanzen sind meist „offene Formen“, d. h. Systeme von (theoretisch) unbegrenzter, mindestens unabgeschlossener Wachstumsfähigkeit. „Geschlossene Formen“, wie sie bei den Tieren die Regel darstellen, dürften am ehesten unter den Fruchtkörpern von Hutpilzen zu finden sein. So ist nach den Untersuchungen von W. Magnus (1906) der Fruchtkörper des Champignons (*Agaricus campestris*) offenbar keine typisch offene Form; nur die relative Selbständigkeit der Teile während der Ausdifferenzierung hindert Magnus, ihn vorbehaltlos zu den geschlossenen Formen zu stellen. Er vermutet, daß es bei den Basidiomyzeten eine Reihe von Übergangsformen von echten offenen zu vielleicht völlig geschlossenen Formen gibt. Harmonisch-äquipotentielle Systeme stellen aber

gerade diese geschlossenen Formen augenscheinlich nicht dar. Denn wenn auch, wie Magnus bei *Agaricus* gezeigt hat, das zur vollkommenen Fruchtkörperregeneration notwendige Hymeniumstück in dem Stumpf der verletzten Fruchtkörperanlage durchaus beliebig liegen kann, so ist eben doch die Anlage nicht äquipotentiell, weil Hymenium nur im Anschluß an altes Hymenium neugebildet wird.

Geschlossene Systeme gibt es auch bei gewissen Algen-„Kolonien“ mit fester Zahl und Gestalt der Zellen wie *Gonium*. Soweit aber bisher bekannt ist, stellen weder diese Formen, noch solche mit freierer, aber immerhin noch typischer Anordnung der Zellen wie *Hydrodictyon utriculatum* harmonisch-äquipotentielle Systeme dar (Harper 1908, 1912).

Der einzige mir bekannte Fall einer echten Totalrestitution auf Grund eines harmonisch-äquipotentiellen Systems bei Pflanzen ist durch die Untersuchungen van Tieghems und Olives bei *Dictyostelium* festgestellt (vgl. Harper 1908), dessen Fruchtkörper- und Sporenbildung seit Brefeld (1884) und Potts (1902) genauer bekannt ist. Bei diesem zu den Acrasieen gehörigen Myxomyzeten, dessen verhältnismäßig komplizierte Fruchtform von einzelnen amöboiden Zellen aufgebaut wird, entsteht nach Wegnahme eines Teils der mit dem Fruchtkörperbau beschäftigten Amöben ein vollständiger, verkleinerter Fruchtkörper, ja es werden sogar an Stelle eines einzigen Fruchtkörpers aus denselben Amöben durch Teilung der ursprünglichen Ansammlung mehrere, bis zu vier, hergestellt, die kleiner sind, aber dieselben Formverhältnisse aufweisen. Nur dadurch unterscheidet sich diese Totalrestitution auf Grund eines harmonisch-äquipotentiellen Systems von der der *Clavellina*, daß nicht ein einzelner Organismus, sondern eine (relativ einfach gestaltete) „Kolonie“ das Formganze darstellt. Entsprechendes ließe sich wohl auch bei den ähnlich gebauten Kolonien der Myxobakterien feststellen.

Ein verhältnismäßig ähnliches Verhalten findet sich nach den Angaben Prowazeks (1907) bei *Vaucheria* und *Cladophora*. Aus der verletzten Zelle ausgetretene beliebige Protoplasmaaballen dieser Algen sollen zunächst eine Zerstörung aller „eventuellen beständigeren Intimstruktur“ zeigen; die „Chloroplasten und Kerne werden durcheinandergewirbelt“, an der Oberfläche des Protoplasmas vollziehen sich „wogende, regelmäßig periodische Strömungen,

die nicht an einen bestimmten Ort gebunden sind“, dann aber gehen diese Plasmafragmente, wenn nur ihre Kern- und Zellbestandteile in nicht allzu ungünstigem Verhältnis stehen, zur Neubildung über, indem sie an einer beliebigen Stelle des von einer Niederschlagsmembran bedeckten Plasmatropfens einen typischen Algenfaden erzeugen. Eine Totalrestitution, und zwar an einem einzelnen Organismus, nicht wie bei *Dictyostelium* an einer Kolonie, liegt zweifellos vor; von einem harmonisch-äquipotentiellen System aber kann deshalb nicht gesprochen werden, weil es sich um offene Formen handelt, und weil der Rest der Organisation nach der Störung sich zwar vollständig an der Restitution beteiligt, aber nur zum Ausgangspunkt der Neubildung wird, jedoch nicht in ihr aufgeht.

Dieser Fall kann zusammengestellt werden mit dem von Tobler (1902, 1904) beschriebenen Verhalten verschiedener Meeresalgen. Der Thallus der Rhodomelacee *Dasya elegans* zerfällt unter ungünstigen Bedingungen (wahrscheinlich bei abweichender Beleuchtungsstärke und steigender Konzentration des Meerwassers) in einzelne Zellen, von denen etwa die Hälfte zugrunde geht, während die übrigen auswachsen, in Zellteilung eintreten und zum Teil miteinander verwachsen; nach einiger Zeit bilden diese isoliert vegetierenden Thalluszellen regelmäßig gebaute, schlanke seitliche Sprosse, die durchaus den normalen Sprossen der Keimpflanze gleichen (1902). Ganz ähnlich verhalten sich *Griffithsia Schousboei* und *Bornetia secundiflora* (1904). Hierher gehört ferner das von Miede (1905) beobachtete Auswachsen aller einzelnen Zellen einer plasmolysierten marinen *Cladophora* nach Ausbildung von Membranen durch Entstehung von Rhizoiden und hernach von Algenfäden zu einzelnen *Cladophora*-Pflänzchen; hierher auch der mehrfach beschriebene Zerfall mancher Algen und Pilze unter ungünstigen Bedingungen zu „Gemmen“ und anderen Dauerzellen, aus denen dann unter normalen Bedingungen der ganze Organismus wieder entstehen kann. So zerfallen die Fäden einer Lehmkultur von *Bumilleria sicula* beim Eintrocknen in hellem Licht vollständig in einzelne Zellen, die, mit dicker Membran umgeben und mit fettem Öl gefüllt, wochenlange Trockenheit überdauern und dann in Nährlösung auskeimen oder Zoosporen bilden können (Klebs 1896). Diese Fälle leiten ohne weiteres zu den an anderer Stelle zu besprechenden Erscheinungen der „Notreife“ über.

Alle Totalrestitutionen, sowohl die auf Grund eines harmonisch-äquipotentiellen Systems ablaufenden, als die Gruppe der anderen, haben gemeinsam, daß den Neubildungsvorgängen mehr oder minder tiefgreifende Reduktionen vorausgehen. Diese kommen bei *Dictyostelium* wohl nur in einer Neuordnung der Amöben zum Ausdruck; die Protoplasmaaballen von *Vaucheria* und *Cladophora* in Prowazeks Versuchen zeigen nach seinen allerdings recht vereinzelt dastehenden Angaben eine Vereinfachung der Struktur zur Schaffung eines neubildungsfähigen Ausgangsmaterials, eine Art „Einschmelzung“ ohne Substanzverlust, wie sie Drieschs *Clavellina* aufweist; bei den Rhodophyceen Toblers und den Gemmenbildnern dagegen können richtige Zerstörungen, Destruktionen auftreten, bei denen ein Teil des Organismus endgültig vernichtet wird. Der Zerfall des Organismus bzw. die Rückbildung vorhandener Strukturen kann bei allen diesen Beispielen als „regulatorische Reduktion“ bezeichnet werden, weil ihr Ergebnis den störenden Eingriff zu überdauern und die Ganzheit des Organismus wieder herzustellen imstande ist.

Bei der Restitution der Meeresalgen in den Versuchen von Tobler und Miehe und bei der Gemmenbildung liegt die Störung nicht in einer Entnahme von Teilen, sondern in einer Schädigung des Organismus durch ungünstige äußere Bedingungen. Die als ihre Folge auftretenden Zerfallserscheinungen, welche in die Formganzheit des Organismus eingreifen, sind zugleich der erste Schritt der Restitution. Die wachstumshemmenden Einflüsse isolieren die einzelne Zelle, spalten sie aus dem Gewebeverband ab; darin äußert sich die Störung der Formganzheit. Zugleich aber treten in den Teilzellen Vorgänge ein, welche sie die ungünstigen Bedingungen überdauern lassen, denen der Organismus als Ganzes nicht gewachsen ist, und die sie zugleich zur Neubildung des ganzen Organismus befähigen.

Eine ganz andere Form der Restitution ist neuerdings durch die Versuche von Andrews (1915) bekannt geworden, welcher Pflanzen und Pflanzenteile zentrifugierte. Bei der Desmidiacee *Closterium moniliferum* wurde unter Einwirkung einer Schleuderkraft von 1207 *g.* (*g.* = Beschleunigung der Erdschwere) an der Zellinhalt völlig verlagert, die meisten Inhaltsbestandteile je nach der Richtung der Zelle während der Kreiselbewegung an das eine Ende oder an eine Seite geschleudert und dort angehäuft. Im ent-

leerten größeren Teil der Zelle war eine vorher nicht sichtbare Schaumstruktur aus zarten Plasmaplättchen zu bemerken, welche durch das Zentrifugieren nicht zerstört oder verlagert wurde und durch welche die dichteren Zellbestandteile hindurchgeworfen wurden. Trotz einer sonst vollkommenen Desorganisation der Zelle kehrte allmählich ihr ganzer Inhalt an seine ursprüngliche Stelle zurück; nach einem Tage hatte sich die verlagerte Masse bei 22° C im Licht um ein Zehntel ausgebreitet, nach zwei Tagen um ein Drittel, nach drei Tagen war die Zelle wieder vollkommen hergestellt. Starke allseitige Protoplasmabewegungen nahmen an der Restitution teil, durch die z. B. die verlagerten Gipskriställchen in verschiedenster Richtung durch die ganze Zelle geführt und schließlich nach ihrem alten Platz am Zellende gebracht wurden. Bei fünfmaliger Wiederholung des Versuches trat immer dieselbe Verlagerung und dieselbe Wiederherstellung der gestörten Struktur der *Closterium*-Zelle ein, am Licht fast ohne Verlangsamung der Restitutionsgeschwindigkeit von drei Tagen, im Dunkeln mit einer Verzögerung auf fünf Tage beim zweiten, auf zehn beim dritten Versuch. Wenngleich hier keine „Verwundung“ im gewöhnlichen Sinn vorliegt, so muß doch von einer Störung und Wiederherstellung der Form, von einer „Restitution“ gesprochen werden, und zwar bei *Closterium* von einer Totalrestitution, da der ganze Organismus in Mitleidenschaft gezogen wird.

Aber auch bei den Regulationen der zentrifugierten mehrzelligen Organismen wird man von einer Totalrestitution reden müssen, weil gewissermaßen jede Zelle für sich von der Störung betroffen wird und jede Zelle für sich (als Ganzes) die Störung ihrer Intimstruktur wieder ausgleicht. Die ganze gestörte Organisation ist, wie dies die Definition fordert, an der Restitution beteiligt. Von wenigen, gewissermaßen zufällig getöteten Zellen abgesehen, wurde bei keiner der 38 untersuchten Pflanzenarten, auch nicht bei Anwendung einer Schleuderkraft von 13 467 g., die Hautschicht von der Zellwand abgerissen; überall vollzog sich binnen verhältnismäßig kurzer Zeit die Wiederordnung innerhalb jeder Zelle. So wurden alle dichteren Inhaltsbestandteile in Zellen der Haare an den schwimmenden Laubblättern von *Salvinia natans* in das zentrifugale Zellende geworfen, wo sie ein Drittel des Zellraums einnahmen und nach fünf Stunden zurückkehrten, während die Zellinhalte der Laubblätter selbst in einem Viertel



des Zellraums zusammengedrängt wurden und sich nach einem Tag restituierten. Bei zentrifugierten ganzen Pflanzen von *Stellaria media* während 15 Minuten mit 5000 *g.* nahm der verlagerte Zellinhalt gar nur ein Achtel des Zellraums ein und kehrte nach fünf Stunden bei den wiedereingepflanzten Stellarien in seine alte Lage zurück, wobei die noch jungen Pflanzen ihr Wachstum fortsetzten. Das Ausschleudern des Nucleolus aus den Kernen der Wurzelhaare von *Zea Mays*, der Brennhaare von *Urtica dioica* und der Staubgefäßhaare von *Tradescantia virginica* hatte keine Nachteile für die Kerne, die zuweilen an die Stelle des stärksten Wachstums zurückkehrten, im übrigen ihre Teilungsfähigkeit bewahrten, trotzdem der Nucleolus im Plasma aufgelöst und im Kern nicht neugebildet wurde. Bei den Staubgefäßhaaren von *Tradescantia virginica*, die eine Verlagerung aller beweglichen Inhaltsbestandteile nach einstündiger Anwendung von 5000 *g.* zu einer dichten Masse im einen Zellende nach fünf Minuten unter starker allseitiger Plasmaströmung ausglich, vollzogen sich bei Schleuderkräften von 1107 *g.* und darunter während des Zentrifugierens noch Kernteilung und Wandbildung, wobei zuweilen Drehungen der Kernspindel bzw. Wandrichtung vorkamen.

Ohne Zweifel werden sich an diese Gruppe eigenartiger Formregulationen künftig noch andere Fälle anschließen.

### β) Partialrestitution.

Bei den Tieren wie bei den Pflanzen werden verlorengegangene Teile in der großen Mehrzahl der Fälle nicht durch den ganzen Organismus, sondern von einzelnen begrenzten Bezirken aus ersetzt. Es bestand von jeher das Bedürfnis, zwei ganz verschiedene Arten dieser „Partialrestitution“ auseinander zu halten, die häufig ohne genaue Definition als „Regeneration“ und als „Adventivbildung“ einander gegenübergestellt wurden. Das wichtigste unterscheidende Merkmal der beiden Gruppen ist wohl die Örtlichkeit der Neubildung; bei der einen wird die gestörte Struktur an derselben Stelle wiederhergestellt, bei der anderen erfolgt der Ersatz an fremdem Orte. Zu der ersten Art von Restitutionsen muß neben der „Regeneration“ auch die „Kallusrestitution“ gestellt werden, die man zum Teil den Adventivbildungen beigesellt, zum Teil häufig einfach als „Wundverschluß“ bezeichnet hat. Zweifellos erfolgt aber hier der ganzheiterhaltende Vorgang an

der Wundstelle selbst wie bei den echten Regenerationen, auch gibt es Übergänge zwischen beiden Restitutionstypen. Diese Gründe, wie auch andere, die sich aus der schärferen Analyse der Kallusrestitution ergeben, rechtfertigen ihre Zusammenfassung. Als gemeinsamer Name scheint mir das Wort *Reparation* am geeignetsten zu sein, das von Winkler (1913) für die adäquate Neubildung des Verlorenen von der Wundstelle aus vorgeschlagen wird. Eine Differenz besteht dabei höchstens in der Auffassung des Wortes „adäquat“, weil bei den Kallusbildungen stets noch ein Teil des restitutionsvermittelnden Gewebes erhalten bleibt, die Neubildung dem Entnommenen daher nicht völlig gleichartig ist.

In dem hier vertretenen Sinne würde *Reparation* am einfachsten als Ersatz der gestörten Struktur am normalen (= selben) Orte zu bezeichnen sein.

Den Ersatz an fremdem Orte durch das Wort „*Regeneration*“ auszudrücken, das Winkler (1913), und mit ihm neuerdings auch Jost (1913), für die Ersatzbildung durch Auswachsen vorhandener Anlagen oder „*adventive Neubildungen*“ vorschlägt, dürfte auf keinen Fall angehen, da dieser Terminus seit langer Zeit in anderem Sinne vergeben ist und seine Anwendung mit derjenigen in der zoologischen Literatur in Widerspruch stehen würde. Dagegen wäre hierzu wohl der Ausdruck *Reproduktion* geeignet, den Pfeffer (1904) in ganz ähnlichem Sinne gebraucht. Die *Reparation* in der hier gemeinten Bedeutung umfaßt „*Wiederbildung (Reparation)*“ und „*Neubildung*“ bei Jost (1913), die *Reproduktion* entspricht seiner „*Neuentfaltung*“.

Von dem heutigen Zustand der botanischen Terminologie gibt es wohl eine Vorstellung, wenn man sich klar macht, daß „*Regeneration*“ bei Küster (1916, S. 124) und Goebel (1908, S. 137) die Wiederherstellung der zerstörten Teile eines verwundeten Organs oder Organteils bedeutet, die *Kallusrestitution* mitumfaßt und als engeren Begriff die „*Restitution*“, die vollkommene Wiederherstellung des früheren Zustandes in allen Beziehungen einschließt, während „*Regeneration*“ bei Winkler (1913, S. 660) den Ersatz des Ausgeschalteten durch Auswachsen vorhandener Anlagen und *adventive Neubildungen* einschließlich der *Kallusrestitution* bezeichnet, der die Wiederherstellung von der Wundfläche aus als „*Reparation*“ gegenübersteht, als die beiden Unter-

arten der „Restitution“. So ist also „Reparation“ (Winkler) gleich „Restitution“ (Küster) und „Restitution“ (Winkler) gleich „Regeneration“ (Küster).

Wenn es gelänge, deutsche Ausdrücke in einheitlicher Verwendung als festliegende Fachausdrücke durchzusetzen, so würde sich Weiterbildung für Reparation und Neubildung für Reproduktion am besten eignen. Die Hauptsache aber ist die ganz scharfe Unterscheidung und die eindeutige Bezeichnung des gemeinten Sachverhalts. Die Fremdworte haben hier übrigens den sprachlichen Vorteil, daß sie eine adjektivische Verwendung und weitere Zusammensetzungen besser gestatten als die entsprechenden deutschen Worte.

### *I. Reparation (Wiederbildung).*

Der wesentliche Unterschied der beiden Formen der Reparation besteht darin, daß bei der Kallusrestitution ein besonderes Gewebe — das „Kallusgewebe“ — die Neubildung vermittelt und auch nach vollendeter Restitution wenigstens teilweise erhalten bleibt, während bei der Regeneration alle Ersatzgewebe im Regenerat vollständig aufgehen. Zur Regeneration sind bei Pflanzen im allgemeinen nur die meristematischen Gewebe, sowie noch nicht völlig ausdifferenzierte, gewissermaßen „embryonale“ Zellkomplexe imstande. Kallus dagegen wird nicht nur von Bildungsgeweben („Kambialkallus“), sondern wohl von sämtlichen Zellsystemen des pflanzlichen Organismus erzeugt; im letzteren Fall geht seiner Entstehung eine „Umdifferenzierung“ der bereits „fertigen“ Zellen voraus.

Außer der Örtlichkeit der Erzeugung haben Regeneration und Kallusrestitution auch in ihrem Entwicklungsgang sowie in ihrem Ergebnis für den Organismus viel Gemeinsames. Bei beiden steht einer vorbereitenden Phase eine Phase der Ausgestaltung durch Wachstum und Differenzierung gegenüber; durch beide können sowohl ganze Organe wie einzelne Gewebeteile — nur unter verschiedenen äußeren und inneren Bedingungen — ersetzt werden.

Es erscheint vom Gesichtspunkt der Ganzheitbeurteilung aus angemessen, diejenigen Reaktionen des Organismus, durch welche ein bloßer Wundverschluß, eine einfache „Vernarbung“ erzielt wird, ohne daß dabei eine dem Differenzierungsgrad der zerstörten Organisation entsprechende gestaltende Ersatzleistung zustande

kommt, nicht den Restitutionsen, sondern den Adaptationen oder morphologischen Anpassungen zuzurechnen, denn hier wird nur die Funktionsganzheit des Organismus erhalten, ohne daß die verlorene Struktur selbst wiederhergestellt wird. Die Bildung von Vernarbungsmembranen an verletzten Zellen, von oberflächlichen Zellwucherungen zur Bedeckung verwundeter Gewebe, die Kutikularisierung oder Verdickung bloßgelegter Zellwände und die Verkorkung der äußersten Zellschichten, die Thyllenbildung als Gefäßverschluß und schließlich auch die echte Korkbildung mittels eines neu entstehenden Phellogens sind Beispiele für solche nicht-restitutive Regulationen. Die verschiedene teleologische Wertigkeit von Vorgängen, deren Ergebnis für die vergleichende Morphologie oder Anatomie „dasselbe“, gleichwertig ist, zeigt sich besonders deutlich gerade bei der Korkbildung: die Anlage eines Korkes als Vernarbungsgewebe im Blattstiel vor dem Abfall des Blattes im normalen Entwicklungsgang der Pflanze ist überhaupt nicht regulatorischer, sondern harmonischer Natur; die Ausbildung von Kork ohne weitere restitutive Ausgestaltung bei Entfernung größerer Teile von Stamm, Wurzel oder Blatt stellt als bloßer Wundverschluß eine Adaptation, also eine Funktionsregulation dar; die Neuentstehung von Kork an Stelle von zerstörten, etwa abgeschälten Korkpartien gehört als Reparation zu den Formregulationen. Wenn man schon Ganzheitsbegriffe wie „Regulation“, „Restitution“, „Regeneration“, „Anpassung“ usw. überhaupt verwendet, so ist es unbedingt notwendig, daß man sie in scharfer begrifflicher Gliederung eindeutig verwendet. Gerade auf dem Gebiete der „Wundheilung“ der Phanerogamen, wo die Untersuchungen häufig vom praktischen Gesichtspunkt aus gemacht werden, vermißt man diese eindringende Analyse ebensowohl wie die Einheitlichkeit der Bezeichnungsweise.

### 1. Regeneration.

Die Örtlichkeit der Formbildungsvorgänge erlaubt — und erfordert — noch eine weitere Gliederung der Regenerationen. Wenn die Neubildung der mehrzelligen Organismen aus den der Wundfläche benachbarten Zellen unmittelbar entsteht, so daß die erste Phase ausschließlich als Zellteilungs- und Wachstumsgehehen am Wundrand — als „Sprossung“ — zu kennzeichnen ist, so soll von Sprossungsregeneration gesprochen werden.

Geht dagegen der Ersatz aus einer inneren Umdifferenzierung der im Bereich der Wunde übriggebliebenen — auch tiefer gelegenen — Gewebe hervor, ohne Beziehung zu den Vorgängen an der Wundfläche selbst, so mag dieser Reparationsvorgang Ersatzregeneration heißen. Bei der Sprossungsregeneration ist der Wundverschluß in das Wiederbildungsgeschehen unmittelbar einbezogen, bei der Ersatzregeneration sind beide Vorgänge voneinander unabhängig. Die Sprossungsregeneration ist nach allen bisherigen Erfahrungen auf irgendwie „embryonale“, noch nicht „ausdifferenzierte“ („fertige“, „erwachsene“) Teile des Organismus beschränkt: Meristeme aller Art und noch „junge“, „unerwachsene“ Organe sind ihr Ausgangspunkt. Die Ersatzregeneration kann auch an fertigen, differenzierten Zellen einsetzen; hierbei ist die erste Stufe der Regeneration ein Vorgang der „Umdifferenzierung“, des „Embryonalwerdens“ der ausgebildeten Zellen, dem bei der Ersatzregeneration von Meristemen eine Umordnung der vorhandenen Struktur (durch bestimmt gerichtete Zellteilungen) entspricht.

### 1\*. Sprossungsregeneration.

Die Entstehung und das Wachstum der beiden Hauptorgane des Pflanzenkörpers, des Sprosses und der Wurzel, geht von besonders geformten Meristemen, den „Vegetationspunkten“, aus, die vordersten (distalsten) Teile dieser Vegetationspunkte haben sich als regenerationsfähig erwiesen. Es erscheint zweckmäßig, diese Regeneration ganzer Vegetationspunkte als Organregeneration den übrigen Fällen gegenüberzustellen, wo nur bestimmte Teile eines oder mehrerer Gewebe — oder aber Zellen und Teile von Zellen bei niederen Pflanzen — neugebildet werden, und diese letzten unter der Bezeichnung Strukturregeneration zusammenzufassen.

#### aa) Organregeneration.

Regeneration eines Vegetationspunktes wurde zuerst für Wurzeln von Phanerogamen festgestellt. Die ersten Angaben über die Neubildung der abgetrennten Wurzelspitze finden sich bei Ciesielski (1872) und Prantl (1874); daß auch längshalbierte Wurzelvegetationspunkte regenerationsfähig sind, zeigte Lopriore (1896). Die genaueren Einzelheiten und die Bedingungen dieser Repara-

tionsvorgänge wurden durch die eingehenden Untersuchungen von Simon (1904) und Němec (1905) aufgedeckt. Danach findet echte Regeneration der Spitze bei schräg oder quer dekapitierten Wurzeln statt, wenn der Schnitt dem Vegetationspunkt sehr nahe liegt; dasselbe findet bei einer Reihe quer oder schräger Einschnitte von bestimmter Tiefe und bei Längsspaltungen statt; notwendig für die Auslösung der Regeneration ist das Perikambium. Mit dem Vegetationspunkt werden auch alle ihm zugehörigen Organisationsbestandteile, bei *Euphorbia* z. B. die Milchröhrenzellen, regeneriert. Die Hauptobjekte waren *Zea Mays* und *Vicia faba*.

Auf Grund der beiden letztgenannten Arbeiten lassen sich folgende Formen der Regeneration der Wurzelspitze unterscheiden:

1. Der neue Vegetationspunkt entsteht unmittelbar aus den Geweben des Pleroms („direkte Regeneration“, Simon).

2. Die Neubildung der Wurzelspitze vollzieht sich unter Beteiligung des Perikambiums und der anliegenden Periblem- und Pleromschichten, wobei wegen des Aussetzens der Teilungstätigkeit des inneren Pleroms eine Art „Kallusring“ entsteht, der nachträglich in das Regenerat einbezogen wird („partielle Regeneration“, Simon; „prokambiale Regeneration“, Prantl).

3. Die Restituierung der Spitze erfolgt nur an einem Teil der Wundfläche, meist wohl aus ernährungsphysiologischen Ursachen; so bei schräg dekapitierten Wurzeln an der äußersten Spitze des Wurzelstumpfes, bei querer Wundfläche auf der einen Seite, wenn die andere durch Gipsverband oder mehrfache Quereinschnitte geschädigt ist. Man könnte hier von „einseitiger Regeneration“ sprechen.

4. Ein kallusartiger Ringwulst mit einseitig entstehender Wurzelspitze bildet sich, wenn nach Querdekaptation eine Glasnadel ins Plerom gestoßen wird. Da der Ringwulst sich nicht völlig schließt und mit dem Regenerat nicht vollständig verschmilzt, so liegt hier ein Übergang von echter Regeneration zur Kallusrestitution vor.

Hierzu kommen nun weiter noch die Fälle von „Ersatzregeneration“, sei es in reiner Ausprägung oder in Verbindung mit Sprossungsregeneration.

Wie die Unterscheidung dieser Typen eine wichtige Vorarbeit für die künftige allgemeine Einteilung der Regenerationen dar-

stellt, so liefern die Untersuchungen von Simon und Němec auch Material für eine Gliederung des Regenerationsverlaufs. In seiner eingehenden Analyse der tierischen Regenerationserscheinungen (1901) hatte Driesch zwei Hauptphasen unterschieden, „Anlage“ und „Ausgestaltung“, denen sich als dritte die des „allgemeinen Wachstums“ anschließt. Die erste umfaßt vorwiegend Zellteilungsvorgänge und liefert ein ziemlich indifferentes Bildungsmaterial; die „Anlage“ soll ein harmonisch-äquipotentielles System darstellen oder sich aus mehreren solchen Systemen zusammensetzen. Die Phase der Ausgestaltung ist in der Hauptsache durch Differenzierungsvorgänge gekennzeichnet. Für die Pflanzen liegen die Verhältnisse nun insofern anders, als die Regeneration nicht von „fertigen“ Geweben ausgeht, die eine Umdifferenzierung erfordern, sondern an meristematischen Geweben, bei der Organregeneration an Vegetationspunkten, stattfindet. Ein äquipotentielles System ist hier schon gegeben, — freilich ein „offenes“, kein „geschlossenes“ wie bei den Tieren. Die Phase der „Anlagebildung“ kann daher ganz fehlen, wie neben Simon auch Linsbauer (1915) hervorhebt, oder doch wesentlich verkürzt sein. Simon und Němec geben folgende Einteilung des Regenerationsverlaufs:

1. Phase: Folgen des Wundschocks und Auslösung der Regeneration („Reaktionszeit“, Simon).

2. Phase: Nach Simon durch Längsteilungen im Perikambium gekennzeichnet, die Němec nicht regelmäßig fand, nach Němec durch Ausbildung der provisorischen Wurzelhaube und ihre Abgrenzung. Hier geht ferner die eventuelle Anlage des „Statozytenkomplexes“ vor sich und die Bildung einer neuen Epidermis in der Rinde.

3. Phase: Definitive Ausgestaltung (Simon), charakterisiert durch die Anlage einer neuen Initialgruppe.

Auch hier gehen also vorbereitende Stufen der eigentlichen Ausgestaltung voran; eine größere Annäherung an das Driesche Schema scheint mir da vorzuliegen, wo bei Spaltungen des Vegetationspunktes neben der Sprossungsregeneration eine Umgestaltung des intakt gebliebenen Teiles notwendig wird.

Wie bei den meisten tierischen Regenerationen schreitet der Regenerationsvorgang in distal-proximaler Richtung fort (Anlage der „provisorischen Wurzelhaube“).

Auch bei den Pteridophyten kommt, wenn auch augenschein-

lich nicht sehr häufig, wie die negativen Ergebnisse von Němec zeigen, eine Restitution der Wurzelspitze vor; Bruchmann (1905) beschreibt diesen Vorgang bei *Selaginella Kraussiana* nach geringer Abtragung.

Regeneration des abgeschnittenen Sproßvegetationspunktes bei *Populus* gibt Reuber (1912) an.

Regeneration gespaltener Sproßvegetationspunkte beschrieb zuerst Lopriore (1895) bei *Helianthus annuus*, *Acer Pseudoplatanus* und *Vitis vinifera*. Aus der ausführlichen Darstellung der von Peters (1897) untersuchten Reparationserscheinungen bei *Helianthus annuus* scheint hervorzugehen, daß bei den vor Anlage des Köpfchens verletzten Pflanzen eine Regeneration der beiden gespaltenen Vegetationspunkthälften in enger Verbindung mit Kallusrestitutionsen der schon differenzierten Gewebe vorliegt. Die Angaben von Peters und Reuber sind durch die neueren Untersuchungen von Linsbauer (1915) einigermaßen zweifelhaft geworden. Höchstwahrscheinlich handelt es sich nicht um Sprossungs-, sondern um Ersatzregeneration. Auch die seitliche Regeneration gespaltener Sproßspitzen, die Karzel (1924; die Untersuchung stammt aus den Jahren 1908/09) besonders bei *Acer pseudoplatanus* und *Plectranthus fruticosus* beschreibt, ist schwer zu beurteilen, da die Untersuchung nur auf sehr spätem Stadium abgeschlossener Regeneration erfolgte. Alle diese seitlichen Regenerationen an Sproß- oder Wurzelspitzen sind wohl am zweckmäßigsten in eine Gruppe der Strukturregenerationen einzuordnen, soweit nicht Begleiterscheinungen der „Ersatzregeneration“ vorliegen.

Einige Angaben mögen noch erwähnt werden, deren Eingliederung als Organregeneration durch Sprossung aber wenig gesichert erscheint. Nach Goebel (1905a) wird der Vegetationspunkt der wurzelähnlichen *Dioscorea*-Knollen, die nach Goebel aber blattlose Auswüchse der Sproßachsen darstellen und diesen näher stehen, nach Abtragung regeneriert. Bei *Pelargonium zonale* treten nach Entfernung aller Vegetationspunkte an den Stellen, wo die Achselknospen der Blätter entfernt sind, stets neue Sproßvegetationspunkte auf, die aber nicht aus dem ganzen Stummel der entfernten Knospe hervorgehen (Goebel 1908, S. 138). Ob bei *Dioscorea* und *Pelargonium* Regeneration oder Kallusrestitution vorliegt, läßt sich bei dem Fehlen genauer histologischer Angaben



schwer entscheiden. Ob die Restitution eines Vegetationspunktes bei *Cyclamen* (Winkler 1902) als Regeneration bezeichnet werden kann, ist mir gleichfalls zweifelhaft.

Die von Massart (1899) beschriebene Vernarbung und Regeneration von „Vegetationspunkten“ bei mehrschichtig-thallosen Rhodophyceen (*Polyides lumbricalis*, *Gigartina mammilosa*, *Chondrus crispus*) und bei Phäophyceen (*Fucus*-Arten, *Pelvetia canaliculata*, *Halidrys siliquosus*, *Ascophyllum nodosum*) ist offenbar in erster Linie eine Strukturregeneration, eine Ausbildung von Randelementen des Thallus; die Vegetationspunkte, welche meist in der ganzen Ausdehnung der Wundfläche, bei *Fucus serratus* jedoch nur an den Nerven entstehen, bilden sich offenbar erst nachträglich im Regenerationsgewebe aus. Man könnte also von einer Verbindung von Organ- und Strukturregeneration sprechen.

#### bb) Strukturregeneration.

Die einfachsten Verhältnisse finden sich bei Algen und Pilzen.

Membranbildung an plasmolysierten Algenprotoplasten (*Spirogyra*, *Zygnema*, *Mesocarpus*, *Oedogonium*, *Vaucheria*, *Chaetophora*, *Stigeoclonium* und *Cladophora*) sowie an Blattzellen von *Funaria*, an Prothallien von *Gymnogramme* und an Blättern von *Elodea canadensis* hat Klebs (1888) in 10—20proz. Rohrzuckerlösungen festgestellt; die Kultur geöffneter *Vaucheria*-Schläuche in 1proz. Rohrzucker mit Kongorot zeigte, daß die neue Wandbildung nur da erfolgte, wo die Berührung des Plasmas mit der alten Wandfläche völlig unterbrochen war. Eine Reihe von experimentellen Arbeiten über Zellhautbildung haben sich an diese Untersuchung angeschlossen (z. B. Palla 1890, Acqua 1891, Townsend 1897, Mann 1906, Palla 1906).

Besonders reichhaltig ist die Literatur über die Regeneration bei Siphoneen, vor allem bei *Vaucheria*, *Caulerpa* und *Bryopsis* (Hanstein 1872, 1880, Noll 1888, Klemm 1893, 1894, Küster 1899, Winkler 1900a, Prowazek 1901, 1907, Janse 1906, 1908, Figdor 1910). Auf die von Mirande (1913) beschriebene „fraktionierte Wundheilung“ bei *Caulerpa prolifera*, bei der eine erste Vernarbungsmembran den an der Wundfläche entstandenen Koagulationspfropf abtrennt, eine später sich bildende zweite den unter dieser degenerierenden Zellinhalt von dem gesund bleibenden Plasmateil scheidet, hat Küster (1925) hingewiesen.

Daß *Bryopsis mucosa* den apikalen Fiederteil und die basalen Rhizoiden nicht nur an normaler Stelle regeneriert, sondern unter bestimmten Bedingungen auch in umgekehrter Richtung (Winkler 1900a), wird wohl ebensowenig als „Heteromorphose“, als Restitution eines andersartigen Organs bezeichnet werden dürfen, wie dies meist geschieht, als die entsprechende Umkehrung der Polarität bei *Dasycladus clavaeformis* (Wulff 1910), deren Regenerationsvermögen durch Figdor (1910) bekannt ist, sondern als eine Verbindung von Regeneration und Adaptation. Mit der Regeneration eines antennenähnlichen Gebildes an Stelle eines mit dem Stielganglion entfernten Auges bei Krebsen (Herbst 1899), dem zoologischen Musterfall der „Heteromorphose“, lassen sich diese Polaritätsumkehrungen nicht in Parallele stellen. Das Wort „Heteromorphose“ hat freilich seine Bedeutung in der Entwicklungsphysiologie gewechselt; Loeb (1893) hat es ursprünglich auch für Polaritätsumkehr bei Polypen verwendet. Die heutige Benutzung zur Bezeichnung der Restitution eines andersartigen Organs dürfte aber die zweckmäßigste sein.

Die Restitution von Fadenalgen (*Cladophora*, *Trentepohlia*, *Ectocarpus*, *Cephaleuros*, *Antithamnion* u. a.) durch Austreiben der Nachbarzelle der verletzten und absterbenden, welche Massart (1898) in einer Reihe von Beispielen beschreibt, läßt sich ebenso gut als Regeneration wie als Adventivbildung (also als Reproduktion) auffassen, weil der Begriff der „Wundstelle“ hier schwer faßbar ist; zweifellos reagieren auch bei den Regenerationen höherer Pflanzen die den verletzten benachbarten Zellen, andererseits aber könnte man bei diesen, zum Teil wenigzelligen Algen geltend machen, daß die Reaktion nicht von der eigentlichen Wundstelle in der verletzten Zelle ausgeht. Man darf nie übersehen, daß alle unsere wissenschaftlichen Begriffe, gerade weil wir sie eindeutig festlegen müssen, der unendlich vielgestaltigen Gegebenheit gegenüber sich immer wieder als viel zu arm herausstellen, daß immer wieder Fälle auftreten, welche bei der Schaffung jener Begriffe nicht vorauszusehen waren und welche sich zunächst einer klaren Fassung widersetzen. Darin liegt aber kein Einwand gegen die logische Untersuchung der naturwissenschaftlichen Begriffe, sondern ein Beweis für ihre Notwendigkeit.

Zahlreiche Fälle von Regeneration bei Rhodophyceen (*Delesseria*, *Polysiphonia*, *Ceramium*, *Plocamium*, *Rhodymenia*, *Poly-*

ides, *Gigartina*, *Chondrus*) und Phäophyceen (*Laminaria*, *Himantalia*, *Fucus*, *Pelvetia*, *Halidrys*, *Ascophyllum*) finden sich in derselben Arbeit von Massart. Seine Angaben werden ergänzt und berichtigt durch die Untersuchungen von Tobler bei *Bornetia* und *Griffithsia* (1903), bei *Polysiphonia* (1906) und *Myriomonema* (1908) sowie von Setchell (1905) und Killian (1911) bei *Laminaria*. Im allgemeinen handelt es sich überall um eine Wiederherstellung der Randelemente in ihrer ursprünglichen Gestalt durch Aussprossung und Differenzierung der freigelegten tieferen Gewebepartien. Eine Regeneration auf ganz früher Entwicklungsstufe, eine Art embryonaler Regeneration, hat Kniep (1907) an zweigeteilten Eiern von *Fucus* festgestellt; an Stelle der abgetöteten „Rhizoidenzelle“ bildet die andere Zelle Rhizoiden aus, durch deren Teilung sonst nur der Thallus hervorgegangen wäre. Eingehende Untersuchungen hat Zimmermann (1923) über die Restitution bei der Braunalge *Sphacellaria fusca* angestellt, die epiphytisch als „Ebbepflanze“ an Klippen Helgolands wächst. Bei Zerstörung der Scheitelzelle (die selbst nicht restitutionsfähig ist) bildet die darunterliegende „Ganzsegmentzelle“ eine neue Scheitelzelle unter rascher Neubildung von Fucosanblasen und Verkleinerung der Zellsaftvakuolen sowie Vorwölbung der Apikalwand. Ebenso bilden die auf diese folgenden „Halbsegmentzellen“ nach Bloßlegung neue Scheitelzellen, nach ihrer ersten Teilung allerdings meist nicht am oberen Ende, sondern an einer quellenden Seitenwand als „Seitensprosse“ quer zur Sproßrichtung. Dabei bestimmt die Wachstumsrichtung bei der Scheitelzellbildung (die „physiologische Polaritätsachse“) die Richtung der vom Zentriol ausgehenden auffälligen Strahlungsfigur, die aus gelreicheren Plasmawänden besteht, und auf der (als der „morphologischen Polaritätsachse“ der Zelle) wiederum die Richtung der neuen Zellwand senkrecht steht; denn der beginnenden apikalen Restitution in Halbsegmentzellen mit geteiltem Zentriol folgt eine Drehung der Strahlungsachse um  $90^\circ$ , so daß Querteilung der Zelle erfolgen kann. Sowohl die oben gekennzeichnete Schwierigkeit der Abgrenzung gegen die „Adventivrestitution“ besteht hier, als — wie bei jeder Restitution von Scheitelzellen bei Thallophyten und Gefäßkryptogamen — diejenige der Abgrenzung gegen „Organregenerationen“, weil keine scharfe Grenze zwischen den mehrzelligen „Vegetationspunkten“ und „Scheitelzellen“ ge-

zogen werden kann. Daß bei *Sphacellaria* bei Verletzung am basalen Ende rhizoidartige Restitutionsprodukte entstehen, und daß isolierte Zellen eine apikale und eine basale Scheitelzelle erst nach einer Folge von Zellteilungen herstellen, mag noch erwähnt werden.

Eine der einfachsten Strukturregenerationen bei Pilzen ist an *Phycomyces nitens* von Köhler (1907) festgestellt, wo abgeschnittene Lufthyphen sich mit einer Vernarbungsmembran abschließen, aus der Prolifikationen aussprossen; man könnte hier von einer Art Übergang zur Kallusrestitution sprechen.

Das bekannteste Beispiel der Regeneration bei Pilzen ist wohl die Ergänzung des abgeschnittenen Hutes bei jungen Fruchtanlagen von *Coprinus* (*stercocarius*, *ephemerus* usw.), die schon von Brefeld (1877) festgestellt, von Köhler (1907) und Weir (1911) bestätigt und genau untersucht wurde. An der Wundstelle treten Hyphensprossungen auf, welche sich zur neuen Fruchtkörperanlage zusammenschließen, zum Schluß aber mit dem Rest des alten Fruchtkörpers zu einem einheitlichen Gebilde verschmelzen können. Von allen drei Forschern wird Wert auf die Feststellung der Tatsache gelegt, daß jede beliebige Zelle von Hut und Stiel innerhalb des Gewebeverbandes imstande ist, einen neuen Fruchtkörper zu erzeugen; es liegt also in der jungen Fruchtkörperanlage von *Coprinus* ein äquipotentielles System, und zwar ein komplex-äquipotentielles in der Sprache Drieschs vor (wie beim Kambium höherer Pflanzen), wo jede Einzelheit das Ganze erzeugen kann.

Genau unterrichtet sind wir über die Regeneration des Champignons durch die Arbeit von W. Magnus (1906). Der Fruchtkörper von *Agaricus campestris* ist danach im Jugendzustand — nicht aber im allerersten Entwicklungsstadium — regenerationsfähig. Geringe Verletzungen werden leicht ausgeheilt. Geht der Schnitt bis zur Hymenialschicht, so bildet sich ein Wundgewebe aus lockeren, rein weißen Hyphen, das zum Ausgangspunkt aller weiteren Restitutionsen wird und zu dessen Herstellung alle inneren Gewebeteile befähigt sind. Neubildungen der Hymenialschicht entstehen nur im Anschluß an noch vorhandene Teile derselben. Auch ist sie das erste, was bei der Regeneration ausdifferenziert wird; in Abhängigkeit von ihrer Ausbildung legen dann die regenerierenden Hyphen sich zur fortwachsenden Schneide des „Vegetationsrandes“ zusammen. Nur für die übrigen Gewebe

des Hutes, nicht aber bezüglich des Hymeniums, kann daher von einem äquipotentiellen System gesprochen werden.

Die Reparationen im Fruchtkörper von *Stereum hirsutum* (Goebel 1903), die selbst sofort wieder zur Hymeniumbildung übergehen, möchte Goebel nicht als echte Regeneration auffassen, weil die Zonenbildung der neuen Teile sich derjenigen der alten nicht direkt anschließt (vgl. auch Goebels Organographie II, 2. Aufl., 1915—18, S. 454). Maßgebend für die Auffassung als Regeneration dürften die Tatsachen der Entstehung an der Wundfläche und die völlige Verwandlung in einen Fruchtkörperteil sein; die Inkongruenzen bezüglich der Zonenbildung finden eine Analogie in jenen tierischen Regenerationen, bei welchen das Regenerat gemäß der Barfurthschen Regel auch auf einer schiefen Schnittfläche senkrecht steht, also in anormaler Richtung zum Gesamtkörper. Wenn auch in diesem Falle häufig ein nachträglicher Ausgleich durch Wachstumsregulationen stattfindet, der bei dem Pilz nicht möglich ist, so liegen doch die Verhältnisse im Grunde entsprechend, und auf zoologischer Seite hat man noch keine Veranlassung gefunden, diese Neubildungen nicht als Regenerationen aufzufassen.

Die Ergänzung der abgeschnittenen weißen Spitzen an jungen Exemplaren von *Xylaria arbuscula* (Köhler 1907) und am Stroma von *Xylaria hypoxylon* (Freeman 1909) durch Hyphensprossung an der Wundfläche ist gleichfalls als Strukturregeneration aufzufassen, da sie ihres erheblich einfacheren Baues wegen mit den Vegetationspunkten der Gewebepflanzen nicht in Parallele gestellt werden können.

Eine Regeneration der schwarzen Rinde der Sklerotien von *Coprinus* vom Mark her wird von Brefeld (1877) und de Bary (1894) beschrieben. Weitere Beispiele für Strukturregeneration bei Pilzen finden sich in der Arbeit von Massart (1898), so die regenerative Ausheilung oberflächlicher Wunden bei *Trametes gibbosus* und *Polyporus versicolor* durch Hyphensprossung und die regenerative Rindenbildung an Sklerotien von *Ganoderma lucidum*; auch Flechten zeigen diese Form der Reparation, die bei *Umbilicaria pustulata* noch durch Sporidienbildung längs der Wunde kompliziert wird. Weitere Angaben finden sich in der erwähnten Arbeit von Köhler (1907).

Bei den Moosen kommt als Hauptbeispiel die Regeneration

verletzter Laubmoosbrutkörper von *Eriopus* und *Drepanophyllum* (Correns 1899) in Frage. Der Ersatz der *Marchantia*-Rhizoiden durch Auswachsen einer Nachbarzelle (Kny 1880) läßt sich vielleicht als Grenzfall zwischen Regeneration und Adventivbildung bezeichnen. Bei der von K. Müller (1856) beschriebenen teilweisen Reparatur des Blattes von *Bryum Billardierii*, die in der Literatur zuweilen erwähnt wird, ist nicht zu erkennen, ob Sprossungs- oder Ersatzregeneration vorliegt; da es sich überdies nicht um ein Versuchsergebnis, sondern um eine zufällige Beobachtung an Herbarmaterial handelt, dürfte der Fall bei seiner Vereinzlung ziemlich zweifelhaft sein.

Bei den Farnen ist Sprossungsregeneration mehrfach bekannt geworden. Längsgespaltene Polypodiaceenprothallien regenerieren im vorderen Teil den Vegetationspunkt (Goebel 1898); ebenso wird die bei Farnen längere Zeit „embryonal“ bleibende Spitze der Blattspreite von *Polypodium (pustulatum, Heraclium)* nach Goebel (1902, 1908) und von *Scolopendrium* nach Figdor (1906) regeneriert. Bei dem letzten Farn tritt eine Gabelung des Blattvegetationspunktes nicht nur bei seichtem Medianschnitt, sondern auch bei einfacher Dekapitation auf, was Figdor auf eine Spaltung des meristematischen Gewebes infolge verschiedener Gewebespannung zurückführt. Da es sich hier nicht um Neubildung weggenommener ganzer Vegetationspunkte, sondern um ihre Ausbesserung nach Verletzungen handelt, so wurden diese Fälle, die sich der unten sogleich zu erwähnenden „Seitenregeneration“ anschließen, als Strukturregenerationen aufgefaßt. Auf die Regeneration bei Marattiaceen durch Zellteilung an der Wundfläche (Massart 1899) mag noch kurz hingewiesen werden.

Bei den Phanerogamen kann man drei Gruppen von Strukturregenerationen unterscheiden.

Die erste, einfachste Art stellt die Regeneration von Zellteilen dar, wie sie in der Wandbildung isolierter Protoplasten oder in der Bildung einer neuen Haarspitze bei den Brennhaaren von *Urtica dioica* (Küster 1903, weitere Angaben 1925) gegeben ist.

Bei der zweiten handelt es sich um Formbildungsvorgänge im Bereich von Meristemen, insbesondere eines Vegetationspunktes. Hierher gehört die von Němec (1905) beschriebene „Seitenregeneration“ an Wurzelvegetationspunkten, welche zu einer Ergänzung — nicht etwa Neubildung — derselben führt; es handelt

sich um Restitution einer in Plerom, Endodermis, Perikambium und Epidermis gegliederten Rinde an seitlichen Wunden. Auch die von demselben Autor beschriebene Wundheilung mittels eines „keilförmigen Gewebes“ bei nicht zu tiefen Einschnitten an Wurzelvegetationspunkten gehört hierher. Auf die schon besprochene seitliche Regeneration gespaltener Sproßspitzen (s. o. S. 185) sei nochmals verwiesen.

Bei der dritten Gruppe handelt es sich um Strukturregenerationen an noch jungen, unerwachsenen, aber immerhin weitgehend differenzierten Organen, meist um solche in unmittelbarer Nähe eines wachsenden Vegetationspunktes. Eine teilweise Regeneration junger Blätter und Blattstiele in der Nähe des Vegetationspunktes von *Helianthus annuus* hat Lopriore (1895, auch 1905) als erster beschrieben (ähnliche Angaben neuerdings bei Karzel [1924] bei *Acer pseudoplatanus*); genauere Schilderungen des Regenerationsverlaufs bei derselben *Helianthus*-Art durch Peters (1897) und Kny (1905) zeigen sehr verwickelte Restitutionsvorgänge, bei denen neben Organ- und Strukturregeneration auch Strukturkallusbildungen vorkommen sollen. Durch die Untersuchungen Linsbauers (1915) ist überhaupt zweifelhaft geworden, ob hier Strukturregenerationen vorliegen, oder ob die Bildungsgewebe des regenerierten „Ersatzvegetationspunktes“ für die Neubildungen verantwortlich zu machen sind. Epidermisregeneration an den Wundkanten von *Polygonum cuspidatum* berichtet Peters (1897), und Massart (1898) beschreibt die Regeneration einer typischen Epidermis mit Haaren an jungen Blättern von *Lysimachia vulgaris*. Kaßner (1910) hat die Regeneration der Epidermis aus hochdifferenziertem Gewebe jugendlicher Organe zum Gegenstand einer ausführlichen Arbeit gemacht und bei *Quercus*, *Ulmus*, *Populus*, *Carya*, *Viburnum*, *Abies*, *Tilia*, *Vicia*, *Fuchsia*, *Osteospermum* und *Allium* festgestellt; Haarbildungen auf der regenerierten Epidermis fanden sich nur bei *Ulmus* und *Vicia*. Bei *Carya glabra* beobachtete Kaßner die Neubildung der bei dieser Juglandacee von allen Blatteilen am längsten meristematisch bleibenden Blattspitze und der benachbarten Zähne des Blattrandes. Während eine Beteiligung der unverletzten Epidermis an solchen Regenerationen meist unterbleibt, beschreibt Shoemaker (1911) die Ausbildung einer Lage von Spiralzellen durch tangentielle Teilung der einschichtigen Epidermis in den An-

theren von *Hamamelis virginiana* nach örtlicher Zerstörung der Spiralzellenschicht. Pischinger (1902) machte echte Regeneration bei den Keimblättern von *Streptocarpus* und *Monophyllaea* — möglicherweise neben Kallusbildungen — wahrscheinlich, die dann von Figdor (1907) einwandfrei nachgewiesen wurde; dieser zeigte, daß ein Ersatz der Spreite des längsgespaltenen Assimilationsapparates bei *Streptocarpus Wendlandi* und *Monophyllaea Horsfieldii*, der sich aus dem großen Keimblatt und dem sekundären laubblattähnlichen Zuwachs zusammensetzt, aus Zellen stattfindet, die noch meristematisch genannt werden können (vgl. auch Goebel 1908).

Einwandfreie Belege einer Sprossungsregeneration aus völlig differenzierten Geweben scheinen nicht vorzuliegen. Auch die Bildung von Keulenhaaren aus Epidermiszellen, die an die durch Abbürsten der Blattfläche bei *Pelargonium zonale* geschädigten einzelligen Haare angrenzen (Haberlandt 1921c [1923]), sind nur an den Spreiten junger Blätter beobachtet, ebenso das Auswachsen epidermaler Nebenzellen vollkommen absterbender, mehrzelliger Haare zu haarartigen, ebenfalls mehrzelligen Schläuchen, die in den Hohlraum des alten Haars hineinwachsen, nur für jüngere, noch unausgewachsene Blütenstände derselben Pflanze. Bei Haaren an älteren Organen von *Coleus Rehmeltianus*, *C. hybridus*, *Saintpaulia ionantha* und *Pelargonium zonale* beschreibt Haberlandt nur Zellteilungen ohne eigentliches regeneratives Auswachsen.

## 2\*. Ersatzregeneration.

Bei der Ersatzregeneration geht die Neubildung zwar auch von der Wundstelle aus, aber nicht durch Teilung und Auswachsen der unmittelbar oberflächlich gelegenen Zellen der Wunde. Die Restitutionsvorgänge sind daher hier stets von einer mehr oder minder tiefgreifenden Umordnung und Umgestaltung des Ausgangsmaterials begleitet. Auch hier kann Organ- und Strukturregeneration auseinander gehalten werden.

### aa) Organregeneration.

Dieser Typus der Regeneration wurde zuerst von Némec in seiner Arbeit über die Regeneration der Wurzelspitze (1905) beschrieben. Es handelt sich um diejenigen Reparationsvorgänge, die er als „interkalare“ Regeneration bezeichnet. In gewissen



Fällen bildet sich der neue Vegetationspunkt nicht durch Sprossung von der Wundfläche aus, sondern mitten im darunterliegenden unverletzten Gewebe. Dabei stellt ein Teil der Zellen die Teilungstätigkeit ein und hypertrophiert, während andere in lebhaftere Teilungen eintreten, deren Richtung und Aufeinanderfolge von der normalen durchaus abweicht, die aber in bestimmter räumlicher und zeitlicher Ordnung so verlaufen, daß trotz der Verschiedenartigkeit der Wunde ein radiäres Transversalmeristem entsteht. Die anormal erfolgenden Zellteilungen führen also eine völlige Umordnung der Gewebe der Regenerationsgrundlage herbei. Diese Regenerationsform findet sich bei genügend tiefen Einschnitten von schräg oben, mögen sie nun einzeln oder von zwei entgegengesetzten Seiten in gleicher Höhe erfolgen, ferner bei Ringelschnitten. Auch zwischen zwei selbständig entstandenen Regeneraten kann auf diese Weise interkalar eine dritte Anlage entstehen, die dann mit den beiden anderen zu einem einheitlichen Vegetationspunkt verschmilzt.

In ähnlicher Weise scheint bei den meisten Monokotylen und Dikotylen die Regeneration des Sproßvegetationspunktes vor sich zu gehen. Nach den Untersuchungen Linsbauers (1915) findet nach den verschiedensten Eingriffen (Stichen, Längseinschnitten und Querschnitten) an den Sproßvegetationspunkten der Keimlinge von *Helianthus* und *Phaseolus* und des Rhizoms von *Polygonatum* keine Sprossung am Wundrand statt, sondern ein bloßer Wundverschluß durch „Kallusbildung“, während der übriggebliebene Teil des Vegetationspunktes (oberhalb der jüngsten Blattanlagen) sich zu einem „Ersatzvegetationspunkt“ durch bestimmte gerichtete Zellteilungen umgestaltet. Dabei stehen die neuen Initialen nicht in genetischem Zusammenhang mit denen des verletzten alten Vegetationspunktes; so gehen die neuen Plerominitialen aus Abkömmlingen des ursprünglichen inneren Periblems hervor.

In beiden Fällen äußert sich der besondere Charakter dieses ganzheiterhaltenden Vorganges in der veränderten Teilungsrichtung der Zellen, die eine ganz andere Rolle innerhalb des neugebildeten Vegetationspunktes spielen, als dies im ursprünglichen der Fall gewesen wäre. In der Ordnung der einsetzenden Zellteilungsvorgänge tritt die Ganzheitbeziehung zutage.

Regeneration durch Ersatzvegetationspunkte vermutet auch

Karzel (1924) bei einigen Pflanzen von *Plectranthus fruticosus* mit gespaltener Sproßspitze, wobei der neue Vegetationspunkt aus Meristemresten des alten angelegt worden sei. Auch die wiederholten Restitutionsen von Vegetationspunkten bei Keimspossen (z. B. bei Arten von *Beta*, *Dianthus* und *Lactuca*) nach Entfernung des ursprünglichen Keimsposses und der zunächst austreibenden Achselknospen, wie sie Wagner (1918) beschreibt, machen den Eindruck, daß hier Ersatzregeneration aus dem unter der Wunde liegenden unverletzten Gewebe vorliegt. Die Beobachtung Wagners, daß es gegenüber den regenerationsträgeren Keimlingen der Arten mit großen, kräftigen, reservestoffreichen Kotyledonen gerade die ebengenannten Arten mit zarten, zum Teil überhaupt nicht speichernden Keimblättern sind, die eine fast unerschöpfliche Regenerationsfähigkeit zeigen, scheint mir von besonderer Bedeutung in kausaler Hinsicht zu sein. Denn sie spricht deutlich gegen die von Loeb durch Experimente an *Bryophyllum calycinum* belegte Anschauung (1920, 1922; zusammenfassende Darstellungen 1923, 1924), daß die Regenerationsfähigkeit in quantitativer Beziehung einfach durch die Menge der während des Experiments verfügbaren oder neugebildeten Stoffmengen bestimmt werde, einer Hypothese, der auch schon Reed (1923) auf Grund von Versuchen an *Bryophyllum calycinum* gegenübertrat.

#### bb) Strukturregeneration.

Hierher gehören wohl sehr viel mehr Fälle von Restitution, als sich aus der vorliegenden Literatur mit Sicherheit erkennen läßt. Leider war Fragestellung und Methode vieler Arbeiten auf diesem Gebiet, besonders der zu praktischen Zwecken unternommenen, nicht dazu angetan, das Augenmerk der Untersucher auf die für die Analyse der Vorgänge wichtigen Tatsachen zu lenken. Die hier vorgeschlagenen Unterscheidungen lassen sich daher auf eine Anzahl von Arbeiten deshalb nicht anwenden, weil die hierfür notwendigen Angaben fehlen.

Nach dem Verlauf der Restitutionsvorgänge kann man zwei Arten von Strukturersatzregenerationen unterscheiden; bei der ersten geht die Regeneration von meristematischem Gewebe aus, bei der zweiten von Dauergeweben.

Zum Typus der ersten „meristematischen“ Strukturregeneration kann man vielleicht die als „Bekleidung“ bekannte Art der

Wundheilung bei Waldbäumen stellen (vgl. z. B. Hartig 1900). Das gegen Verdunstung hinreichend geschützte Kambium wird zum Ausgang der Ersatzbildung bei Rindenverletzungen. Seine langgestreckten Zellen bilden durch Querteilung ein parenchymatisches Vernarbungsgewebe, das im Anschluß an den alten Holzkörper Holzzellen erzeugt (wegen der Kurzzeitigkeit und des Mangels bzw. der Armut an Gefäßen als „Wundholz“ gekennzeichnet), während seine äußersten Schichten eine Epidermis und ein parenchymatisches Rindengewebe ausbilden und darunter eine neue Bastregion entsteht, an deren Innenseite sich ein teilungsfähiges Kambium erhält. Bei Vertrocknung der Zellen des Kambiumringes kann die „Bekleidung“ auch vom Markstrahlkambium ausgehen. Primär-regulatorisch (im Sinne von Driesch) kann dieser Vorgang deshalb nicht genannt werden, weil die Kambiumzellen anderes liefern, als sie normalerweise getan haben würden. Als Regeneration kann er freilich nur gelten, wenn alle Abkömmlinge des Kambiums in der Ersatzbildung aufgehen, im anderen Fall läge eine Strukturkallusbildung vor; um eine solche handelt es sich wohl auch bei anderen hier vermutungsweise eingereihten Beispielen.

Wenn die Strukturregeneration in Dauergeweben einsetzt, so muß der Ersatzbildung eine Umdifferenzierung vorhergehen. Der häufigste Fall dürfte wohl der sein, daß durch diese Umdifferenzierung ein Meristem entsteht. Dieses Meristem (Kambium, Phellogen) erst erzeugt dann die fehlenden Gewebe. Diese Art der Strukturregeneration, bei der die Entstehung eines Meristems aus Dauergewebe die Hauptsache darstellt, mag als „mittelbare“ Strukturregeneration von der „unmittelbaren“ unterschieden werden, bei der sich die Zellen ohne Vermittlung eines besonderen Bildungsgewebes direkt zu den Restitutionsprodukten umdifferenzieren.

Die häufigste Form der mittelbaren Strukturregeneration ist die Kambiumbildung. In seinen eingehenden Untersuchungen (1892, 1908) hat Vöchting die in Bertrands „Loi des surfaces libres“ (1884) ausgesprochene Tatsache der Ausbildung eines Meristems („Zone génératrice“) unter freien Oberflächen bestätigt und erweitert. Er zeigte, daß bei dem der künstlich gesetzten Oberfläche parallel entstandenen Kambium die Phloembildung der Oberfläche zu, die Xylembildung entgegengesetzt gerichtet ist. Für die Runkelrübe (1892) konnte er nachweisen, daß die Kambium-

bildung nicht nur an der organischen Außenseite eines aus dem Zusammenhang gelösten Gewebekörpers, sondern auch, wenn gleich schwieriger, an den Radial- und Innenwänden vor sich geht. Bei der Regeneration des Kohlrabi (1908) spielt die Kambiumrestitution gleichfalls eine große Rolle. Das an die Oberfläche verlegte Mark des Kohlrabi bildet mit Hilfe des Kambiums unter der Wundfläche kollaterale Bündel, während es sonst nur konzentrische Stränge aufweist.

Auch die Regeneration des abgeschälten Periderms eines Zweiges aus dem Rindenparenchym durch Phellogenbildung (Tittmann 1894) kann hierher gerechnet werden.

Unmittelbare Strukturersatzregeneration liegt vor, wenn beim Kohlrabi aus dem Mark eine „primäre Rinde mit allen Bestandteilen, mit grünem Parenchym, Sklerenchym, mit Kollenchym und Hartbastzellen“ unter der freien Oberfläche hervorgeht, die imstande ist, unter dem zuerst entstehenden Kork eine neue Epidermis mit Spaltöffnungen auszubilden (Vöchting 1908).

Bei der von Kaßner (1910) beschriebenen Verdoppelung des Leitbündelringes an gespaltenen Zweigen von *Abies concolor* scheint vorwiegend mittelbare, daneben wohl auch unmittelbare Strukturregeneration vorzuliegen; genaueres läßt sich aus den vorliegenden Angaben nicht entnehmen.

Bei der „seitlichen Regeneration“ längsgespaltener Sproßspitzen bei *Acer pseudoplatanus* und *Plectranthus fruticosus* in den Versuchen Karzels (1924) finden sich in den unteren Teilen der Wunde Beispiele mittelbarer Strukturregeneration; ein kallusartiges Wundgewebe bildet nach außen Epidermis oder Periderm, im innern ein Kambium, das Wundholz und Wundrinde erzeugt, gelegentlich auch einzelne Gefäßbündel, so daß der normale Bündelring wiederhergestellt wird.

Ein ausgezeichnetes Beispiel unmittelbarer Strukturregeneration lehrten die Untersuchungen Schillings (besonders 1923a) kennen, der Stengel von Flachs (vgl. auch 1921) und Hanf (vgl. auch 1923) knickte und die auftretenden Wucherungen untersuchte, durch die nicht nur die durch die Verwundung gesetzten Schäden ausgeglichen, sondern auch, in 5—16 Tagen, die orthotrope Stengelstellung wiederhergestellt wurde. Wenn die Pflanzung genug waren (bis kurz vor der natürlichen Reife) oder nicht zu tief unten geknickt wurden, kam es stets zu völliger Wieder-

herstellung, so daß die Fruchtreife zugleich mit den nichtgeknickten Kontrollpflanzen eintrat. Stets folgte schon in den ersten Tagen ein sehr rasch vor sich gehender Wachstumsprozeß, der zu erheblichen Schwellungen an der Knickstelle führte. Dabei ging das Restitutionsgeschehen nicht vom Kambium aus, wenngleich dieses sich durch Wundholzbildung beteiligen kann, sondern vom Holz, sowohl vom primären, als von den älteren Teilen des sekundären Xylems, sowie von dem in seinen äußeren Teilen stark verholzten Mark und zum Teil von der Rinde. Hierbei findet erhebliches Wachstum von Einzelzellen statt (Hypertrophie), an dem sich außer den Gefäßen alle Zellen des Holzes (sogar nicht zu alte Tracheiden) beteiligen, wie auch die Markzellen, die bis auf das 20—50-fache ihres Volumens anschwellen können, ferner aber auch reichliche Zellteilungen (Hyperplasie) der schon „differenzierten“ und insbesondere verholzten Zellen. Neben dem starken Flächenwachstum bei verholzt bleibenden Wänden gewisser Markzellen des Flachses trat in großem Umfang totale oder partielle Entholzung der Wände der Xylem- und Markzellen auf, die im allgemeinen die Bedingung für Zellteilung zu sein scheint; auch Rückbildung von Tüpfeln in den dünner werdenden Wänden von Markstrahlzellen wurde beobachtet. Die Zellen des so entstandenen dünnwandigen Wuchergewebes, die keine Holzreaktion mehr geben, können nachträglich wieder verholzen, auch neue (korrespondierende) Tüpfel bilden.

## 2. Kallusrestitution.

Diejenigen Reparationsvorgänge, bei denen ein besonderes Gewebe die Neubildung vermittelt und auch nach vollendeter Restitution, wenigstens teilweise, erhalten bleibt, wurden oben als „Kallusrestititionen“ bezeichnet. Frühzeitig hat man erkannt, daß im „Kallus“ mehr als ein bloßer Wundverschluß vorliegt; so hebt schon Hansen (1881) hervor, daß er nicht einfach „Schutzgewebe“ sei, sondern „ein fortbildungsfähiges Gewebe eigener Art“. Neuerdings hat in ähnlicher Weise Reuber (1912) hervorgehoben, daß die Kallusbildung „eine typische organisatorische Regulation“ sei, deren Wesen darin bestehe, der Pflanze „ihre gestörte Geschlossenheit in sich und Abgeschlossenheit gegen die Umwelt“ wiederzugeben.

Das für höhere Pflanzen charakteristische Kallusgewebe ist ein

fast gleichmäßig ausgebildetes Parenchym, dessen zartwandige, undifferenzierte Zellen keine typische Form der Anordnung aufweisen; wichtig ist seine Fähigkeit zur Meristembildung. Das Kallusgewebe kann aus Meristemen wie aus Dauergeweben hervorgehen. Im ersten Fall, beim „Kambialkallus“, gehen die Kambiumzellen aus der zweiseitigen Teilungsweise zu einer allseitigen über (vgl. Küster 1903) und zeigen schon dadurch an, daß die Restitution nicht auf dem Wege normaler Formbildung vor sich geht. Von den Dauergeweben der Pflanzen sind wohl alle überhaupt lebenden Gewebearten zur Kallusbildung befähigt (Simon 1908), die unter Umdifferenzierung der „fertigen“ Zellen vor sich geht. Daß der Kallusproduktion eine Entdifferenzierung der restituierenden Zellen vorhergeht, wurde wohl erstmals von H. Crüger (1860) festgestellt; er beschreibt, wie an Teilstücken eines Blattes von *Sansevieria guineensis*, die als Blattstecklinge behandelt wurden, zunächst eine allgemeine Teilungstätigkeit der Zellen unter der Wundfläche einsetzt, die einen gewissen Abschluß schafft, worauf die Zellen aller Gewebe unter Entdifferenzierung, Auflösung der Verdickungsschichten der Zellwände usw. sich zu einem teilungsfähigen Gewebe umbilden, das schließlich einen Kallus herstellt. An eine Reihe von Arbeiten über den genaueren Verlauf der Kallusbildung bei höheren Pflanzen von Stoll (1874), Hansen (1881), Hoffmann (1885), Reehinger (1894), Tittmann (1895), Küster (1903) u. a. schloß sich die eingehende Untersuchung von Simon (1908), welche Zusammensetzung und Entwicklung des Kallus, seine Bildungsbedingungen, sowie die damit zusammenhängenden Polaritätserscheinungen ausführlich behandelt. Die seltener untersuchte Kallusbildung bei Keimpflanzen beschreibt Nakano (1924) unter Berücksichtigung der Polarität und des Wundreizes (des letzteren vom Standpunkt der Haberlandtschen Schule).

Eine Trennung der Kallusrestitutionsen auf Grund der Entstehung aus Meristemen oder aus Dauergewebe erscheint um so weniger zweckmäßig, als ein und dasselbe Kallusgebilde aus beiden Gewebearten zusammen entstanden sein kann; wesentliche Unterschiede im Verhalten von Kambial-, Rinden- und Markkallus sind überdies nicht beobachtet worden.

Wichtiger dagegen ist der Unterschied, ob der Kallus durch Bildung von Vegetationspunkten neue Wachstumszentren der re-

stituierenden Pflanze schafft, oder ob er nur die zerstörte „fertige“ Organisation wiederherstellt; im ersten Fall soll, entsprechend der Einteilung der Regenerationen, von Organkallusbildung, im zweiten von Strukturkallusbildung gesprochen werden.

#### aa) Organkallusbildung.

Bei der Besprechung der Regeneration wurde mehrfach auf Vorgänge hingewiesen, die als „Übergangsformen“ zur Kallusrestitution bezeichnet werden könnten. Die Ausbildung einer Prolifikation erzeugenden Vernarbungsmembran bei *Phycomyces nitens* und ähnliche Vorgänge bei zahlreichen Meeresalgen gehören hierher. Wenn Zellen an der Wundfläche von Laubmoosen, an Stengeln, Blättern, Rhizoiden (Massart 1898) und an Sporogonen Stahl (1876), Pringsheim (1876) zu protonemaartigen Fäden auswachsen, an denen sich dann neue Moospflänzchen bilden können, so liegt ohne Zweifel eine Reparatur vor. Da das verlorene Organ nicht unmittelbar wiedererzeugt wird, sondern ein Vermittlungsgewebe auftritt, kann von einer Regeneration nicht gesprochen werden; da das Protonema andererseits eine besondere Stufe des normalen Entwicklungsganges darstellt, die hier freilich an durchaus anormaler Stelle eingeschaltet wird, so mag auch hier einstweilen von einer Art „Übergang“ von Regeneration zu Kallusrestitution gesprochen werden.

Auch bei den Kormophyten finden sich derartige Übergangsformen. So wurde oben darauf hingewiesen, daß nach Nè mec (1905) bei Wurzelspitzen, denen man nach leichter Spitzenabtragung eine Glasnadel ins Plerom stößt, ein Ringwulst auftritt, der mit dem einseitig an ihm regenerierenden neuen Vegetationspunkt nicht mehr vollständig verschmilzt. Wenn der Dekapitationschnitt etwas tiefer, nämlich dicht hinter der Zone der „partiellen Regeneration“ geführt wird, so entsteht ein echter Kallus, indem der sich bildende Ringwall überhaupt nicht mehr verschmilzt, sondern an einer oder mehreren (meist zwei) Stellen radiäre Vegetationspunkte erzeugt.

Bau und Entstehung der typischen Organkallusbildungen höherer Pflanzen kennen wir durch die Arbeit von Simon (1908). Die Ausgestaltung des parenchymatischen Kallusgewebes, das durch die Tätigkeit eines Kambiums oder durch Umdifferenzierung aus den Dauergeweben von Rinde und Mark erzeugt wird, geht

zum Teil unmittelbar vor sich, zum Teil durch Ausbildung von Meristemen. Es entstehen folgende Gruppen von Bildungsgeweben: die Sproß- oder Wurzelvegetationspunkte, die Kambien für den sekundären Zuwachs der Anschlußbahnen zu diesen Vegetationspunkten, ein Kambium, das die Fortsetzung und den Abschluß des normalen, unverletzten Kambiums bildet und zur „Wundholzbildung“ übergeht, die Meristeme zur Produktion von Kork und hyperhydrischem Gewebe an den Außenflächen. Durch direkte Umbildung aus Kalluszellen werden z. B. Sklerenchymzellen, ferner die Elemente der primären Anschlußbahnen zu den Vegetationspunkten erzeugt. Der zeitliche Verlauf der Kallusbildung läßt sich nach Simon etwa folgendermaßen gliedern:

1. Hauptphase: a) Bildung des Kallusparenchyms und Entstehung der durch direkte Umdifferenzierung gebildeten Sklerenchymzellen.

b) Entstehung der Vegetationspunkte und der von ihnen ausgehenden primären Anschlußbahnen zu dem unverletzten Leitungssystem.

2. Hauptphase (Wundholzbildung): a) Abhängig von der Meristembildung die Produktion sämtlicher zusammenhängender Holzkörper.

b) In lockerem Zusammenhang damit das Auftreten der Prokambiumstränge für den sekundären Zuwachs der Anschlußbahnen.

Unabhängig von den Vorgängen der beiden Hauptphasen die Bildung der Meristeme für Kork und hyperhydrische Gewebe. —

Das Schema „Anlage-Ausgestaltung“, das die tierischen Regenerationen kennzeichnet, bei den pflanzlichen aber weniger scharf hervortritt, weil hier eine besondere „Anlage“ nur bei den Ersatzregenerationen erzeugt werden muß, tritt dabei wieder deutlich hervor.

Eine Erörterung der Polaritätserscheinungen an den Kallusbildungen ist hier ebensowenig am Platze als die der Entstehungsbedingungen der Kallusgewebe. Es mag nur darauf hingewiesen werden, daß bei dem normalen apikalen Kallus die Vorgänge der ersten Phase, beim basalen die der zweiten überwiegen und daß das wundholzbildende Kambium im Basalkallus viel stärker entwickelt ist als im apikalen. Während der apikale Kallus nur Sproßanlagen erzeugt und (bisher) niemals Wurzelvegetationspunkte, kann am basalen Kallus außer den Wurzelanlagen auch die Entstehung von



Sprossen durch Unterdrückung der Sproßbildung am apikalen Ende erzielt werden.

Je nach den Bedingungen kann die Sproßbildung des apikalen Endes in ganz verschiedene Tiefe des Kallus verlegt werden; während sie gewöhnlich exogen erfolgt, kann sie infolge vorangegangener Bildung von Kork oder hyperhydrischem Gewebe weiter nach innen verlegt werden, unter Umständen aus dem Meristem jener Gewebe selbst erfolgen, in anderen Fällen sogar vollständig endogen aus dem Meristem der Wundholzbildung. In dieser Entstehung der Sproßanlage aus beliebigem Querschnitt des Kallusgewebes und aus seinen verschiedensten Bestandteilen liegt ein Hinweis darauf, daß es auch noch in weitgehend differenziertem Zustand ein äquipotentielles System darstellt.

Die Organkallusbildung ist ein ziemlich häufiger Vorgang; es finden sich daher auch zahlreiche Angaben darüber in der Literatur. Eine Reihe von Fällen beschreibt Vöchting (1878. 1884); aus den übrigen Arbeiten mögen einige charakteristische Beispiele herausgegriffen werden.

Hansen (1881) beobachtete Kallusrestitution mit Sproß- und Wurzelbildung bei Stecklingen von *Achimenes grandis* und *Begonia* Rex.

Nach Goebel (1897) bilden Keimpflanzen von Erbsen nach Entnahme von Wurzel und hypokotylem Glied einen Kallus mit einer neuen Wurzel, nach Entfernung des Sprosses einen Kallus mit einem neuen Sproß. Die von Haberlandt (1877) bei Mais, Gartenbohne und Weizen beschriebene Restitution halbiertes Samen zu zwei Pflänzchen wird wohl zum Teil auch auf Kallusrestitution beruhen, wie sich dies für die in derselben Arbeit beschriebenen Restitutionen an Keimpflanzen von *Phaseolus vulgaris* mit einiger Sicherheit sagen läßt; es können aber auch Anlagekompensationen oder Adventivrestitutionen vorliegen. Wurzelbildung verwundeter Keimpflanzen und isolierter Keimblätter ist in der älteren Literatur öfters, neuerdings auch bei Bruchstücken von Keimblättern (Nakano 1924) am entstehenden Wundkallus beschrieben, dagegen Sproßkallusbildung nirgends sichergestellt. Die Angaben Küsters (1903a) über Sproßbildung an isolierten Keimblättern von Cucurbitaceen betreffen sicher, diejenigen Zabels (1882) über solche bei *Borrago* höchstwahrscheinlich Adventivrestitutionen.

Die an der Stielbasis abgetrennten Blätter von *Torenia asiatica* lassen an der Wundstelle einen wurzelerzeugenden Kallus entstehen (Winkler 1903). Die Ranken, Blätter und Internodialstücke von *Passiflora coerulea* bilden nach Winkler (1905) einen Kallus, aus dem Wurzeln und weiterhin Sprosse hervorgehen. Auch an der Kartoffelknolle hat man neuerdings einen wurzelerzeugenden Kallus beobachtet (Schlumberger 1913). Bei Stingl (1909) finden sich zahlreiche Beispiele von Organkallusrestitutions bei den isolierten Blättern vieler Angiospermen, leider ohne genauere anatomische Angaben. Simon (1920) zeigte, daß an isolierten Blättern der Gesneriacee *Sinningia* ein knollenartiger Kallus entsteht, der mit Stärke reich gefüllt ist und (bei einer Rasse im Herbst nach Absterben der Blattspreite, bei den übrigen nach einer winterlichen Ruheperiode) Sprosse erzeugt. Er konnte nachweisen, daß hier nicht nur die Stärkeanhäufung, sondern auch die Kallusknollenbildung von einer bestimmten gesteigerten Konzentration des reduzierenden Zuckers abhängt. An Blättern von *Crassula multicaeva* konnte Figdor (1918), sowohl wenn sie an der Pflanze verblieben, als wenn sie abgeschnitten und auf feuchten Sand gelegt wurden, an queren Einschnitten durch die Blattnerven Restitution von Sprossen und Wurzeln aus dem sich bildenden Kallus feststellen, wobei beide aus der morphologischen Unterseite des Blattes, aus der dem Phloem benachbarten, der Blattspitze zugekehrten Schnittfläche entsprangen. Bei angestochenen und angeschnittenen jugendlichen *Helianthus*-Köpfchen beobachtete Linsbauer (1915) nach Ausbildung eines Wundkallus Organrestitution, abnorm frühzeitige Ausbildung von Seitenorganen an den Kallusrändern, wobei je nach dem Stadium, in dem die Verletzung erfolgte, Hüllblätter oder Strahlblüten entstanden.

Der „Überwallungswulst“ der Laubholzstöcke (selten bei Nadelhölzern, so zuweilen bei *Abies*), der ein typischer Strukturkallus ist, kann dadurch zum Organkallus werden, daß er Sproßanlagen ausbildet, deren Bündel mit dem Holzkörper des Stockes in Verbindung treten („Stockausschlag“). Diese gewöhnlich als „Adventivknospung“ bezeichnete und mit verschiedenen anderen Erscheinungen zusammengeworfene Restitution wird deshalb als Organkallusbildung aufgefaßt werden dürfen, weil sie wenigstens theoretisch den Rest des gefälltten Stammes zur Form- und Funktionseinheit ergänzt; praktisch ist dieser Stockausschlag freilich

weniger wichtig, als der aus den sogenannten schlafenden Augen (Präventivknospen) hervorgegangene.

Auch bei den Pteridophyten ist Kallusrestitution mehrfach festgestellt, so von Němec (1905) an dekapitierten Farnwurzeln, wo der Kallus ein „Transversalmeristem“ ausbildet, ohne daß es freilich zu einer Weiterentwicklung kommt, und von Goebel (1905a) und Bruchmann (1905) an dekapitierten „Wurzeltägern“ der Selaginellen, wo im Innern des Kallus zwar neue Wurzelanlagen aber keine neue Spitze restituiert werden.

### bb) Strukturkallusbildung.

Auch die Strukturkallusbildungen, bei denen die Erzeugung von Vegetationspunkten fehlt, sind in organisatorischer Hinsicht wesentlich mehr als ein bloßes Vernarbungsgewebe. Der eigentliche Wundverschluß geht ihrer Entstehung — wie bei vielen anderen Reparationen — meist voraus; bei Laubhölzern erfolgt die Bildung des Wundkallus häufig erst im Jahre nach dem Hieb und dauert jahrelang an.

Die Bedeutung der Strukturkallusbildung als einer Restitution ergibt sich sehr einleuchtend aus den Ergebnissen von Kny (1877) über die „künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises“ im Sprosse von Dikotylen. Bei Arten von *Caprifolium*, *Sambucus*, *Syringa*, *Catalpa*, *Solanum*, *Ampelopsis*, *Sedum*, *Acer*, bei Hippocastaneen, bei *Impatiens* und *Prunus* brachte er einen durchgehenden Längsspalt an jungen Internodien dicht unter dem Vegetationspunkt so an, daß dieser unverletzt blieb. An beiden Spalthälften erfolgte aus Kambium, Mark und Rinde eine Bildung von Kallusgewebe, das sich nach außen hin durch einen Kork abschloß, während in seinem Innern sich ein Kambium ausbildete, welches das Kambium der Spalthälften wohlgeordnet zu einem Kreis ergänzte und gleich jenem Xylemelemente nach innen, Phloemelemente nach außen erzeugte. Dieser Strukturkallus stellte also die Organisation in ihrer typischen Anordnung vollkommen wieder her; die Doppelbildung ergab sich dabei aus der Art der Versuchsanstellung.

Einen ganz ähnlichen Fall beschreibt Massart (1898) bei dem gespaltenen noch krautartigen Stengel von *Sambucus nigra*, wo im Markkallus bis zur Ergänzung eines Halbringes Gefäßelemente erzeugt werden.

In Peters Untersuchungen über die Restitution bei *Helianthus*

(1897), die allerdings durch die Untersuchungen Linsbauers (1915) in verschiedener Hinsicht zweifelhaft geworden sind, liegt neben Organ- und Strukturregeneration eine deutliche Strukturkallusbildung vor. Bei den nach Anlage des Köpfchens verletzten Pflanzen soll nur noch Kallusbildung eintreten, bei der dann Zungenblüten und die obersten Deckblätter restituiert werden. Ähnliches war schon von Sachs (1874) beobachtet worden, und bei Kny (1905) findet sich eine Bestätigung dieses Ergebnisses.

Auch die Kallusbildungen bei verwundeten Keimpflanzen (von *Vicia*, *Phaseolus*, *Pisum*, *Soja* und *Ricinus*), die Nakano (1924) beschrieben hat, deren Entstehung zunächst von prokambialen Zellen aus dem Bereich wundnaher oder verletzter Gefäßbündel ausging und auf benachbarte Speicherzellen (bzw. Mesophyllzellen bei *Ricinus*) übergriff, stellen in der Hauptsache Strukturkallusrestitutionsen dar, da selten auch neue Wurzeln gebildet, dagegen (besonders auch durch regelmäßige Kutinisierung der Zellwände) ein regelrechter Wundverschluß hergestellt wurde.

Wahrscheinlich sind manche der oben angegebenen Strukturersatzregenerationen, möglicherweise alle an erwachsenen Teilen von Kormophyten erfolgenden, richtiger als Strukturkallusbildungen zu bezeichnen.

Eine außerordentlich häufige Form der Strukturkallusbildung ist die Entstehung des „Wundkallus“ oder „Überwallungswulstes“ der Holzgewächse. Außer in den Lehrbüchern der Pflanzenkrankheiten (z. B. Sorauer, 3. Aufl. 1909, Bd. 1, oder Hartig, 3. Aufl. 1900) findet sich eine Schilderung des Vorganges u. a. bei Voß (1904), bei Vöchting (1908), bei Krieg (1908) und bei Neeff (1914). Bei tiefergehenden Verletzungen, bei denen eine „Bekleidung“ infolge der Wegnahme, Vertrocknung oder örtlichen Fehlens (bei Astwunden) des Kambiums ausgeschlossen ist, bildet sich von Rinde und Kambium des Wundrandes her, häufig auch unter lebhafter Beteiligung des angeschnittenen Markstrahlparenchyms, ein parenchymatisches Kallusgewebe aus, das sich durch Korkbildung nach außen hin abschließt und im Innern ein Kambium erzeugt, welches sich an das Sproßkambium anschließt und Leitbündelelemente liefert. Für die Entstehung dieses Kambiums gilt, wie besonders Vöchting und Neeff hervorheben, das „Gesetz der freien Oberflächen“. Die Wundgewebe zeigen häufig eine von den normalen abweichende anatomische Ausbildung (kurz-

zelliges, gefäßloses „Wundholz“ ohne deutliche Markstrahlen usw.). Wo ein Rindengewebe zartwandig und nicht von toter Borke bekleidet ist, verwachsen die zusammenstoßenden Überwallungsränder, häufig unter Ausquetschung des Rindengewebes, wobei die Kambiumschichten sich aneinander schließen. Bei den langlebigen Nadelholzstöcken, besonders von Weißtannen, Fichten und Lärchen, kann die ganze Hiebfläche zuwachsen. Da an solchen Kallusbildungen der richtende Einfluß der Polarität der aus Sproß und Wurzel bestehenden unverletzten Pflanze fortfällt, so treten im Wundholz dieser Überwallungskalli jene Knäuel- und Wirbelbildungen auf, wie Mäule (1895) und Neeff (1914, 1922) sie ausführlich beschrieben haben.

## *II. Reproduktion (Neubildung).*

Der kurze Überblick über die Reparationserscheinungen dürfte gezeigt haben, daß die häufig geäußerte Anschauung, im Pflanzenreich spiele die „Regeneration“ neben der „Adventivbildung“ kaum eine Rolle, jedenfalls bezüglich der Strukturrestituten nicht gilt. Für die Organrestituten ist es freilich richtig, daß der Ersatz an fremdem Orte, die „Reproduktion“, an Häufigkeit und Bedeutung die Reparationsvorgänge bei weitem überwiegt.

Der Einteilung der Reproduktionen soll der Umstand zugrunde gelegt werden, ob der Ersatz durch einen schon vorhandenen anderen „fertigen“ oder doch „vorgebildeten“ Teil der Pflanze erfolgt, der gewissermaßen die Rolle des ausgefallenen (evtl. unter Umgestaltung) übernimmt, oder durch völlige Neubildung. Ein Vorgang der ersten Art mag *Kompensation*, ein solcher der letzten *Adventivrestituten* heißen. Freunde deutscher Fachausdrücke könnten im ersten Fall von „Übernahme“, im zweiten (mit Jost 1913) von „Neuentstehung“ sprechen. Ich möchte bei dieser Gelegenheit betonen, daß es sich bei der Schaffung deutscher Fachausdrücke natürlich nicht um Übersetzung vorhandener Fremdwörter, sondern unabhängig von ihnen nur um eine möglichst treffende Bezeichnung der Sache handeln kann.

### 1. *Kompensation (Übernahme).*

Wenn der kompensatorische Ersatz durch ein anderes lebensfähiges Organ — d. h. durch Sproß, Wurzel und Blatt oder durch einen wachsenden, in Formbildungstätigkeit begriffenen Vege-

tationspunkt — bewerkstelligt wird, so soll von „Organkompensation“ oder „Kompensation im engeren Sinne“ gesprochen werden. Der kompensatorische Ersatz durch Auswachsen einer vorgebildeten „latenten“ „Anlage“, einer „Präventivbildung“ im Sinne von Th. Hartig (1878) — d. h. einer „schlafenden Knospe“, eines „ruhenden“ Vegetationspunktes oder meristematischen Zellkomplexes — soll „Anlagekompensation“ oder „Präventivrestitution“ heißen.

Die Bezeichnung „Organkompensation“ enthält das Wort „Organ“ im selben Sinn wie die Ausdrücke „Organregeneration“ und „Organkallusbildung“; wenn bei ihnen nur von den Vegetationspunkten gesprochen wurde, so liegt das daran, daß die Reparation fertiger Sprosse und Wurzeln eben nicht vorkommt, sondern stets durch die der Sproß- und Wurzelvegetationspunkte geleistet wird. Der Gegensatz der Organreparation zur Strukturreparation ist aber natürlich ein anderer als der von Organkompensation zur Anlagekompensation; der erste betrifft die Ausdehnung und Bedeutung des wiederherzustellenden Organisationsbestandteils, der zweite die bisherige Lebenstätigkeit des stellvertretenden Teiles.

Ein deutsches Wort für Organkompensation wäre etwa „Vertretung“, für Präventivrestitution „Neuentfaltung“.

### 1\*. Organkompensation (Vertretung).

Im Anschluß an die von Driesch (1908) gebrauchten Ausdrücke soll unter „kompensatorischer Hypertrophie“ eine Organkompensation ohne Änderung des morphologischen Charakters des restituierenden Organs, also durch bloßes vermehrtes Wachstum verstanden werden, unter „kompensatorischer Hypertypie“ dagegen die kompensatorische Umbildung eines Organs zu einem solchen von anderem morphologischen Charakter. Die Entscheidung, zu welcher Gruppe von „Vertretungen“ ein Vorgang zu rechnen sei, ist nicht immer einfach.

#### aa) Kompensatorische Hypertrophie.

Hierher gehört die von Goebel (1880) festgestellte Tatsache, daß die Nebenblätter von *Vicia faba* bei frühzeitigem Entfernen der Blattspreite zu ungewöhnlicher Größe heranwachsen (vgl. hierzu auch Goebels Organographie I. 2. Aufl. 1913. S. 441) und ebensowohl auch die von K. Kraus (1880) festgestellte Ver-

laubung der Hochblätter von *Helianthus annuus* nach dem Entblättern der jungen Pflanze.

Wenn bei jungen Keimpflanzen der Keimsproß und alle auftretenden Regenerationssprosse entfernt werden, so erfolgt ein hypertrophisches Wachstum der Keimblätter nach Fläche und Dicke (Rohrer 1915, Wagner 1918), zum Teil auf ein Mehrfaches der normalen Größe, das aber nicht auf Zellteilung, sondern auf Zellvergrößerung beruht; die wasserreichen Gewebe der vergrößerten Keimblätter unterscheiden sich aber von sonstigen hyperhydrischen Geweben durch die Erhöhung des Chlorophyllgehalts, die äußerlich in tiefer grüner Färbung hervortritt und auf Chloroplastenvermehrung beruht, sowie auf erhebliche Einlagerung von Reservestoffen, besonders Stärke, die bei *Impatiens* und *Cucurbita* auch in die sonst stärkefreie Epidermis erfolgt. Entsprechende Änderungen zeigt das Hypokotyl. Auch die Lebensdauer der Keimblätter wird, wie Wagner hervorhebt, dem auch die eben erwähnten Ergebnisse zu verdanken sind, erheblich, oft um mehrere Monate, verlängert.

Das von Hering (1896) festgestellte kompensatorische Eintreten des kleinen „Keimblattes“ von *Streptocarpus* für das abgeschnittene oder eingegipste große gehört nur in einem Teil der Fälle hierher, wie durch Pischingers Untersuchungen (1902) nachgewiesen wurde. Dieser zeigte, daß der Größenunterschied der Keimblätter und die Ausbildung des basalen Meristems beim großen Keimblatt, welches sich später durch Erzeugung eines sekundären, laubblattähnlichen Zuwachses weiter ausgestaltet, schon im Samen besteht und stellte fest, das sowohl beim „einblättrigen“ *Streptocarpus Wendlandi* als bei dem rosettenblättrigen *Streptocarpus Gardeni* zwei Arten kompensatorischer Restitution vorkommen. Nach dem Abschneiden oder Ausschalten des großen Kotyledo durch Eingipsen kann entweder einfaches Auswachsen des kleinen stattfinden — dann liegt kompensatorische Hypertrophie vor — oder das heranwachsende kleine Keimblatt bildet auch ein Meristem und durch dieses einen sekundären laubblattartigen Zuwachs aus —, dann muß von kompensatorischer Hypertypie gesprochen werden.

Während bei diesem Beispiel in der Neubildung des sekundären Gewebes an dem restituierenden Keimblatt ein Merkmal vorliegt, das erlaubt, zwischen kompensatorischer Hypertrophie und Hyper-

typie zu unterscheiden, ist dies in anderen Fällen schwieriger. Dies gilt z. B. für den kompensatorischen Ersatz der entnommenen Hauptwurzel durch eine Seitenwurzel. Die damit verknüpfte „Sinnesumkehr“ des Tropismus wird bei den kinetischen Regulationen zu erörtern sein; die morphologischen Vorgänge der Umwandlung sind ausführlich von Boirivant (1897) dargestellt worden. Es handelt sich an dieser Stelle um diejenigen Fälle, wo schon vor dem Abschneiden der Hauptwurzel vorhandene Nebenwurzeln den Ersatz übernehmen, wie dies Boirivant z. B. für *Arachis* festgestellt hat. Es fragt sich nun, ob man die durch das Kambium vermittelten Umbildungsvorgänge — Vermehrung der Zahl und Größe der Gefäße, der Zahl der Markzellen und des sekundären Zuwachses und vor allem Erhöhung der Zahl der Bündelstreifen bis zum Typus der Hauptwurzel, welche mehr Bündelstreifen als die Nebenwurzeln besitzt — als so wesentlich anerkennt, daß man von einer Änderung des morphologischen Charakters des restituierenden Organs sprechen will. In diesem Fall wird man die Vertretung als Hypertypie, im anderen als Hypertrophie bezeichnen. Wo eine Vermehrung der Zahl der Bündelstreifen nicht eintritt, dürfte nur die letzte in Frage kommen.

#### bb) Kompensatorische Hypertypie.

Nicht nur gegen die kompensatorische Hypertrophie, wie in den zuletzt besprochenen Beispielen, sondern auch gegen die bloße morphologische Funktionsregulation ist die Abgrenzung der kompensatorischen Hypertypie in manchen Fällen nicht ganz einfach. Bei allen Restituten, allen Erhaltungen von Formganzheit, wird ja auch die Funktionsganzheit des Organismus wiederhergestellt; von der Anerkennung der morphologischen Selbständigkeit eines Organs kann es daher bei solchen kompensatorischen Vorgängen zuweilen abhängen, ob man ein bestimmtes Geschehen nur als funktionserhaltend, als „Anpassung“, oder auch als formganzheiterhaltend, als „Restitution“ ansieht. Beispiele dieser Art finden sich vor allem in Vöchtings Untersuchungen über die Physiologie der Knollengewächse (1897, 1900, zum Teil auch schon bei Knight 1806). Wenn bei *Oxalis crassicaulis*, bei der Kartoffel oder bei *Dahlia variabilis* (1900) die Knolle durch die eigne Wurzelbildung in den Grundstock der Pflanze eingeschaltet wird, so sind die hierbei auftretenden Differenzierungsprozesse als „Anpassung“



an die neue Funktion der Stoffleitung, also als Funktionsregulation und nur als solche aufzufassen. Um ganz dasselbe Problem nach der Seite der Funktionsregulationen handelt es sich, wenn der bewurzelte Blattstiel von *Torenia asiatica* in Winklers Versuchen (1908) die Funktion des Stengels übernehmen muß, weil er die Stoffleitung für die auf dem isolierten Blatt adventiv entstandene Pflanze zu leisten hat, und wenn dies durch reichliche Gefäßbildung erreicht wird. Etwas darüber Hinausgehendes und offenbar Restitutives liegt aber darin, daß in diesem Blattstiel sich schon differenzierte Parenchymzellen zu Kambiumzellen umbilden, und daß die Neubildung dieses Kambiums so erfolgt, daß ein vollständiger Kambiumring zur Erzeugung sekundärer Gewebe — wie in einem Stengel — entsteht. Der Blattstiel hat nicht nur die Funktion eines Stengels übernommen und sich dementsprechend verstärkt, sondern er ist auch seiner Organisation, seiner inneren Form nach ein Stengel geworden. Dieser Vorgang der Vertretung des ausgeschalteten Stengels durch den Blattstiel muß daher als Restitution, und zwar vom Typus der kompensatorischen Hypertypie, bezeichnet werden. In ähnlicher Weise hat Löhr (1909) bei Blattstielproppungen mit *Achyranthes Verschaffelti* die anatomische Umwandlung des stecklingtragenden aufgerichteten Blattstiels in einen Stengel durch Ausbildung eines geschlossenen Holzrings beobachtet. Die Herstellung von annähernd geschlossenen Gefäßringen in Stielen isolierter Blätter hat bei einigen Pflanzen Mathuse (1906), bei *Sinningia*-Blattstecklingen Simon (1920) beschrieben.

Verhältnismäßig schwierig ist die Grenzbestimmung wieder bei jenen Versuchen Vöchtings, bei denen nach Entnahme der Knollen andere Organe zur Knollenbildung übergangen. Wenn infolge der erheblichen Stärkeanhäufung eine Knollenbildung durch Volumvergrößerung der stärkererfüllten Parenchymzellen zustande kommt, wie bei den verschiedenen Ausläuferinternodalknollen und den Blattknollen von *Oxalis crassicaulis* (1900), oder durch Volumvergrößerung und einfache Zellvermehrung, wie dies augenscheinlich bei den oberirdischen Ausläufer- und Sproßknollen der „stärkekranken“ Kartoffelpflanzen (1887) der Fall ist, wird man kaum geneigt sein, darin mehr als eine Funktionsregulation, eine Anpassung an vermehrte Stoffspeicherung, zu sehen. Wenn dagegen, wie bei der Ersatzknollenbildung von *Helianthus tuberosus* (1887,

1900) nach Entfernung der Knollen in bestimmten Abschnitten der Hauptachse, in Knospen der Hauptachse und in der Wurzel das Kambium statt der Elemente des festen Holzkörpers ein typisches zartwandiges Knollenparenchym liefert, hierin unterstützt durch die Teilungstätigkeit der Zellen der primären Rinde, so wird man dies als Restitution ansprechen müssen. Das gleiche gilt für die Sproß- und Wurzelknollen von *Boussingaultia baselloides* (1900), welche stellvertretend entstehen, indem durch Zellteilungen in Kambium, Mark und Rinde ein typisches Speichergewebe erzeugt wird, wobei zugleich in der Rückbildung der überflüssig gewordenen mechanischen Zellen (Holzzellen des Xylems und Bastzellen des Phloems) eine regulatorische Reduktion vorliegt. Die veränderte formbildende Leistung des Kambiums, das in beiden Fällen ein für Knollengebilde kennzeichnendes Gewebe liefert, berechtigt dazu, in diesen Regulationen auch einen Ersatz der entnommenen Organe ihrer Form nach zu sehen; beide sind daher als kompensatorische Hypertypien zu bezeichnen.

Zu berücksichtigen ist ferner, daß die Knollen ja häufig Vermehrungsorgane der betreffenden Pflanze darstellen, daß also bei der Ausschaltung der Knollen nicht nur ein anderer Teil der Pflanze die Stoffspeicherung, sondern auch die Organneubildung übernimmt. Dies tritt besonders deutlich zutage bei der Bildung der Kallusknollen am Blattstielgrunde der von Simon (1920) untersuchten Blattstecklinge von *Sinningia* (s. o. S. 203), die dieser Forscher durch Eingipsen an der Basis unterdrücken und zugleich durch Verlegung der Stoffstauung mehrere Zentimeter nach oben über den Gipsblock in den Blattstiel (ja noch in die Hauptrippe und sogar in Seitenrippen der Blattspreite) einschalten konnte. Freilich liegt nur eine Verschiebung des Entstehungsortes innerhalb desselben Organs vor, aber durch die Vorbereitung der Sproßneubildung jedenfalls ein restitutives, nicht nur ein adaptatives Geschehen.

Die Umbildung des kleineren Keimblatts von *Streptocarpus* im Sinne des ausgeschalteten größeren durch Meristembildung und Sekundärzuwachs wurde schon im letzten Kapitel besprochen.

Wenn bei *Cyclamen* (Goebel 1902, 1908) der abgeschnittene Vegetationspunkt in gewissem Sinne ersetzt wird durch das Hypokotylknöllchen, sofern dieses Blätter ausbildet, während dies sonst nur an Sproßvegetationspunkten möglich ist, so liegt auch hier eine kompensatorische Hypertypie vor.

Auch Kompensationen durch Umgestaltung eines in voller Wachstumstätigkeit befindlichen Vegetationspunktes, also Umgestaltungen wachsender Achsen, Rhizome, Ausläufer, Wurzeln usw., sollen hier eingeordnet werden.

Goebel (1908) hat in einleuchtender Weise gezeigt, daß bei der kompensatorischen Umwandlung von Seitensprossen in Hauptspresse das Radiärwerden etwas ganz anderes ist als das Orthotropwerden, d. h. das Annehmen der Vertikalrichtung; man wird die begriffliche Scheidung des morphologischen Vorgangs von dem kinetischen auch da aufrecht erhalten müssen, wo die experimentelle Trennung noch nicht möglich ist. Ein treffendes Beispiel bietet eine Beobachtung Goebels an *Araucaria Cunninghami*; eine Anzahl von Seitentrieben einer Pflanze, deren Haupttrieb offenbar verloren gegangen, aber wiederersetzt worden war, zeigte radiäre Verzweigung ohne gleichzeitigen Übergang zur Vertikalrichtung. Allgemein wird man also das Radiärwerden beim Eintreten eines Seitensprosses für den Hauptsproß als kompensatorische Hypertypie bezeichnen dürfen. Auch das Radiärwerden gefropfter Seitenzweige der Silberfichte (*Picea pungens*) nach Verwachsen mit der Unterlage sowie das Radiärwerden nachträglich bewurzelter Seitenäste von Fichten, welche durch die Bewurzelung gewissermaßen „ganz“ geworden waren, gehört hierher (Goebel 1908).

Bei jungen Pflanzen (Keimpflanzen) von *Tylosepalum aurantiacum* (Raciborski 1900) und *Phyllanthus lathyroides* (Goebel 1908), bei welchen der Unterschied zwischen Haupt- und Seitenachsen nur in der Blattanordnung besteht, wandeln sich nach Entnahme aller Hauptspresse und aller der Hauptsproßbildung fähigen Anlagen Seitensprosse mit zweizeiliger Blattstellung in Hauptspresse mit mehrzeiliger Beblätterung um.

Bei *Opuntia brasiliensis* kann der Vegetationspunkt eines abgetrennten flachen Seitensprosses sofort in einen zylindrischen Hauptsproß übergehen (Goebel 1908).

Auch die Umwandlung der Infloreszenzachse in einen beblätterten Laubtrieb, wie sie Klebs (1903, 1906) und Goebel (1908) bei *Veronica*-Arten, der erste auch bei *Myosotis palustris* und anderen Pflanzen erhielten, wenn junge Blütenstände nach Entnahme aller übrigen Vegetationspunkte an dem Laubtrieb belassen oder unter Entfernung der neu austreibenden Seitenzweige

als Stecklinge kultiviert wurden, ist hier zu erwähnen. Dem entspricht das vegetative Weiterwachsen abgeschnittener, als Stecklinge kultivierter Sporangienstände von *Selaginella lepidophylla*, *S. inaequalifolia*, *S. uncinata* u. a. unter Bildung der anisophyllen Laubblätter an Stelle der isophyllen Sporenblätter (Goebel 1880, Behrens 1897), sowie die Vergrünung der wachsenden Sporophyllanlagen von *Onoclea Struthiopteris* nach Entfernung aller vorhandenen Laubblätter (Goebel 1887).

Das Weiterwachsen der Rhizome von *Yucca* und *Cordylone* als Laubsprosse nach dem Abschneiden des bisherigen Laubsprosses (Sachs 1880. 1882) und die entsprechende Umwandlung junger, abgetrennter, unterirdischer Ausläufer von *Circea intermedia* in Laubsprosse, und oberirdischer beblätterter Äste nach Entfernung aller unterirdischen Ausläufer in Ausläufer (Goebel 1880, 1908) stellen gleichfalls kompensatorische Hypertypen dar, die freilich wie die Vertretung der Hauptwurzel durch eine Nebenwurzel oder des Hauptsprosses durch einen Seitentrieb verbunden sind mit der Erscheinung der „Umstimmung“, d. h. mit einer kinetischen Formregulation.

Weiterhin mag noch der Übergang der „Wurzelträger“ der Selaginellen in beblätterte Sprosse nach Abschneiden der Sproßachsen (Behrens 1897) oder „Inaktivieren“ derselben durch Einlegen junger Sproßstücke in Wasser (Pfeffer 1871) genannt werden.

Die teilweise Umwandlung der Blattrankenanlagen der Erbse in Laubblätter nach dem Abschneiden aller Blätter und Teilblättchen (Mann nach Goebel 1904) gehört ebenso hierher wie die Umbildung der Dornanlagen bei *Prunus spinosa* zu Langsprossen nach dem im Frühjahr erfolgten Abschneiden eines Langsprosses in geeigneter Höhe (Vöchting 1884), da es sich in beiden Fällen um Vorgänge an bereits wachsenden Teilen handelt, deren Entwicklung nicht erst durch den Eingriff ausgelöst, sondern nur in ihrer Richtung bestimmt wird.

## 2\*. Anlagekompensation (Präventivrestitution, Neuentfaltung).

Der kompensatorische Ersatz durch eine „latente Anlage“ — einen Meristemkomplex, einen „ruhenden“, d. h. noch nicht formbildungstätigen Vegetationspunkt oder einen ruhenden jungen

Sproß (eine „schlafende Knospe“) — wurde als Präventivrestitution oder Anlagekompensation bezeichnet.

Wenn bei einem solchen Wiederherstellungsvorgang der restituierenden Anlage ein bestimmter Formwert noch nicht zukam, oder wenn ihr Formwert bei der Neubildung erhalten bleibt, so soll die Regulation als „kompensatorische Anlageausgestaltung“ bezeichnet werden. Geht die Präventivrestitution dagegen unter Änderung des gegebenen morphologischen Charakters der Anlage vor sich, so soll sie „kompensatorische Anlageumgestaltung“ heißen. Im ersten Fall handelt es sich um bloße Wachstumsvorgänge, um einfache „Differenzierung“, während im zweiten eine „Umdifferenzierung“ vorliegt. Es gründet sich diese Einteilung also auf dieselbe Unterscheidung wie die in kompensatorische Hypertrophie und Hypertypie.

#### aa) Kompensatorische Anlageausgestaltung.

Bei *Chara*-Arten wächst nach Entfernung des Vegetationspunktes und sämtlicher Seitenlangtriebe eine „als Organreserve anzusehende“ Zelle des obersten Knotens zum Vegetationspunkt aus (Bessenich 1923).

Bei den Lebermoosen und Laubmoosen erfolgt der Ersatz abgeschnittener Sproßteile durch besondere „Brutorgane“ („Brutknospen“) oder durch ruhende Astknospen. Die Arbeiten von Schostakowitsch (1894), Correns (1899) und neuerdings besonders die „Organographie“ Goebels (II. Teil: Spezielle Organogr. d. Archegoniaten. 2. Aufl. 1915—1918. S. 657 ff. [Lebermoose], S. 832 ff. [Laubmoose]) enthalten zahlreiche Beispiele. Der Unterschied zwischen beiden Knospenarten ist so gering, daß man mit Schostakowitsch die Brutknospen einfach als losgelöste Astknospen bezeichnen kann. In beiden Fällen treten zunächst vorkeimartige Zellfäden oder Zellkörper auf; zuweilen, wie bei *Hookeria quadrijaria*, entsteht aus sonst Brutknospen bildenden „Initialen“ bei der Restitution Protonema (Correns). Manchmal entstehen die Restitutionsprodukte an bestimmten Stellen, die als besonders „vorgebildete“ nicht im voraus erkennbar sind, aber doch offenbar stets als „meristematische Komplexe“ an der normalen Pflanze erhalten bleiben. So erfolgt die Restitution bei *Riccia fluitans* und *R. natans* unter den „Schuppen“ der Unterseite (Schostakowitsch). Die Grenze zwischen

Präventivrestitution und Adventivrestitution wird in solchen Fällen zuweilen schwer zu ziehen sein, denn die letzte tritt häufig an bestimmten Teilen der Pflanze deshalb regelmäßig auf, weil dort günstigere Ernährungsverhältnisse herrschen, ohne daß jedoch von einer anatomisch vorgebildeten „Anlage“ (wie bei den Präventivrestitutionsen) gesprochen werden könnte. In dieser Weise ist es z. B. aufzufassen, wenn bei *Blyttia Lyellii* die neugebildeten Sprosse vorzugsweise am vorderen Ende der Mittelrippe auftreten: hier liegen Adventivrestitutionsen vor, die durch den Nahrungsstrom lokalisiert werden (Goebel 1908).

Auch bei Farnen sind kompensatorische Anlageausgestaltungen festgestellt. Auf den Primärblättern von *Ceratopteris thalictroides* bilden sich nach Bally (1909) normalerweise „Adventivknospen“ (also „Präventivknospen“ im Sinne Hartigs und der hier vertretenen Bezeichnungsweise), welche unter normalen Umständen nicht keimen, die aber austreiben, wenn das Blatt abgetrennt oder seine Gefäßbündel durchschnitten werden oder wenn der Stammscheitel der Pflanze entfernt wird. Ohne Zweifel wird ein ähnliches Verhalten auch bei älteren Farnblättern vorkommen, da ja die Entstehung ruhender blattbürtiger Präventivknospen verhältnismäßig häufig ist, die dann entweder, wie bei *Asplenium bulbiferum* an der Fiederbasis auftreten oder wie bei *Adiantum Edgeworthii*, *Aneimia rotundifolia* u. a. an der Blattspitze und häufig erst auf bestimmte Reize hin (Feuchtigkeit, Benetzung usw.) austreiben (vgl. z. B. Goebel 1902, 1904).

Außerordentlich häufig ist die kompensatorische Anlageausgestaltung bei den Phanerogamen. Von den „ruhenden Knospen“ unserer Waldbäume, die Th. Hartig (1878) als „Präventivknospen“ den an beliebiger Stelle des erwachsenen Baumes neu entstehenden „Adventivknospen“ gegenüberstellte, ist ja die Bezeichnung „Präventivrestitution“ gewählt worden. Die Präventivknospen der Bäume sind nun nichts anderes als Achsel sprosse, die vom ersten Lebensjahr des betreffenden Stammteiles an vorhanden sind und die auf früher Entwicklungsstufe ihr Wachstum eingestellt haben; in diesem Ruhezustand können sie sich, besonders bei glattrindigen Stämmen (Rotbuche) bis über 100 Jahre erhalten. Solche „latenten“ Präventivachselknospen sind aber auch bei den Kräutern überaus häufig. Goebel beschreibt schon 1880 eine typische Präventivrestitution in dem Austreiben der Achselknospe

nach dem Abschneiden des Gipfelsprosses, und zahlreiche ähnliche Beispiele finden sich in seinen späteren Arbeiten. Zur Aufhellung der inneren Bedingungen dieses Vorgangs hat besonders auch Mc Callum (1905) beigetragen. Zur Veranschaulichung mag erwähnt werden, daß der entfernte Haupt sproßvegetationspunkt von *Araucaria excelsa* durch eine schlafende Knospe des Haupt sprosses ersetzt wird, ein Seitensproßvegetationspunkt durch eine Präventivknospe des Restes dieses Seitensprosses (Goebel 1896, Vöchting 1904), und daß ein Austreiben schlafender Knospen des Gipfelsprosses nach seiner Ringelung unterhalb der Ringelungsstelle auftritt (Errera 1905); im letzten Fall wirkt die Ringelung also ebenso wie ein Entfernen des Vegetationspunktes. *Phyllanthus lathyroides* ersetzt den Gipfel des Haupt sprosses durch eine aus dem Winkel zwischen der Hauptachse und dem obersten Seitensproß entspringende Knospe (Goebel 1896). Zahlreiche Beispiele finden sich in Goebels „Experimenteller Morphologie“ (1908), aus denen die vier folgenden herausgegriffen sind. Bei *Phaseolus vulgaris* und *Ph. multiflorus* können Seitensprosse auch in den Achseln der Keimblätter, wo sie sonst nicht entstehen, erzeugt werden durch Abschneiden des darüber befindlichen Sproßteils. Der sonst unverzweigte Laubsproß von *Hippuris vulgaris* bildet nach dem Abschneiden des Gipfels einen oder mehrere Seitensprosse aus ruhenden Blattachselknospen. Trennt man bei *Cordylone terminalis* den oberirdischen Sproßteil vom Rhizom, so ergänzen beide Teile das Fehlende aus einer ruhenden Knospe. Bei *Opuntia* und bei *Jussiaea saliciflora* bilden sich an Blüten nach ihrer Abtrennung Laubsprosse aus den Achseln der Blätter an der Fruchtknotenaußenseite. — *Majanthemum bifolium* ersetzt den entnommenen Laubsproß durch Auswachsen von Achselknospen der Niederblätter, *Polygonatum multiflorum* die verlorengegangene Endknospe des Rhizoms durch Austreiben der nächstjüngeren Knospe im gleichen Jahr (Schwarz 1923); wenn *Paris quadrifolius* die entfernte Rhizomendknospe aus latenten Anlagen in den Achseln abgestorbener Niederblätter ersetzt, die morphologisch Laubsproßanlagen sind, und wenn *Majanthemum bifolium* im selben Fall solche Anlagen aus Niederblattachsen zu Ausläufern auswachsen läßt, könnte schon von kompensatorischer Anlageumgestaltung gesprochen werden.

Auch an Keimpflanzen von *Pisum sativum* und *Phaseolus*

*multiflorus* ist beim Abschneiden des Keimblattes kompensatorisches Austreiben der Achselknospen am Grunde des entfernten Keimsprosses (Zabel 1882) beobachtet; Wagner (1918) konnte das gleiche Verhalten bei allen seinen Versuchspflanzen aus verschiedenen Pflanzenfamilien (Keimlingen von *Beta*, *Cucurbita*, *Cucumis*, *Dianthus*, *Helianthus*, *Impatiens*, *Lactuca*, *Lupinus*, *Phaseolus*, *Ricinus*, *Sinapis*) feststellen.

Bei einer Reihe windender Pflanzen konnte Löffler nach Entfernung (1913, 1919) oder Verkümmern (infolge mangelnder Stütze, 1923) des Hauptgipfels die schon oben kurz erwähnte interessante Tatsache feststellen, daß von den zwei nächsten Achselknospen entweder — seltener — überhaupt nur derjenige austrieb, der eine Stütze berührte oder doch — der häufigere Fall — gegenüber dem anderen, mitaustreibenden Achselproß im Wachstum erheblich gefördert war; die Berührungsempfindlichkeit begünstigt hier (wie beim normalen Wachstum der Windepflanzen) die Restitution.

Auch an Blättern kamen Präventivbildungen vor; die wohl am besten untersuchten Beispiele bieten *Bryophyllum calycinum* und *Br. crenatum* (Wakker 1885, de Vries 1890, Goebel 1902, 1908, Klebs 1904, Mathuse 1906) sowie *Cardamine pratensis* (Hansen 1881, Goebel 1898, 1908, Rieh m 1905). Bei den *Bryophyllum*-Arten besitzen die Blätter in den Knoten des Blatttrandes Gruppen meristematischer Zellen, die zu Sprossen austreiben, wenn man alle Sproßvegetationspunkte entfernt oder das Blatt abschneidet und unter Unterdrückung der Wurzelbildung als Steckling benutzt (wobei ihm ja auch die Vegetationspunkte fehlen) oder schließlich nach Durchschneiden des Mittelnerven am Blattgrunde, wodurch die Verbindung mit den Vegetationspunkten gleichfalls aufgehoben wird (Goebel 1902, 1908). Bei *Cardamine pratensis* finden sich Gruppen teilungsfähig gebliebener Zellen an der Basis der Fiederblättchen, zuweilen auch an Verzweigungsstellen der Blattnerven (Rieh m 1905), die unter denselben Bedingungen wie bei *Bryophyllum crenatum* auskeimen können; daneben finden sich aber auch Adventivrestitutionsstellen. Auch hier kann nur eingehende Untersuchung lehren, ob die Nähe der Leitungsbahnen die Rückkehr von Dauerzellen in den teilungsfähigen Zustand erleichtert, ob also Adventivrestitution vorliegt, oder ob die betreffenden Zellen von Anfang an undifferenziert, teilungsfähig bleiben,



so daß es sich um Präventivrestitution handelt. Das Austreiben der Präventivbildungen auf gewisse äußere und innere Bedingungen hin (hohe Feuchtigkeit, großer Gehalt an organischen Nährstoffen usw.) ohne Abtrennung oder Verletzung ist natürlich nicht als Restitution aufzufassen, wenn es sich auch in kausaler Hinsicht um einen gleichartigen Vorgang handelt. Bei den Restitutionsen an *Begonia*-Blättern nach Entfernen der Vegetationspunkte oder Blattabtrennung entstehen die neuen Sprosse zwar auch besonders häufig an bestimmten Stellen des Blattes, doch liegen hier, ähnlich wie bei *Blyttia* unter den Moosen, offenbar Adventivrestitutionsen vor, deren Örtlichkeit durch Ernährungsverhältnisse u. dgl. bestimmt wird. Trennt man das dreiteilige Blatt von *Atherurus ternatus* ab und entfernt außerdem die blattstielständige Zwiebel, so entsteht aus einer meristematischen Zellgruppe am Grunde der Teilblättchen ein Zwiebelchen (Hansen 1881). Bei *Utricularia montana* und *U. longifolia* bleibt die Blattspitze, der Ort normalen Blattwachstums, längere Zeit teilungsfähig, so daß sie beim Abschneiden des Blattes auswachsen und einen Ausläufer mit Blättern hervorbringen kann; in gewissem Sinn nähert sich dieser Vorgang einer kompensatorischen Anlageumgestaltung, von der er sich aber darin unterscheidet, daß die meristematischen Zellen normalerweise kein andersartiges Organ gebildet hätten.

Auch das Vorhandensein latenter Wurzelanlagen ist schon lange bekannt. Trécul (1846) und Vöchting (1878. 1884) beschreiben solche vorgebildeten, bei Verletzungen austreibenden Wurzelanlagen, z. B. an den Zweigen gewisser Weidenarten, von *Salix viminalis*, *S. pruinosa* u. a. Bei *Vicia faba* finden sich latente Wurzelanlagen im Wurzelsystem (Goebel 1908); ruhende Wurzelanlagen im Sproßsystem, über welche Goebels „Experimentelle Morphologie“ gleichfalls zahlreiche Angaben enthält, sind besonders bei Pflanzen feuchter Standorte recht häufig.

#### bb) Kompensatorische Anlageumgestaltung.

Der Ersatz eines ausgeschalteten Organs durch Auswachsen einer Anlage, die normalerweise ein anders gestaltetes Organ geliefert hätte, wurde oben als kompensatorische Anlageumgestaltung bezeichnet.

Die Umbildung von Knospenschuppenanlagen an ruhenden Knospen gehört hierher. Wird die Endknospe von *Prunus padus*

zur Zeit des Auswachsens der Jahrestriebe entfernt oder der Trieb entblättert, so treiben die Achselknospen der Blätter, die sich sonst erst im nächsten Jahre entfaltet hätten, aus und bringen statt der Knospenschuppen Laubblätter oder doch Mittelbildungen hervor (Goebel 1880).

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den *Pinus*-Arten, wo sich kompensatorische Umgestaltungen sowohl an den Anlagen der Langtriebe, den „Spitzenknospen“, als auch an denen der Kurztriebe, den „Scheidenknospen“, abspielen können. Wird der Gipfel einer Kiefer zerstört, so daß alle Spitzenknospen vernichtet sind, so treiben mehrere dem Scheitel benachbarte Scheidenknospen aus und bilden an Stelle der Knospenschuppen Nadeln oder doch Zwischenbildungen. Bleibt eine Spitzenknospe erhalten, so treibt sie aus, erzeugt an ihrem unteren Teil wie normal braune Knospenschuppen mit Kurztrieben in den Achseln, die jedoch stark vergrößerte Nadeln haben, während nach oben zu an dem jungen Langtrieb Mittelbildungen zwischen Knospenschuppen und Nadeln und schließlich oben saftige, grüne Nadeln entstanden sind, wie sie an einem Langtrieb bei *Pinus* sonst nur im Keimpflanzenstadium vorkommen (Goebel 1908).

Hierher gehört auch die Umbildung von Ausläuferknospen an der unterirdischen Sproßachse von *Circaea intermedia* zu Laubsprossen (Goebel 1880), die zugleich von einer kinetischen Retitution begleitet wird, da die bereits transversalgeotropisch induzierten Knospen nach aufwärts wachsen. Bei *Stachys tuberosa* und *St. palustris* bilden oberirdische Knospen von Stecklingen, deren unterirdische Knospen entfernt wurden, sich zu oberirdischen Rhizomen um (Vöchting 1889). Nach Entfernung aller Sproßvegetationspunkte von *Cucurbita* wandeln sich bestimmte oberirdische Wurzelanlagen zu Knollen von sproßähnlichem Bau um (Sachs 1880). Neu entstandene Nebenwurzelanlagen von *Faba*, *Ricinus* usw. können beim Abschneiden der Hauptwurzel sich zum morphologischen Typus einer Hauptwurzel (Gefäßbündelanordnung usw.) umbilden (Boirivant 1897). Bei Farnen sind solche Fälle von kompensatorischer Anlageumgestaltung gleichfalls beobachtet. Schneidet man bei *Asplenium obtusilobum* die Spitze eines der vegetativen Vermehrung dienenden „Ausläuferblattes“ ab, so bildet die erste Blattanlage seiner jüngsten Knospe, die sonst ein fiederteiliges Laubblatt geliefert hätte, sich zu einem

Ausläuferblatt (oder zuweilen zu einer Mittelbildung) aus (Kupper 1906).

Verwickelter werden die Verhältnisse, wenn in den Verlauf andersartiger Restitutionen kompensatorische Vorgänge eingreifen. In dieser Weise läßt es sich deuten, daß am Basalkallus eines oben und unten aus einem Sproß herausgeschnittenen Stecklings Sproßanlagen nur dann auftreten, wenn man die Sproßbildung am apikalen Kallus unterdrückt. Der Sproßvegetationspunkt entsteht aus dem meristematischen Gewebe, das im Basalkallus vorhanden ist, an Stelle eines Wurzelvegetationspunktes, der sich sonst gebildet hätte; und er entsteht dann, wenn die Ausbildung der Sproßvegetationspunkte am apikalen Kallus verhindert wird. Man kann dieses Verhalten daher wohl den kompensatorischen Anlageumgestaltungen anreihen.

Wenn junge Antheridienstände des tropischen Lebermooses *Marchantia planiloba*, die Dopuscheg-Uhlár (1920) als Stecklinge kultivierte, zuweilen an Stelle der Antheridien in endogenen Höhlen Brutkörper in der gleichen Anordnung und Anzahl wie sonst jene bilden, wobei über diesen Brutkörperhöhlen „Stifte“ den Thallus überragen, die Brutbechern homolog sind, so läßt sich dieser Fall wohl ebenfalls am ungezwungensten als kompensatorische Anlageumgestaltung auffassen, ebenso wie das in anderen Stecklingen dieses Versuchs (oder auch nachträglich bei denselben) auftretende Auswachsen des Scheitels zu einem vegetativen Thallus, der dann normale Brutbecher erzeugt.

## 2. Adventivrestitution.

Die Bezeichnung „Adventivbildung“ geht auf Du Petit-Thouars (1809) zurück, der unter den „bourgeons adventives“ die weder end- noch achselständigen Knospen versteht. Bei ihm handelt es sich noch um einen Ausdruck der beschreibenden Morphologie; über Zeitpunkt oder Bedingungen der Entstehung dieser Knospen ist damit nichts ausgesagt. Eine schärfere Grenzbestimmung erhielt der Kreis der Adventivbildungen, als Th. Hartig (1878) ihnen die in unverletzter Rinde fertig angelegten „Präventivknospen“ (bei den Bäumen meist Achselknospen) scharf gegenüberstellte. Ihrer Entstehung nach kennzeichnete J. Sachs (1878/79) die Adventivbildungen als im Dauergewebe entstehende neue Vegetationspunkte. So soll dieses Wort auch hier verstanden

werden, nur muß die Wendung „neue Vegetationspunkte“, welche eine Einschränkung auf höhere Pflanzen enthält, etwa durch das allgemeinere „Neubildungen“ ersetzt werden.

Präventivbildungen und Adventivbildungen haben danach gemeinsam, daß sie nicht schon im normalen Entwicklungsgang einer Pflanze zur vollen Entwicklung kommen, sondern erst nachträglich, und nur unter gewissen äußeren Bedingungen, hervortreten; die ersten werden aber in der normalen Entwicklung bereits angelegt — als Initialzelle, Meristemkomplex, ruhender Vegetationspunkt oder ruhende Knospe —, während die letzten auf Grund jener Bedingungen völlig neu entstehen. Die Präventivbildungen erfolgen daher durch einfache Differenzierung von Meristemzellen, die Adventivbildungen dagegen durch eine Umdifferenzierung von Dauerzellen, und zwar gewöhnlich zunächst zu Meristemzellen.

Nicht das Auftreten aller solcher Adventivbildungen ist als Adventivrestitution zu bezeichnen; so kann man diese natürlich nur dann nennen, wenn durch sie die gestörte Formganzheit einer Pflanze wiederhergestellt wird. Eine weitere Einschränkung erfährt der Begriff dadurch, daß die Neubildungen an der Wundstelle (Regenerationen und Kallusrestitutionsen) ausgeschlossen bleiben, so daß er sich nur auf solche an fremdem Orte, auf Reproduktionen, bezieht. Dabei muß darauf hingewiesen werden, daß Fälle vorkommen können, wo Grenzbestimmungen zwischen Adventivbildungen und Reparationen, etwa Ersatzregenerationen, schwierig werden, da es infolge der geringen Entfernung des Restitutionsproduktes von der Wunde zweifelhaft sein kann, ob z. B. ein Vegetationspunkt „an fremdem Orte“ oder „im Bereich der Wunde“ entsteht. Die Bezeichnung bleibt hier mehr oder minder willkürlich.

Die Angaben über „Adventivbildungen“ in der botanischen Literatur umfassen außer den hier definierten Vorgängen meist noch die Präventivbildungen, die Kallusrestitutionsen und manches andere mehr; wo eine genaue Beschreibung der Entstehung fehlt, ist bei der Beurteilung Vorsicht geboten.

Wie bei den Reparationsvorgängen die Wiederherstellung von selbständigen Organen bzw. Vegetationspunkten als Organregeneration und Organkallusbildung den Strukturregenerationen gegenübergestellt wurde, so kann man auch „Organadventivbildung“ und „Strukturadventivbildung“ unterscheiden. Bei

den Pteridophyten wird man auch die restitutive Erzeugung eines Prothalliums, bei den Moosen die Entstehung von Moosknospen oder Thalluskörpern unter Vermittlung von Vorkeimstadien zu den Organadventivbildungen stellen.

#### aa) Organadventivbildung.

Von einer Organadventivbildung bei Algen kann man sprechen, wenn die Floridee *Delesseria Hypoglossum* bei Randeinschnitten, die nicht bis zu den „Nerven“ reichen, an diesem Vegetationspunkte erzeugt (Massart 1898), oder wenn *Chara fragilis* oder *Chara hispida* entnommene Sproßvegetationspunkte adventiv durch „nacktfüßige“ Zweige ersetzt (Richter 1894). Die Bestimmung der Örtlichkeit der Restitution im erstgenannten Falle hängt offensichtlich mit der besseren Nahrungszufuhr zusammen.

Wenn bei der Braunalge *Sphacellaria fusca* nach Entfernung der Gipfelzellen die apikalwärts freigelegten „basalen Halbsegmentzellen“ nach ihrer Längsteilung nicht mehr restituieren, sondern größere Zellen des darunterliegenden apikalen Halbsegments „Seitensprosse“ bilden (Zimmermann 1923), so liegt hier zweifellose Adventivrestitution vor, während, wie schon oben hervorgehoben, die Scheitelzellbildung durch die an die verletzte Zelle anstoßende ebensogut als Regeneration wie als Adventivrestitution aufgefaßt werden kann, solange keine feinere Einteilung dieser Begriffe unter Berücksichtigung des Baues von Gefäß- und Thalluspflanzen vorgenommen wird.

Außerordentlich häufig ist diese Form der Restitution bei den Lebermoosen und bei den Laubmoosen; sie hat man wohl stets im Auge gehabt, wenn man von der großen „Regenerationsfähigkeit“ der Moose sprach. Die ersten Angaben über Adventivrestitution bei Marchantien findet man bei M. de Necker (1775), ihre eingehende Untersuchung bei Vöchting (1885). An *Lunularia vulgaris* wies der letztere eine überraschend große Restitutionsfähigkeit der verschiedensten Teile des Mooskörpers, selbst sehr kleiner Teilstücke, nach; die Neubildung kleinzelliger Gewebekörper entsteht durch eine Reihe von Tangential- und Radialteilungen an Dauerzellen. Zahlreiche andere Untersuchungen, an Lebermoosen von Schostakowitsch (1894), der besonders Jungermannien untersuchte, von Goebel (1898, 1902), Kreh (1909) u. a., an Laubmoosen vor allem von Massart (1898), Correns

(1899) und Westerdijk (1906), bestätigten und erweiterten seine Ergebnisse. Wie die Reparation bei Moosen beginnt auch die Adventivrestitution mit einem vorkeimartigen Stadium, das meist aus Zellfäden, bei Lebermoosen zuweilen aus einer Zellfläche oder einem Zellkörper hervorgeht, aus dem der eigentliche Thallus durch Scheitelzellenbildung entsteht; bei den Laubmoosen (z. B. bei *Funaria hygrometrica* nach Massart) entsteht aus Zellen des Blattes abseits der Wundfläche echtes Protonema, an dem dann erst sich wieder Moosknospen bilden. Auch Rhizoiden können adventiv an abgeschnittenen Blättern auftreten, wie Schostakowitsch z. B. bei Jungermannieen zeigte. Als Beispiel außergewöhnlicher Lebensfähigkeit von Moosen sei der von Maheu (1922) beschriebene Fall erwähnt, wo bei einem während 14 Jahren in völliger Trockenheit aufbewahrten Exemplar von *Barbula muralis* die Zelle eines älteren Blattes, das im Licht auf feuchte Erde gebracht wurde, zu einem primären Protonema auskeimte, dessen Endzelle sich ablöste, sekundäres Protonema entwickelte, an dem eine Bulbille zu einer typischen kleinen *Barbula* auswuchs.

Bei den Pteridophyten findet sich Adventivrestitution meist nur bei jüngeren Pflanzen, immerhin sind nach Heinricher (1890, 1900) auch ältere Wedel von *Cystopteris* imstande, nach dem Abschneiden aus Epidermiszellen Adventivsprosse zu erzeugen. Eine ausführliche Beschreibung der Adventivrestitution an Primärblättern von Farnen gibt Goebel (1907, 1908). An abgeschnittenen Primärblättern von *Polypodium aureum* und von *Davallia stenocarpa* entstehen durch epidermale Wucherungen Blätter, an deren Basis sich eine Stammknospe entwickelt. Ähnlich verhält sich, wie schon länger bekannt, *Lycopodium innundatum* (Goebel 1898). Während hier der Sporophyt wieder einen Sporophyten bildet, entsteht am abgetrennten Primärblatt von *Pteris longifolia* unmittelbar ein Prothallium, welches Geschlechtsorgane hervorbringt. Hier erzeugt also der Sporophyt bei der Restitution unter Umgehung der Sporenbildung den Gametophyten, so daß diese Adventivrestitution einen Fall von Aposporie darstellt. Weil dabei nicht dasselbe Organ, welches entnommen wurde, sondern ein ungleichartiges restituiert wird, so spricht Goebel von einer „Heteromorphose“; von den typischen zoologischen Beispielen von Heteromorphose unterscheidet sich dieser Fall aber einesteils darin, daß

keine Reparation vorliegt, andernteils darin, daß streng genommen nicht ein anderes „Organ“ restituiert wird, sondern der Organismus auf früherer Entwicklungsstufe, ganz ähnlich der „Vermittlung“ der Restitution bei Moosen durch entstehendes Protonema. Entwicklungsgeschichtlich sehr interessant ist es ferner, daß bei *Alsophila van Geertii*, *Gymnogramme chrysophylla* und *Ceratopteris thalictroides* — zum Teil neben Sporophyten sprossen und Prothallien — Adventivrestitutionsprodukte auftreten; die Goebel als eine Art von Mittelbildungen zwischen Laubblatt und Prothallium, also zwischen beiden „Generationen“ der Farne auffaßt, prothalloide Sprossungen mit Antheridien und Rhizoiden, aber auch mit Spaltöffnungen, vereinzelt sogar mit Haargebilden oder mit einem Leitbündel. Zytologische Untersuchungen dieser Zwischenformen müßten recht interessante Ergebnisse über den Zusammenhang von Generationswechsel und Kernphasenwechsel bringen. Daß Prothallien nach Verletzungen, vor allem nach Beschädigung oder Entfernung des Scheitels, adventiv wieder Prothallien erzeugen können, fand Goebel bei Polypodiaceen (1902) sowie bei *Lycopodium innundatum* (1901, S. 424), Bruchmann (1898) bei *Lycopodium selago*. Adventive Sproßbildung an Wurzelbruchstücken von *Ophioglossum* oder an unverletzten Wurzeln dieser Pflanze nach Zerstörung des Sproßgipfels konnte Poirault (nach Goebel 1898, S. 39) feststellen. Von besonderem Interesse ist der Befund Isaburo-Nagai's (1914), daß bei verschiedenen Farnprothallien durch Plasmolyse Adventivsprossung hervorgerufen werden kann, wobei die Adventivsprosse (bei *Athyrium Filix femina*) bis zur Antheridienbildung sich entwickeln können; sein Lehrer Klebs hält die Unterbrechung des (wohl durch Plasmodesmen vermittelten) Zusammenhangs unter den Prothalliumzellen bei der Ablösung des Plasmas von der Zellwand für die Ursache ihrer nach Rückgang der Plasmolyse einsetzenden lebhaften Teilungstätigkeit.

Von großer Bedeutung ist die Adventivrestitution für die Phanerogamen, bei denen sie auch zuerst genauer untersucht wurde. Im ersten Teil seiner Arbeit „Über Organbildung im Pflanzenreich“ (1878) beschreibt Vöchting eine Adventivsproßbildung aus der Rinde von Internodialstücken bei *Begonia discolor*, und der zweite Teil seiner Arbeit (1884) enthält zahlreiche weitere Beispiele.

Sowohl die adventive Restitution von Sproßvegetationspunkten

als die von Wurzelvegetationspunkten ist recht häufig. Für eine ganze Reihe von Pflanzen ist sie an knospenfreien Sproßstücken unter bestimmten Bedingungen, besonders bei Stecklingskultur, beobachtet, so z. B. von Vöchting bei Weiden; adventive Wurzelbildung ist häufiger als Sproßbildung. Bei gepfropften Sproßstücken äußern sich „Störungen“ der Transplantation darin, daß das Reis am Grunde Adventivwurzeln bildet und so seine Selbständigkeit als Organismus wieder herstellt (Vöchting 1892). Ferner mag erwähnt werden, daß ein mit Haustorien an der Nährpflanze befestigtes Sproßstück von *Cuscuta glomerata*, dem die oberen und unteren Sproßteile abgeschnitten wurden, rasch Adventivsprosse bildete (Goebel 1908). Adventivwurzeln entstehen am Epikotyl von *Phaseolus*-Pflanzen nach Lostrennung des Wurzelsystems, aber auch nach Schädigung („Inaktivierung“) der leistungsfähig bleibenden Wurzeln durch verminderte Wasserzufuhr oder durch Abkühlung auf 5° C (Goebel 1907). Im letzten Falle wird ein noch vorhandener, aber „ausgeschalteter“ Bestandteil der Organisation restituiert. So läßt sich z. B. nach Driesch (1903) auch der in kausaler Hinsicht wichtige Befund von Klebs (1903) auffassen, daß an der unverwundeten Pflanze belassene Zweige von *Salix vitellina* an völlig in Wasser eingetauchten Stellen neue Wurzelvegetationspunkte erzeugen; man müßte danach annehmen, daß der eingetauchte Teil von der übrigen Pflanze gewissermaßen „abgespalten“ wäre. Lehnt man diese Deutung als zu gekünstelt ab, so wird man den Vorgang nicht als Restitution, sondern als morphologische Funktionsregulation auffassen. Eine Adventivrestitution von Rosetten, also Sproßvegetationspunkten, an abgeschnittenen Wurzeln von *Ajuga reptans* beschreibt Beyjerinck (1886). Schneidet man die Wurzelspitze einer Luftwurzel von *Norantea guianensis* oder einer „Nährwurzel“ von *Vanilla planifolia* ab, so entsteht adventiv eine Nebenwurzel — bei *Vanilla* zuweilen auch mehrere —, die in der Wachstumsrichtung der Hauptwurzel weiterwächst (Goebel 1908). In der Knolle von *Aponogeton distachyus* entstehen nach Entfernung der Sproßspitze endogene Adventivsprosse am apikalen Ende der Knolle, wobei aus dem Grundgewebe der Knolle ein neues Meristem in der Nähe der Gefäßbündel hervorgeht und sich zu einem Knöllchen mit Stammscheitel differenziert; der junge Adventivsproß, dessen erste, schuppenartige Blätter das darüberliegende Gewebe



der Mutterknolle emporheben, durchbricht dieses schließlich, unterstützt durch lebhafte Zellteilung in der darüberliegenden Korkkambiumschicht, und geht zur Bildung der normalen, pfriemlichen Blätter über (Riede 1921). Sproßstecklinge von *Achimenes hirsuta*, auch Infloreszenzstecklinge, können — neben Kallusrestititionen — adventive Laubsprosse, sowie unter bestimmten äußeren und inneren Bedingungen, adventive „Zwiebelknöllchen“ an der Sproßachse, aber auch am Blattstiel erzeugen; dasselbe Verhalten zeigen losgetrennte und als Steckling behandelte sowie an der Pflanze belassene aber leicht geknickte Blätter dieser Pflanze, welche Laubtriebe und Zwiebelknöllchen am Blattstiel oder auf der Blattspreite adventiv entwickeln (Goebel 1905, 1908; die Angaben Hansens [1881] über „Adventivsprosse“ bei *Achimenes* betreffen Kallusrestititionen).

Derartige Adventivrestititionen an isolierten Blättern sind überaus häufig und wurden vielfach untersucht. Schon Brandis (1795, S. 105 Anm. beschreibt — nach Versuchen D. Potts und nach eigenen — Adventivrestitition kleiner keimfähiger Zwiebeln an der Innenseite der sich verdickenden Basis bei dem im Herbst losgetrennten Blatte von *Fritillaria regia*. Zu den dankbarsten Versuchspflanzen gehören verschiedene *Begonia*-Arten — *B. Rex*, *B. prolifera*, *B. phyllomaniaca*, *B. sinueta* usw. —, die seit Regel (1876) durch Hansen (1881), Goebel (1902, 1903, 1908) u. a. eingehend untersucht wurden. Regel hatte schon gezeigt, daß die Adventivsprosse entgegen der damals herrschenden Auffassung „exogen“, aus der Epidermis, entstehen, bei Hansen findet sich die Angabe, daß eine einzelne Epidermiszelle zum Ausgangspunkt der Adventivbildung werden kann. Die Adventivbildungen entstehen zuweilen am Blattstiel, meist aber, besonders bei *Begonia Rex*, auf der Blattfläche. Auf der Oberseite des Blattes bilden sich Sprosse, auf der Unterseite Wurzeln. Einige *Begonia*-Arten weisen gewisse Stellen am Blatte auf, wo die Dauerzellen leichter als anderorts in teilungsfähigen Zustand übergehen können, offenbar im Zusammenhang mit einer günstigeren Nahrungszufuhr; bei *Begonia Rex* ist dies am Grunde der Spreite der Fall, wo die stärkeren Blattnerven zusammenlaufen. Außer durch Abtrennung des Blattes lassen sich solche Adventivrestititionen bei *Begonia* auch erzeugen durch Beseitigung aller Vegetationspunkte oder nach Durchtrennung größerer Blattnerven (Goebel 1903).

Die Adventivsproßbildung an abgeschnittenen Blättern von *Torenia asiatica* hat Winkler (1903) eingehend beschrieben. Die Adventivsprosse entstehen an beliebigen Stellen von Blattstiel oder Spreite, indem entweder eine einzelne oder vier bis fünf nebeneinander liegende Oberhautzellen durch Teilungsvorgänge, die der tierischen „Furchung“ gleichen, einen neuen Vegetationspunkt erzeugen. An den Blättern von *Cardamine pratensis* treten außer Präventivrestititionen auch adventive Neubildungen aus Dauerzellen auf, die dann meist an der Gabelungsstelle zweier Nerven liegen (Riehm 1905). Bei *Streptocarpus Holstii* und bei *Klugia Notoniana* entstehen Adventivknospen nach Entfernung der Sproßvegetationspunkte am Blattstiel (Goebel 1908, S. 155 ff.). Auch an weitgehend umgebildeten Blättern zeigen sich ähnliche Erscheinungen. So erzeugt *Hyacinthus orientalis* nach Entfernung der Sproßachse am Grunde der Zwiebelschuppen, zuweilen auch weiter oben, kleine Adventivzwiebeln; dasselbe tritt ein bei Zwiebeln von *Scilla maritima* an Zwiebelschuppen, die durch Längsspaltung vom Vegetationspunkt getrennt sind (Goebel 1908, S. 159, 160). Eine ausführliche Schilderung der Bildung von Adventivsprossen und Adventivwurzeln an Blattstecklingen von *Peperomia* gibt Beinling (1883). Bei Stingl (1909) findet man eine systematische Darstellung der Adventivrestititionen (und Kallusrestititionen) an isolierten Blättern zahlreicher Monokotylen- und Dikotylenarten.

Erwähnt mag noch werden, daß viele Adventivsprosse die Entwicklung der Mutterpflanze gewissermaßen wiederholen, indem sie zunächst einfachere Blattformen ausbilden (Goebel 1905, 1908).

#### bb) Strukturadventivbildungen.

Adventive Neubildungen bei einfach gebauten Algen und bei Pilzen können hierher gerechnet werden.

*Caulerpa prolifera* ersetzt abgetrennte Rhizoidäste, Rhizome und „Blätter“ durch Aussprossungen, deren Entstehung unter Zuströmung „embryonalen“ Plasmas von Janse (1906, 1908, frühere Angaben von Wakker 1886) eingehend beschrieben wurde. Auch Kniekungen, denen eine Scheidewandbildung folgen kann, und sonstige Wachstumshemmungen führen zur Adventivrestitution.

Die Restitution bei gewissen Fadenalgen, wie *Cladophora*, *Trentepohlia* usw. durch Auswachsen der Nachbarzelle der zerstörten, läßt sich, wie schon oben S. 187 betont, je nach der Auf-

fassung der „Wundstelle“ entweder als Adventivrestitution oder als Regeneration bezeichnen.

Bei niederen Pilzen ist die Fähigkeit adventiver Aussprossung nach Verletzung überaus häufig; kann doch eine einzige Hyphe einer Mucoracee, wie schon van Tieghem angibt, den ganzen Pilz neu aus sich erstehen lassen, und kommt dieses Restitutionsvermögen sogar noch spezialisierten Zellen zu, wie etwa dem Konidienträger von *Eurotium herbariorum* (Klebs 1896). Der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* bildet nach Unterbindung der Plasmazufuhr von der Basis her oder nach Untertauchen des Köpfchens je nach den Außenbedingungen Myzel oder neue Sporangien, nach Entfernung oder Inaktivierung des oberen Endes oder Quetschen einer mittleren Zone neue Sporangienträger unterhalb der Eingriffsstelle (Goetze 1919). Aber auch bei höheren Pilzen finden sich Adventivrestitutionen. Zahlreiche Angaben sind den Arbeiten von Brefeld (vor allem 1874), Köhler (1907) zu entnehmen. Besonders genau bekannt ist die Adventivrestitution des Fruchtkörpers von *Coprinus*-Arten. Brefeld beschreibt, wie nach Abschneiden des Hutes und Verkleben der Schnittfläche zur Verhinderung der Regeneration eine seitliche vegetative Hyphenausprossung erfolgt, die zu einer jungen Fruchtanlage wird, an der sich Hut, Stiel und Volva in 7 bis 9 Tagen bis zur vollen Reife ausbilden, und Weir (1911) beobachtete adventive Neubildungen bei *Coprinus* von der Stielbasis aus beim Eingipsen des Fruchtkörpers.

Als Strukturadventivbildung läßt sich auch die „Regeneration“ der Primärblattspreite bei Cyclamen auffassen, welche Hildebrand (1898) zuerst beschrieben, Winkler (1902) und Goebel (1902, 1908) eingehend untersucht haben. Nach dem Abschneiden der Spreite der Primärblätter oder nach ihrem „Inaktivieren“ durch Eingipsen, Kollodium- oder Schellacküberzug entstehen 1 bis 2 mm unterhalb der Schnittfläche oder der eingeschlossenen Teile in den schmalen Flügelleisten des Blattstiels durch Teilung der Epidermiszellen und der darunter liegenden Parenchymzellen Wucherungen, die zu Blattflügeln heranwachsen, zuweilen sogar noch einen Stiel bilden. Die ursprüngliche Spreite muß dabei vollständig entfernt (oder ausgeschaltet) sein; bei schrägen Schnitten entsteht die Neubildung nur auf derjenigen Seite, die keinen Teil der alten Spreite mehr enthält.

### b) Kinetische Restitutionen.

Der Ausgleich einer Formstörung durch Bewegungsvorgänge ist oben als kinetische Restitution bestimmt worden. Die Reizbewegungen festgewachsener Pflanzen sind einfach als Richtungsänderungen zu kennzeichnen. Die Art der Ausführung dieser Richtungsänderung — durch Wachstum, Turgorschwankung o. a. — ist für die hier gewählte Betrachtungsweise gleichgültig.

Der typische Fall der kinetischen Restitution ist daher der Ersatz eines entnommenen Organs durch die Richtungsänderung eines anderen.

Das Aufrichten eines der obersten Seitenzweige der Fichte nach Zerstörung des Gipfelsprosses ist das schlagendste und wohl am längsten bekannte Beispiel. Die Änderung der geotropischen „Induktion“ des restituierenden Seitensprosses, die Umkehr vom „plagiotropen“ zum orthotropen Verhalten ist das Wesentliche an diesem Geschehen. Man hat in solchen Fällen häufig von „Umstimmung“ gesprochen; da aber das Wort „Reizstimmung“ zweckentsprechender für das Verhalten der Pflanzen gegenüber verschiedener Stärke desselben Reizes vorbehalten bleibt, so mag dieser Wechsel zwischen verschiedenen tropistischen Ruhelagen besser als „Umschaltung“, mit Pringsheim (1912) als „Sinnesänderung“ bezeichnet werden. Sofern ein andersartiger Reiz als der zuvor richtungbestimmende, hier der durch die Verwundung gesetzte Reiz, die Sinnesumkehr bedingt, liegt „heterogene Induktion“ im Sinne Nolls (1892) vor. Die Sinnesänderung des Seitentriebes der Fichte wird dabei von einer Formänderung begleitet, die sich im „Radiärwerden“ ausspricht und die oben bereits als „kompensatorische Hypertypie“ gekennzeichnet wurde; das Wiederherstellungsgeschehen ist hier sowohl morphologisch wie kinetisch charakterisiert.

Der Ersatz des abgeschnittenen oder durch Eingipsen im Wachstum gehemmten Hauptsprosses von *Chara fragilis* durch Aufrichtung eines Seitenlangsprosses (A. Richter 1894, Bessenich 1923) ist ein sehr einfacher Fall derselben Form kinetischer Restitution. So werden auch Ausläuferknospen am unterirdischen Rhizom von *Circaea intermedia* mit schon ausgeprägter plagiotroper Induktion nach Entfernung des oberhalb befindlichen oberirdischen Triebes zu orthotropen Laubsprossen (Goebel 1880). Ricome (1898) beschreibt die Aufrichtung des einzig übrig ge-

bliebenen peripherischen Blütenstiels einer Umbelliferendolde nach dem Abschneiden aller anderen. Auch bei Boirivant (1897) finden sich Beispiele einer derartigen Aufrichtung von Seitensprossen bei abgeschnittenem Hauptsproß.

Auch die Umschaltung der Wachstumsrichtung der Seitenwurzeln bei Zerstörung der Hauptwurzel ist eine längst bekannte Tatsache. Schon Sachs (1874) zeigte, daß beim Entfernen des Vegetationspunktes der Hauptwurzel eine Seitenwurzel sich in der Richtung der Hauptwurzel einstellen kann; ausführliche Angaben finden sich bei Boirivant (1897), später bei Bruck (1904), der dasselbe Verhalten beim Eingipsen des Vegetationspunktes der Hauptwurzel nachwies, bei Němec (1905) und bei Nordhausen (1907), welcher eine eingehende Untersuchung der hierhergehörigen Fragen durchführte und u. a. zeigte, daß neben einer geotropischen auch eine autotropische Umschaltung erfolgt, da der Richtungswechsel auch im Klinostaten vor sich geht. Es handelt sich also um die Eigenrichtung der Nebenwurzeln, um das Richtungsverhältnis von Haupt- und Nebenwurzeln, das durch den Eingriff eine Störung erfuhr.

Ein merkwürdiges Eintreten eines Blattes für einen Sproß lassen Untersuchungen von Vöchting (1908) und Bäßler (1909) erkennen. Beim Winterrübsen (*Brassica Rapa* var. *oleifera a hiemalis*) richtet sich nach Entfernung eines Achselsprosses das zugehörige Tragblatt in seinem basalen Teil, schwächer auch in seiner Fläche auf, zuweilen soweit, daß die Mittelrippe die Richtung der Achse einnimmt (Vöchting); ob es sich um eine geotropische oder auch um eine phototropische Umstimmung handelt, blieb ununtersucht. Auch beim Wirsing und bei *Helianthus* sollen ähnliche Erscheinungen vorkommen. In den Versuchen von Bäßler handelt es sich um eine Aufrichtung der jüngsten entfaltenen Blätter orthotroper Sprosse und Dekapitation des Hauptsprosses. Der im Pflanzenreich weit verbreitete Vorgang tritt nur bei solchen Pflanzen auf, in deren Achsel kein Nebensproß steht; ist ein solcher vorhanden, so richtet er sich steiler auf; erwächst ein Achselsproß im Blattwinkel aber erst nach der restitutiven Aufrichtung des Blattes, so senkt sich dieses nachträglich wieder. Anderweitige Verwundungen oder Eingipsen des Sprosses bewirkten in Bäßlers Versuchen kein Aufrichten der Blätter.

Die von Neger (1903) beschriebene Sinnesänderung von Laub-

blattstielen bei *Geranium Robertianum* und ihre Umwandlung in „Stützblätter“ gehört gleichfalls hierher. Schneidet man alle Stützblätter einer auf schräger Unterlage wachsenden *Geranium*-Pflanze ab, so erfolgt eine Aufrichtung des Stengels von einem bestimmten Knoten ab und zugleich eine Senkung eines oder mehrerer außen an der Senkungsstelle befindlichen Blattstiele dieses Knotens, so daß sie sich ziemlich genau in die Verlängerung der jetzt aufrecht gerichteten Achse einstellen. Auch aufrecht wachsende Grundblätter können bei Entfernung sämtlicher Stützblätter und Drehung der Pflanze um  $180^\circ$  sich abwärts krümmen und zu Stützblättern werden. Ähnliche Verhältnisse sollen bei *Geranium lucidum* und bei *Stellaria*-Arten vorliegen. Eine Bestätigung dieser Angaben findet sich bei Francé (1907 a, 1909). —

Auf eine ganz anders geartete Erscheinung mag noch hingewiesen werden, bei der es sich um Richtungsvorgänge einzelner restituierender Zellen handelt. Nach Angaben von Massart (1898) wachsen die regenerierenden Zellen an der Wundfläche der Phanerogamen auf die Wundfläche zu, krümmen sich sogar, wenn Hindernisse vorhanden sind, deutlich nach der Wundfläche hin. Einen ganz ähnlichen Vorgang beschreibt Němec (1905) bei der interkalaren Restitution der Wurzelspitze, wo die neugebildeten Scheidewände — und daher letzten Endes die Kernspindeln der sich teilenden Zellen — in sehr verwickelter Weise sich ordnen, so daß als Ergebnis der Längs-, Quer-, Schräg- und Bogenteilungen sich schließlich ein typisches Wurzelmeristem entwickelt. In beiden Fällen liegen Richtungsänderungen einzelner wachsender oder sich teilender Zellen vor, die zwar nicht selbst schon die Restitution darstellen, wohl aber die morphologische Restitution ermöglichen. Die kinetische Restitution — wenn man sie überhaupt noch so nennen will — steht hier im Dienste der morphologischen, das Bewegungsgeschehen ist Mittel zu Formganzheit-erhaltenden Gestaltungsvorgängen. Entsprechendes kommt auch bei morphologischen Funktionsregulationen vor.

## 2. Die Funktionsregulationen oder Anpassungen.

Die Bezeichnung „Anpassung“ für teleologisch beurteilte Erscheinungen hat seit den Tagen des Darwinismus eine solche Unbestimmtheit und Vieldeutigkeit, daß es notwendig ist, sie in scharfer Definition auf eine besondere Gruppe ganzheitlicher

Vorgänge zu beschränken. Am sinngemäßesten wendet man diesen Ausdruck als gleichbedeutend mit dem der Funktionsregulation an, d. h. der Wiederherstellung gestörter Funktionsganzheit nach Ausschluß der Form- und Bewegungsregulationen. Eine „Anpassung“ in diesem Sinn ist also niemals eine „Einrichtung“ des Organismus, eine „zweckmäßige“ Baueigentümlichkeit, sondern wie die „Restitution“ ein Vorgang, ein ganzheitbezogenes Geschehen am Organismus.

Den Einteilungsgrund für die erste Gliederung der Anpassungen gibt wie bei den Restitutionen am ungezwungensten die Art der Mittel der Regulation ab; sie entspricht genau der Einteilung der Funktionsharmonien. Wenn formbildende Vorgänge im Dienste der Funktionsganzheit stehen, soll von morphologischen Anpassungen gesprochen werden; für diese Gruppe von Funktionsregulationen mag auch das Wort „Adaptation“ vorbehalten bleiben, um nicht allzu viele gleichbedeutende Ausdrücke bestehen zu lassen. Sind die ganzheitwiederherstellenden Vorgänge ausschließlich als Stoffwechseländerungen gekennzeichnet, so heißen sie physiologische Anpassungen, während Bewegungsvorgänge als Erhalter gestörter Funktionsganzheit als kinetische Anpassungen bezeichnet werden.

#### a) Morphologische Anpassungen oder Adaptationen.

Den Adaptationen entsprechen im „normalen“ Geschehen die morphologischen Funktionsharmonien, die oben in Konstellations- und Kausalharmonien eingeteilt wurden. Den ersten, welche ein Ausdruck des „Zusammenpassens“ relativ selbständig entstandener Organisationsbestandteile sind, läßt sich ein regulatorisches Gegenstück nicht zur Seite stellen, wie sich aus dem Wesen der Regulation ohne weiteres ergibt. Die Gliederung der Adaptationen erfolgt daher aus demselben Gesichtspunkt wie die der morphologischen Kausalharmonien.

Wenn eine Außenbedingung als „Störung“ in den Verlauf der Innenbedingungen so eingreift, daß der dadurch hervorgerufene Formbildungsvorgang der Erhaltung der Funktionsganzheit dient, so soll von „induzierter Adaptation“ gesprochen werden. In einer Reihe von Fällen steht nicht die veränderte Außenbedingung selbst, sondern eine durch sie geänderte Innenbedingung in engerer teleologischer Beziehung zu dem Erfolgsvorgang. Die Änderung

äußerer Bedingungen kann etwa eine derartige Steigerung einer normalen Funktion hervorrufen, daß diese als Störung angesehen werden kann; das Formbildungsgeschehen, das diese anormal gesteigerte Funktion ohne Schaden für die Funktionsganzheit ermöglicht, heißt „funktionelle Adaptation“. Wenn die in einem Teil der Pflanze gestörte Funktion durch Änderungen der harmonischen Funktion eines anderen Teils des Organismus wiederhergestellt wird, so soll das „korrelative Adaptation“ genannt werden; in der Änderung der Funktionsbeziehungen zweier Organisationsbezirke liegt das wesentliche Merkmal dieser Form der Regulation. Die beiden letzten Gruppen könnten von einer streng kausalen Betrachtungsweise vielleicht der ersten eingerechnet werden, da ja auch bei ihnen ein Außenfaktor vorhanden ist, den man — als Ursache der herausgehobenen Innenbedingung — ebensogut wie diese als „Störung“ bezeichnen könnte. Die Tatsache jedoch, daß hier in der besonderen Art der Änderung der Innenbedingungen die Aufhebung der Ordnung der Funktionen des Organismus erst deutlich zum Ausdruck kommt, rechtfertigt ihre Sonderstellung. Der Einteilungsgrund liegt eben nicht in der Ursachen-, sondern in der Ganzheitsbeziehung des Geschehens.

#### a) Induzierte Adaptation.

Nach zwei Seiten hin bedarf die induzierte Adaptation einer scharfen Abgrenzung: gegenüber den morphologischen Kausalharmonien — insbesondere den induzierten Morphosen — und gegenüber den Restitutionen.

Wenn amphibische Pflanzen, die normalerweise in Luft und Wasser leben, beim Wechsel des Mediums ihre Struktur ändern, so liegt Ganzzeiterhaltung im Rahmen normaler Bedingungen, also eine Harmonie, und zwar eine induzierte Morphose vor; für eine unter Wasser kultivierte Landpflanze stellt das neue Medium aber ohne Zweifel eine so erhebliche Änderung wichtiger Funktionen — des Gaswechsels, der Stoffleitung usw. — dar, daß man von einer „Störung“ sehr wohl sprechen kann. Der Ausgleich des durch die anormalen Außenbedingungen gesetzten Zustandes erfolgt bei einer Reihe von Landpflanzen (*Cardamine pratensis*, *Nummularia*, *Ranunculus repens* u. a.), wie Schenck (1884) gezeigt hat, in der Weise, daß eine erhebliche relative Vermehrung des Parenchyms in Sproß, Blatt und Wurzel erfolgt, daß die entbehrlich gewor-



denen Wandverdickungen und damit ein besonderes Sklerenchym schwinden, daß eine Verminderung und Vereinfachung des Gefäßbündels erfolgt, die Differenzierung des Mesophylls in Schwamm- und Palisadenparenchym unterbleibt und eine Vergrößerung des Interzellularsystems im Innern der ganzen Pflanze stattfindet. Wie schon häufig hervorgehoben wurde, handelt es sich also nicht um formative Neubildungen, sondern in der Hauptsache um Reduktionen. Diese Reduktionen sind aber regulativ, da sie — wie der Vergleich mit Wasserpflanzen zeigt — den Zustand des Organismus darstellen, welcher der neuen Umgebung am meisten entspricht. Dies gilt auch für die Verlangsamung in der Entwicklung der Spaltöffnungen bei den unter Wasser erwachsenen Blättern von *Lysimachia nummularia* (Cholodny 1924), bei denen die Spaltöffnungen geschlossen bleiben, wobei zumeist die Trennung der Medianwand der Schließzellen völlig unterbleibt, vereinzelt sogar die meisten oder alle Schließzellen unter Reduktion der Chloroplasten zu farblosen Plastiden sich zu Zellen vom Charakter der Epidermiszellen umbilden. Die Folgerung Cholodnys, daß diese extremen Anpassungen an den Gaswechsel unter Wasser bei Zurückgehen der Frühjahrsüberschwemmung zugrunde gehen müßten, ist aber unsicher, da sie weder durch Beobachtungen noch durch Experimente über mögliche nachträgliche Anpassung an die Verhältnisse des Luftlebens gestützt sind. Über die Möglichkeiten der Erhaltungsfähigkeit der Pflanzen können keine allgemeinen Erwägungen, sondern nur Versuche entscheiden.

Den umgekehrten Fall, daß eine Wasserpflanze, die normalerweise im Schlamm von Seen wurzelnde *Neobeckia aquatica* Greene, beim Wachsen auf dem Lande, und zwar unter sehr verschiedenen klimatischen Bedingungen, die verschiedenartigsten Anpassungen im Bau der Blätter ausbildet und ihre Wurzeln bis auf das Fünffache unter erheblicher Vergrößerung von Gefäßzylinder und Rinde verdickt (MacDougal 1914), haben wir nach unserer Festlegung „normaler“ und „anormaler“ Bedingungen ebenfalls unter die Regulationen einzureihen.

Auch der von Holtermann (1902) beschriebene Fall der zwei Standortvarietäten von *Cyanotis zeylanica* mag in diesem Zusammenhang erwähnt werden. Der „natürliche“ Standort dieser Pflanze ist schattig, mit feuchtem Boden: bringt man eine hier er-

wachsene Pflanze in trockenen Boden; so werden die neu ausgebildeten Blätter viel kürzer, dicker und infolge Neuausbildung eines Wassergewebes fleischiger, während die alten sich nicht mehr verändern und nach einiger Zeit abfallen. Das neu entstandene Wassergewebe versorgt während der hohen Transpiration der Mittagszeit das Assimilationsgewebe mit Wasser, so daß diese Pflanzen in der Sonne ziemlich frisch bleiben, während Exemplare aus feuchtem Boden, die man zum Vergleich denselben Transpirationsversuchen unterzog, in der Sonne zwar dieselbe Transpirationsgröße zeigten wie die „angepaßten“ Blätter, aber stets erheblich erschlafften und schon nach dem dritten Versuch zugrunde gegangen waren. Die Umwandlung in die neue Standortvarietät, die keine bloße Reduktion darstellt, sondern vor allem in dem Wassergewebe eine sehr nützliche Neubildung aufweist, läßt sich durch Kultur an feuchtem, schattigem Ort rückgängig machen. Diese letztere Umbildung zu langen dünnen Schattenblättern läßt sich auch wieder als Reduktion bezeichnen. Wenn sie, wie das von Holtermann gezeigt wurde, bei Exemplaren der *Cyanotis* stattfindet, die auf trockenem Boden erwachsen waren und von Pflanzen der Trockenstandortvarietät abstammen, so könnte in diesem Fall von einer regulatorischen Reduktion adaptativer Art gesprochen werden. Daß der Wechsel der zwei Bedingungskomplexe nicht den normalen Lebensumständen der Pflanze entspricht, ist beide Male bei der Auffassung als Adaptation entscheidend. Die Ausbildung jeder der zwei Standortvarietäten entspricht dem abgeschlossenen Kreis von Bedingungen, die bei beiden durchaus entgegengesetzt sind. Diese Tatsache des Entsprechens von Formbildung der Pflanze und den Außenbedingungen, unter denen sie erzeugt und erwachsen ist, muß als Harmonie bezeichnet werden; daß ein völliger Wechsel der Bedingungen auch eine nachträgliche Änderung der Formbildung in ganzheiterhaltendem Sinne erfolgen läßt, wird als Regulation, als Anpassung bezeichnet.

Bei einer anderen Gruppe von Regulationen ist die Einordnung insofern schwierig, als die Meinungen darüber geteilt sein können, ob die veranlassende „Störung“ als Formstörung oder nur als Funktionsstörung, die Wiederherstellung auch als Form- oder nur als Funktionswiederherstellung aufzufassen ist. Im Kapitel der Restitutionen wurde häufig auf diese Schwierigkeit hingewiesen.

Wer etwa nicht geneigt ist, den in Wasser eingetauchten Teil von Weidenzweigen in den Versuchen von Klebs (1903) und Vöchting (1906) als vom übrigen Teil der Pflanze „abgespalten“ und darum der Ergänzung bedürftig anzuerkennen — und so dürften wohl die meisten Botaniker urteilen —, wird in der Wurzelbildung keine Adventivrestitution sehen, sondern eine induzierte Adaptation. Dasselbe gilt für das Austreiben von Wurzeln an dem mit feuchtem Moos umwickelten Epikotyl von *Phaseolus* bei stark abgekühltem oder in trockenem Boden wachsendem oder kränklichem Wurzelsystem (Goebel 1907); wer darin keine „Inaktivierung“, keine Ausschaltung des Wurzelsystems sehen will, kann nicht von Restitutionen sprechen, sondern muß auch diese Vorgänge hier einordnen. Ebenso steht es mit der Präventivrestitution an *Bryophyllum*-Blättern (Wakker 1885, Goebel 1902) nach durchschnittenen Blattnerven und bei zahllosen ähnlichen Fällen. Die Ausschaltung von Vegetationspunkten durch Eingipsen in zahlreichen Versuchen, die ja zweifellos ein Einstellen der Wachstumstätigkeit zur Folge hat, wird man wohl allgemein auch als Formstörung gelten lassen. Auf derselben Grenzlinie stehen auch Vorgänge wie die Ausbildung von Luftwurzeln an einem an der Mutterpflanze festsetzenden Seitensproß von *Dendrobium Dalhousianum* beim Absterben des Hauptsprosses (Goebel 1908, S. 177); wie Goebel selbst hervorhebt, verhält sich der Seitensproß ebenso, wie wenn er abgetrennt worden wäre. Je nach der Beurteilung der Störung — des Absterbens des tragenden Hauptsprosses — wird man sich entweder für Einreihung der Regulation unter die Organadventivbildung oder unter die induzierte Adaptation entscheiden.

Vorgänge, die sich mit Sicherheit als induzierte Adaptationen ansprechen lassen, sind im Pflanzenreich in großer Fülle vorhanden.

Die Umkehrung der Polarität, insbesondere der lichtinduzierten bei Algen, durch anormale Beleuchtungsbedingungen, für die im Kapitel „Induzierte Morphosen“ unter den „morphologischen Kausalharmonien“ einige Haupttatsachen zusammengestellt wurden, aber überhaupt jede, auch bei Restitutionen erzwungene, Polaritätsumkehr gehört hierher.

Eine große Gruppe von morphologischen Anpassungen stimmt mit den Restitutionen darin überein, daß eine zweifellose Formstörung, eine Entnahme sie veranlaßt, unterscheidet sich aber dadurch von ihnen, daß keine Wiederherstellung der Form

erfolgt, sondern nur eine solche der durch die Verwundung gestörten Funktion.

Bei zwei noch nicht völlig geklärten Fällen dieser Art handelt es sich um Organe, die durch Wasserausscheidung die Transpiration erhöhen sollen. Der eine Fall ist die Ausbildung von wasserabsondernden Epidermiswucherungen an Stelle der durch Giftwirkung zerstörten Hydathoden bei *Conocephalus ovatus* (Haberlandt 1899); das andere Beispiel bietet die Entstehung großer Haare an Stengel und Blattstielen von *Tropaeolum peregrinum* nach Entnahme der Blattspreite oder von Teilen derselben, ein Vorgang, der um so auffallender ist, als es sich um eine sonst völlig unbehaarte Art handelt (Hill 1912). Die Deutung der Neubildungen als Ersatzhydathoden ist in beiden Fällen strittig. Wenn sie zu Recht besteht, so liegen induzierte Adaptationen vor, da der regulative Gestaltungsvorgang die entfernten Organe nur ihrer Funktion, nicht ihrer Form nach wieder herstellt. Es ist aber bei dem Fehlen genauer physiologischer Untersuchungen auch durchaus nicht ausgeschlossen, daß den Neubildungen überhaupt keine teleologische Bedeutung zukommt.

Vielfach aber besteht die Funktionswiederherstellung nach vorangegangener Formstörung nur in einem bloßen Abschluß nach außen, der die Funktionsganzheit gewährleistet. Diese letzten Vorgänge bezeichnen wir als Vernarbung, ganz in Übereinstimmung mit der von Tobler (1903) gegebenen Definition.

Die einfachsten Vernarbungsvorgänge bestehen in einer entsprechenden Veränderung oder auch Neubildung der Zellwand. Wenn *Mucor stolonifer* den verletzten Teil einer vegetativen Hyphe durch eine Vernarbungsmembran von dem lebenden Plasmakörper abschließt (Köhler 1907), wenn in ähnlicher Weise verletzte Algen Außenwände bilden oder Zellen höherer Pflanzen einwachsende Pilzhypphen mit Zellulosemassen umschließen (für beides viele Literaturangaben bei Küster 1903 bzw. 1916. 1925), so liegt der letztgenannte Fall einer Wandneubildung vor. Beispiele einfachster Vernarbung durch Zellwandveränderung bieten die Ausbildung einer Kutikula an der durch Verletzung zur Querwand gewordenen Seitenwand von *Cladophora glomerata* (Tittmann 1897), die „Regeneration“ des Wachsüberzuges bei *Ricinus*, *Rubus* und *Macleya* oder der abgeschabten Kutikula bei *Agave americana* und bei *Aloe*-Arten (Tittmann 1897), der allbekannte Abschluß

von Baumwunden durch Harzausfluß aus dem Splintholze der Nadelhölzer und durch Gummiabscheidung im „Wundholze“ der Laubbäume wie bei krautigen Gewächsen (hierüber, wie über eine Reihe anderer verwandter Erscheinungen Molisch 1888), der Wundverschluß durch starke Milchsaftabsonderung bei verschiedenen Pflanzen (de Vries 1881, Ziegenspeck 1924, daselbst einige weitere Literaturangaben), die Vernarbung durch einfache Wandverkorkung im Blatt von *Hoya carnosa* (Massart 1898, S. 48) und am Sproßgipfel von *Helianthus* (Peters 1897), die Einlagerung eines braunen Schutzstoffes („Vagin“) in die bloßgelegten Zellwände bei verletzten Farnen (Literatur bei Küster 1916, 1925), die Vernarbung durch Verdickung der Zellwände am Thallus von *Pallavicinia Lyellii*, einer anakrotynen Jungermanniacee, an den Prothallien der Pteridinee *Vittaria*, sowie an Blättern von Hymenophyllaceen (Massart 1898) und schließlich die Ausfüllung von bloßgelegten Hohlräumen bei verletzten Wasserpflanzen durch Zellwandverdickung (daselbst S. 44). Wie weit die Ausbildung von Rhaphidenbündeln bei *Tradescantia virginica* im Bereich der an die entfernte Epidermis angrenzenden Zellen, nach Kaßner (1910), als „Ersatz“ der Epidermis bezeichnet werden darf, kann dahingestellt bleiben.

Die nächste Stufe der Vernarbungsvorgänge ist durch einfache Zellwachstumsvorgänge ohne Zellteilung gekennzeichnet; es sind dies hauptsächlich „Kallushypertrophien“ in der Sprache Küsters (1903). Hierher gehört die stärkere Wachstums- und Verzweigungstätigkeit der Nachbarfäden verletzter Zellen bei scheibenbildenden Fadenalgen wie *Phycopeltis*, *Coleochaete scutata*, *Melobesia Lejollissii* (Massart 1898); die Bildung einer Art von „Wundgewebe“ durch Aussprossen, geringe Verzweigung und Verflechtung der Hyphen an der Wundfläche älterer, nicht mehr regenerationsfähiger Fruchtkörper von *Agaricus campestris* (Magnus 1906), das Auswachsen von Zellen der Alge *Padina pavonia*, die durch Schnittwunden bloßgelegt wurden, zu großen ungeteilten Blasen (Küster 1916); der Wundverschluß bei Epidermisverletzungen von *Tradescantia virginica* durch das Wachstum der Nachbarzellen, welche die entstandene Lücke ausfüllen (Miehe 1901); schließlich jene hypertrophischen Zellwucherungen an der Wundfläche von Rinde und Holzparenchym der Sprosse und des Mesophylls bei einer Reihe von Monokotylen und Dikotylen, in

selteneren Fällen mit netzförmigen Wandverdickungen verbunden, wie bei der Orchidee *Cattleya* (Küster 1903). In diesem Zusammenhang läßt sich auch der Verschuß von Gefäßen in der Umgebung von Wunden bei Phanerogamen durch Thyllenbildung einordnen, d. h. durch Auswachsen begrenzter Stellen (Tüpfel) der Zellwand der an die Gefäße angrenzenden Parenchymzellen, welche den Hohlraum der Gefäße völlig ausfüllen können. Schon Boehm (1867) hat gezeigt, daß der bei Verwundungen oder bei der Kernholzbildung auftretende Thyllenverschluß so gut wirkt, daß er dem Versuch, bei 1—3 Atmosphären Wasser oder Luft durchzupressen, widersteht; bei sofortigem gutem Verschluß der Wundfläche unterbleibt die Thyllenbildung (Klein 1923), für deren Auslösung in allen Fällen nach den Untersuchungen des letztgenannten Autors ausschlaggebend zu sein scheint, daß die thyllenbildenden Parenchymzellen an Luft statt an Wasser grenzen; Lohse (1924) will die durch die Verletzung bedingten Gleichgewichtsstörungen für die Thyllenbildung verantwortlich machen, die den Ausgleich des so entstandenen „korrelativen Spannungsunterschieds“ darstelle. Solche Thyllenbildung ist auch an jungen Pflanzen, sowohl an Holzpflanzen, wie z. B. an einjährigen Zweigen von *Robinia pseudacacia* als auch bei krautigen Gewächsen, wie z. B. bei ganz jungen Internodien von *Cucurbita ficifolia* (Massart 1898) nach Verwundung festgestellt (weitere Literatur bei Küster 1925).

Die höchste Entwicklung weisen die mit Zellteilung einhergehenden Vernarbungserscheinungen auf; sie bilden einen Teil der „heteroplastischen Hyperplasien“ Küsters (1903). Das Ausprossens von Zellen an bloßgelegten Wänden der Runkelrübe zu einem lockeren, später geschlossenen Gewebe (Vöchting 1892), die Bildung netzfaserartig verdickter Zellen in Blattnarben bei einer Reihe von Orchideen (v. Bretfeld 1879/81) ist hier zu erwähnen; der bei weitem verbreitetste Fall ist aber die Wundkorkbildung. Bei diesem letzten Vorgang entsteht durch Querteilung von etwa parallel zum Wundrand gelagerten Zellen ein sekundäres Meristem, und dieses Phellogen erzeugt dann das mehrschichtige Periderm, dessen Wandungen verkorken. Diese überaus häufige Wundheilungserscheinung ist von v. Bretfeld (1879/81), Beiling (1883), Kny (1889), Vöchting (1892, 1908), Tittmann (1897), Peters (1897), Massart (1898) und vielen anderen eingehend beschrieben worden. Bei verletzten Keimpflanzen ist die

Kutinisierung der Zellwände in den nächsten 3—4 der Wunde benachbarten Zellschichten der erste Schritt des Wundheilungsvorgangs (Nakano 1924). Die mehrzelligen Haare an den Knoten von *Coleus Rehneltianus* verkorken nach Verletzung nur die Querwand der letzten am Leben bleibenden Zelle nach der Seite der absterbenden Nachbarin (Haberlandt 1921c [1923]). In derselben Arbeit wird auch eine Wundkorkbildung durch Zellteilung von Palisadenzellen nach Entfernung eines Epidermisstückes beim Blatt von *Pelargonium zonale* beschrieben. Daß solche Verkorkung der abschließenden Zellschichten einer Wunde einen wirklichen Schutz gewährleistet, beweisen die Versuche Appels (1906), welcher zeigte, daß eine Bakterieninfektion schon nach einer in zwölf Stunden entstandenen Korkeinlagerung nicht mehr möglich war. Das Myzel holzerstörender Pilze wie des *Polyporus igniarius* vermag ebenfalls verkorkte Zellwände nicht zu durchwachsen (Rudan 1917). Daneben ist eine Herabsetzung der Transpiration durch die Verkorkung nachgewiesen. Um Fremdkörper, die in den Organismus eindringen, so um eingestoßene Holzstäbchen beim Kohlrabi (Vöchting 1908), um Wurzeln fremder Pflanzen, die das Innere krautiger oder fleischiger Gewächse durchdringen (Vöchting 1892, Massart 1898), auch um Wurzeln der eigenen Pflanze, die wie bei den an der Basis eingepipsten Blattstecklingen von *Sinningia* (Simon 1920) im Innern eigener Gewebe, hier des Blattstiels, zu wachsen gezwungen sind, ferner an der Grenze der Gewebe von verwachsenden Pfropflingen (Figdor 1891, Vöchting 1892, Buder 1911), hier wahrscheinlich wegen des Absterbens verletzter Zellen und weiterhin ganz allgemein um in Zersetzung übergehende Gewebeteile im Innern der Pflanzen (Vöchting 1892) können sich solche abschließende „Korkmäntel“ bilden. Der Korkbildung kommt möglicherweise eine weitere Bedeutung zu. Von verschiedenen Untersuchern wurde hervorgehoben, daß der Kork einerseits ein Mittel der Herabsetzung der Transpiration darstellt, andererseits auch gerade durch gesteigerte Transpiration bedingt wird (Massart 1898, Küster 1903); unter Wasser findet jedenfalls Korkbildung an verletzten Kartoffelknollen nicht statt, die Berührung der Wundfläche mit der Luft, und zwar mit dem Sauerstoff (Kny 1889, Kabus 1912) ist dazu notwendig. Diese Ergebnisse, die in der Notwendigkeit des Sauerstoffs für die Erneuerung der entfernten dunklen Oberhaut („Rinde“) der Sklerotien von

*Coprinus stercorearius* (Magnus 1906) ein Gegenstück finden, stehen einigermaßen in Widerspruch zu älteren, Küster (1903) entlehnten Angaben, nach denen z. B. beim Aufenthalt höherer Pflanzen im Wasser eine Verkorkung der oberflächlichen Gewebe eintrete (Constantin 1883, 1884) oder nach Füllung der Interzellularen mit Wasser bei *Potamogeton* u. a. eine Verkorkung der Zellwände dieser Luftgänge (Sauvageau 1891); auch noch die letzte Auflage von Küsters „Pathologischer Pflanzenanatomie (1925) enthält Hinweise auf Korkbildung unter Wasser, sowohl an Wasserpflanzen (Nymphaeaceen) nach Gürtler (1905) als an verletzten Wurzeln bei Wasserkulturen von *Funkia Sieboldiana* nach Mayer (1914). Vielleicht erklärt sich dies, mindestens für die erstgenannten Fälle, aus der Schwierigkeit der Feststellung echter Verkorkung in früherer Zeit; auf die Möglichkeit, daß Luftblasen in Interzellularen der Nymphaeaceen eine Rolle spielen könnten, weist Küster (1925) hin. Freilich versagt sowohl die Annahme gesteigerter Transpiration als die der Notwendigkeit des freien Sauerstoffs für die Korkbildung bei den inneren, um zersetzte Gewebe gebildeten Korkauskleidungen. Die Ganzheitsbeziehung ist in allen diesen Fällen dagegen klar: Die Korkbildung ist eine Anpassung an Gewebeerstörungen (durch Verletzung oder sonstige Ursachen), möglicherweise auch an die damit einhergehende anormale Steigerung der Transpiration. Daneben scheint Korkbildung auch als Anpassung gegen hohe Temperatur in Form der Korkmäntel vor allem an den Wurzeln zahlreicher Sandpflanzen der trockenheißen Erdgebiete vorzukommen, durch deren isolierende Wirkung supramaximale Temperaturen im Innern der Pflanze vermieden werden (Diels 1918); wenn diese Bildungen unter der Einwirkung hoher Temperaturen zustandekommen, wären sie als Regulationen, bei Anlage vor der störenden Außenbedingung als Harmonien zu bezeichnen.

Eine Reihe von Vernarbungserscheinungen ohne und mit Zellteilungen — zwei Beispiele wurden oben erwähnt — beschreibt Haberlandt in seinen zur genaueren Bestimmung des Wundreizes unternommenen Untersuchungen, die ihn zur Annahme fördernder Hormone des Leptoms sowie besonderer „Wundhormone“ veranlaßte, von deren großem Erklärungswert für eine Reihe von Erscheinungen bereits im Kapitel „Korrelative Morphosen“ gesprochen wurde. Besonders die Versuche, bei denen



mit Wasser abgespülte Wundflächen von Knollen wenig, unabgespülte oder abgespülte und mit Gewebebrei bedeckte dagegen viel Zellteilungen zeigten, sowie diejenigen, bei denen Blätter, die den Interzellularen nach längsgerissen waren, keine, wenn sie dagegen zerschnitten waren, zahlreiche Zellteilungen zeigen (vgl. z. B. Haberlandt 1921c [1923]), ferner die Injektionsversuche von Reiche (1924) mit Gewebesaft und Zelltrümmern sprechen stark für die Existenz von „Wundhormonen“. Bedenken gegen die Beteiligung von Wundhormonen bei allen Wundheilungsvorgängen haben besonders Schilling (1923a) und Zimmermann (1923) erhoben; die Webersche Hypothese (1924), die Haberlandts „Hormone“ auf Änderungen der Wasserstoffionenkonzentration zurückzuführen sucht, wurde im Kapitel „Korrelative Morphosen“ bereits erwähnt. Für die Entstehung von Vernarbungen an Geweben oder Einzelzellen sind eine Reihe von Arbeiten Haberlandts (1913, 1914, 1919, 1919a, 1920, 1921, 1921c [1923], 1922a) von Bedeutung; auch einzelne, leicht verletzte und plasmolysierte Haarzellen einer Epidermis vermögen sich noch zu teilen.

Alle bisher dargestellten Vorgänge des Schutzes gegen die Wirkung von Verletzungen waren formbildender, gewissermaßen positiver Natur. Andere Hilfsmittel der Pflanze, die derselben Störung der Funktionsganzheit begegnen, tragen negativen Charakter; sie sind selbst Zerstörungen, Reduktionen. Die einfachste derartige Form der Vernarbung besteht im bloßen Eintrocknen der zerstörten Zellen der Wundfläche, wie es bei einigen Orchideen als einziges Schutzmittel vorkommt (v. Bretfeld 1879/1881). Ein Eintrocknen verletzter Stiele bis zum nächsten Knoten ist bei vielen Pflanzen eine alltägliche Erscheinung, bei Rosen z. B. läßt sie sich in jedem Garten beobachten. Von diesen gewissermaßen passiven Vorgängen ist das aktive Abwerfen von verletzten Teilen einer Pflanze zu unterscheiden. Vöchting (1878) beschreibt z. B., daß bei *Heterocentron diversifolium* und bei *Begonia discolor* ein Internodialstück, das beim Abschneiden des apikalen Teils der Pflanze stehen blieb, über dem nächsten Knoten bzw. über der nächsten Knospe mit glatter Rißfläche abgeworfen wird, ferner (1892), daß Blattstiele, die ihrer Fläche beraubt werden, bei genügend guter Ernährung durch einen Wachstumsvorgang abgeworfen werden, und zwar auch dann, wenn sie mit einer Achselknospe zusammen einer anderen Pflanze eingepropft wurden. Das

Abwerfen entspreiteter Blattstiele untersuchte bei einer Reihe von Pflanzen, in ausführlichen Versuchen bei *Coleus hybridus*, Küster (1916a). Auch die Beobachtung, daß von *Pemphigus*-Arten befallene Pappeln und von *Tetraneura* befallene Ulmen die gallentragenden Laubblätter frühzeitig grün schütten (Küster 1911), muß in diesem Zusammenhang erwähnt werden. Ein Internodialstück von *Impatiens Sultani* wird nach Durchschneiden unter Ausbildung eines Vernarbungsgewebes im nächsten Knoten abgeworfen; ebenso wird ein Blatt abgestoßen, dessen Mittelnerv nahe dem Grunde der Spreite durchschnitten oder angesengt wird (Massart 1898). Bei der „interkalaren“ Regeneration einer Wurzelspitze nach seitlichen Einschnitten wird der alte Vegetationspunkt durch Einstellen der Teilungstätigkeit und Entleeren der wesentlichsten Inhaltsstoffe rückgebildet und dann abgestoßen, wobei zuweilen eine besondere Trennungsschicht ausgebildet wird (Němec 1905). Alle diese Vorgänge haben ihr Gegenstück in dem Abwerfen verletzter Glieder bei Tieren, z. B. verletzter Beine bei Krabben und Heuschrecken an vorgebildeter Stelle des zweiten Beingliedes, Erscheinungen, welche die Zoologen als Autotomie bezeichnen.

Eine solche Abstoßung von Teilen kann außer bei Verletzungen auch bei ungünstigen äußeren Bedingungen stattfinden. Im Dunkeln aufgehängte beblätterte Zweige von *Heterocentron diversifolium* werfen alle oder wenigstens die größeren Blätter ab, wobei der Zweig selbst völlig gesund bleibt (Vöchting 1878); im Licht findet der Vorgang nicht statt. Vielleicht läßt auch er sich adaptativ deuten, sofern ja die Blätter ihrer Hauptfunktion, der Assimilation, beraubt sind, und in ihnen darum auch wohl die Störung sich am stärksten äußert. So werfen auch beim Eintrocknen viele Pflanzen ihre Blätter ab, wodurch die verdunstende Oberfläche wesentlich herabgesetzt wird (Pringsheim 1906); weitere Angaben über Blattfall nach schädigenden Eingriffen der verschiedensten Art, durch Hitze oder Verdunkelung, durch Trockenheit wie übergroße Feuchtigkeit finden sich bei Wiesner (1906). Fitting (1911a), welcher das Abwerfen von Blumenblättern, besonders bei *Geranium*-Arten, auf die verschiedensten Änderungen äußerer Bedingungen hin untersuchte, hat für diese Gruppe von Abtrennungsvorgängen, deren Natur als Reizerscheinungen er dargetan hat, den Ausdruck „Chorismen“ vorgeschlagen. Es ist schwer zu ent-

scheiden, wie weit hier nur die Folge von Schädigungen, also Ganzheitsauflösende, pathologische Vorgänge gegeben sind oder wie weit etwa durch die Entfernung eines besonders empfindlichen Organs der Schädigung des ganzen Organismus entgegengewirkt wird.

Soweit die letzte, teleologische Deutung der Vorgänge berechtigt ist, lassen sie sich in eine Reihe gleichartiger Erscheinungen einordnen, deren wesentliches Merkmal das Auftreten von Rückbildungen, von Reduktionen bei ungünstigen Außenbedingungen — z. B. mangelnder Ernährung oder beider Extremen der Wasserzufuhr, Wärme, Beleuchtung usw. — darstellt, und deren Ganzheitsbeziehung in der Erhaltung der Funktionsganzheit durch Einschränkung der normalen Formbildung liegt. Unter diesem Gesichtspunkt wird auch die Verwundung nur eine unter den vielen Funktionsstörungen, da ja eine Wiederherstellung der mitgestörten Formganzheit nicht stattfindet. Die weiteren Beispiele geben regulatorische Reduktionen, die wie die zuletzt besprochenen auf bloße Funktionsstörungen hin erfolgen.

So bilden *Chara fragilis* und *Ch. hispida* unter ungünstigen Lebensbedingungen unberindete Zweige (A. Richter 1894) — daß die Reduktion bei Characeen, die auch im Unterbleiben der Knotenbildung an den Blättern zutage tritt, vor allem auf unzureichende Ernährung zurückzuführen ist, zeigte Goebel (1918) und bestätigte für das Ausbleiben der Berindung Patschovsky (1919) —; Codiaceen vereinfachen ihre Organisation dadurch, daß die Ausbildung der kurzen, verzweigten Seitenäste bei *Udotea Desfontainii*, der „Trichomschläuche“ bei *Codium tomentosum* unterbleibt oder verwischt wird (Küster 1903); das charakteristische Assimilationsgewebe der Marchantien verschwindet bei Kultur in schwachem Licht oder dampfgesättigten Raum und macht einem gleichmäßig gebauten einfachen Thallus Platz (Stahl 1880, Ruge 1893, Goebel 1901); in den Nadeln von *Pinus austriaca* entstehen bei ununterbrochener künstlicher Beleuchtung einfach gebaute Parenchymzellen an Stelle der gegliederten Armpalisaden (Bonnier 1895). Eine Reihe häufig erörterter Rückbildungen im Bau des Blattes schließen sich an: die Verminderung der Schließzellen bei Herabsetzung der Transpiration durch Kultur in feuchter Luft oder Berührung mit Wasser und bei geringer Beleuchtung, die Vereinfachung des Mesophylls bei allen möglichen Schädigungen der Ernährung oder der Transpiration; hier sind auch die schon erwähnten

negativen Anpassungen untergetauchter Landpflanzen einzu-  
reihen. Die wichtigsten Literaturangaben sind bei Küster (1903,  
1916, 1925) zusammengestellt. Oberirdische Organe lassen bei Kul-  
tur in der Erde eine Reduktion des Gefäßteils eintreten (Thomas  
1900); in Wurzeln erfolgt unter ungünstigen Ernährungsbedin-  
gungen, z. B. bei Dunkelkultur der ganzen Pflanze oder beim Ab-  
schneiden der Blätter eine Rückbildung der Zahl der Gefäße und  
Sklerenchymfasern, bei *Vicia faba* sogar der Gefäßstrahlen (Flas-  
kämper 1910). Es muß auch hier wieder hervorgehoben werden,  
daß solche Reduktionen natürlich nicht unter allen Umständen  
regulatorischer Art zu sein brauchen, vielfach wird es sich um bloße  
Äußerungen der Schädigung handeln. Nur insofern stellen sie An-  
passungen dar, als sie durch Vereinfachung der Organisation ein  
Weitergedeihen ermöglichen, das bei voller Ausbildung unter den  
gegebenen Bedingungen unmöglich wäre. Auch die Erscheinungen  
des Etiolements der Sprosse bei Lichtentzug, die zweifellos patho-  
logische Züge aufweisen oder doch aufweisen können, zeigen unter  
Umständen regulatorischen Charakter; so sind nach Leonhardt  
(1915) die für das unterirdische Wachstum recht nützlichen Vor-  
gänge der stärkeren Streckung der Internodien, der Ausbildung  
kleiner, anliegender Blätter, der häufigen Inversstellung des Gip-  
fels usw., die bei Sprossen unter Widerstand leistender Erdbede-  
kung auftreten, alleinige Wirkung des Lichtentzugs, neben der nur  
noch Einflüsse mechanischer Hemmung sich geltend machen. Die  
Folgen der Dunkelheit helfen zugleich die mechanischen Wider-  
stände leichter überwinden und den Sproß in „normale“ Lebens-  
bedingungen (Atmosphäre, Licht) bringen. Ähnlich wie viele  
Tiere zeigen auch die Pflanzen beim Fehlen der zureichenden  
Menge eines unentbehrlichen Nährstoffes ein „Wachstum im  
Hungerzustand“, bei dem eine erhebliche Minderausbildung der  
Gewebe, vor allem der sekundären Meristeme wie gewisser Ele-  
mente der Leitbündel erfolgt (vgl. Gauchery 1899 über die Ana-  
tomie von Zwergformen, ferner Pethybridge 1899, Obaton  
1922). Dabei kommt das Regulatorische dieser Rückbildungs-  
vorgänge darin deutlich zum Ausdruck, daß es selbst solchen  
Kummerformen höherer Pflanzen noch möglich ist, Fortpflan-  
zungsorgane zu bilden. In der erheblichen Beschleunigung der  
Ausbildung dieser Fortpflanzungsorgane liegt wiederum eine offen-  
kundige Anpassung. So bildet Jost (1908) einen Rosenkeimling

ab, der nach Ausbildung weniger Blätter im ersten Jahr zur Blütenbildung überging und erwähnt eine Angabe von Heinricher (1906), der bei Dichtsaat auf schlechtem Boden 18 mm hohe Pflanzen von *Sinapis nigra* beobachtete, die eine Blüte erzeugten und sogar bis zur Ausbildung eines Schötchens gelangten. Alle als „Notreife“ zu kennzeichnenden Vorgänge gehören hierher; die von der Pflanze mit großer Beschleunigung gebildeten Vermehrungsorgane haben mehr Aussicht als die Pflanze selbst, die ungünstigen Bedingungen zu überstehen. So spannen vom Substrat losgelöste oder unter ungünstigen Bedingungen, etwa zu großer Trockenheit von Substrat oder Luft wachsende Fruchtkörper von *Agaricus campestris* den Hut längst vor Erreichung der gewöhnlichen Größe auf und bilden frühzeitig Basidien und Sporen aus, so daß Fruchtkörper von nur 2 cm Höhe vorkommen (W. Magnus 1906). Wenn bei *Vaucheria repens* (Klebs 1904) nach Verdunkelung sofort, nach Verminderung der Temperatur bis nahe dem Minimum oder nach Steigerung des Salzgehaltes bis nahe dem Maximum nach einigen Tagen, Zoosporenbildung eintritt, die wochenlang, bis zur völligen Erschöpfung der wachsenden Fäden, andauern kann, so wird in der beweglichen Schwärmspore eine Form des Organismus erzeugt, die viel eher als der fädige Thallus die Möglichkeit hat, den Schädigungen zu entgehen. *Mucor racemosus* gliedert — wie eine Reihe anderer Pilze — bei unzureichender organischer oder anorganischer Ernährung am Myzelium oder an Sporangienträgern angeschwollene Zellen mit fettreichem Inhalt und derber Membran ab, die „Gemmen“, welche die ungünstigen Bedingungen überdauern können. Mit dem vollständigen Zerfall in solche Dauerzellen ist der Übergang zur Totalrestitution gegeben. Entstehung der gegen chemische und osmotische Einflüsse, Hitze und Austrocknen, Pilze und Bakterien äußerst widerstandsfähigen Brutkörper an Protonema, Rhizoiden und Zellfäden des Stengels des Mooses *Leptobryum pyriforme* beobachtete E. Pringsheim (1921) bei beginnender Erschöpfung der Nährsalzlösung, in der die Pflanze (in Reinkultur) gehalten wurde. Bei den Lebermossen *Fegatella conica*, *Fegatella supradecomposita* und *Pellia calycina*, den Wasserpflanzen *Myriophyllum verticillatum* und *Utricularia vulgaris* sowie bei *Pinguicula vulgaris* gelingt es, unter ungünstigen Bedingungen — Lichtmangel, niedere Temperatur oder schroffen Temperaturwechsel, Wassermangel, Nährsalz-

mangel — die Bildung von Ruheorganen auch im Sommer herbeizuführen („Winter“knöllchen, -ästchen, -knospen, -zwiebeln), die normalerweise im Winter auftreten (Ringel-Suessenguth 1922). Die Schwierigkeit der Grenzbestimmung zwischen Harmonien und Regulationen tritt auch hier zutage: die ungünstigen Bedingungen sind die für die Pflanzen im Winter „normalen“ und nur durch ihre andersartige Einschaltung in die Entwicklung der Pflanze „anormal“. Schädlich sind sie der ausgebildeten Pflanze auf alle Fälle, wann sie auch auftreten; und die Reaktion der Pflanze führt zur Überwindung der Schädigung oder doch in der Richtung dieser Überwindung, ist „regulatorisch“, — ob wir sie nun dort als „Harmonien“ oder hier als „Regulationen“ bezeichnen.

Daß wie solche „Ruheorgane“ so auch die verschiedenen Arten von Sporen usw. der Bakterien und Pilze den ungünstigen Bedingungen (Hitze, Kälte, Trockenheit, Nährstoffmangel) in hohem Maße zu widerstehen vermögen, ist ja allgemein bekannt; interessant ist, daß bei den wärmeliebenden Pilzen *Thermoascus* und *Anixia* schon die Anlagen der Peritheecien, nicht erst die reifen Dauerformen eine beträchtlich erhöhte Kälteresistenz gegenüber dem vegetativen Myzel besitzen, wie auch ihre Atmung durch Abkühlung in viel geringerem Grade als bei den vegetativen Stadien beeinflußt wird (Noack 1920).

Ein den „Notreife“-Erscheinungen verwandter Vorgang ist es wohl auch, wenn vorgekeimte Kartoffeln, die nach Abschneiden der oberen Teile des „Vortriebes“ so tief in den Boden verpflanzt worden waren, daß keine Knospe mehr zum Laubtrieb werden konnte, aus den Stolonen Tochterknollen hervorgehen lassen, in die alle Bildungsstoffe der Mutterknolle einwandern (Vöchting 1887). Dieselbe Erscheinung läßt sich übrigens an Kartoffelknollen beobachten, die nach Beginn des Auskeimens trocken und dunkel gehalten werden. Die dem sicheren Absterben geweihte einjährige Mutterknolle „rettet“ gewissermaßen wie der Pilz bei der Gemmenbildung die lebende Substanz bis zum Eintreten günstigerer Bedingungen.

### β) Funktionelle Adaptation.

Die Bezeichnung „funktionelle Anpassung“ wird meist in einem recht weiten und unbestimmten Sinne angewandt. Zahlreiche Fälle dieser sogenannten funktionellen Anpassung geschehen durch-

aus im Rahmen „normaler“ Lebensvorgänge, sind also gar keine Regulationen, sondern Harmonien; sie sind oben als „funktionelle Morphosen“ kurz gekennzeichnet worden. Doch bleibt noch eine recht beträchtliche Reihe von Beispielen, in denen die Steigerung einer Funktion eine so deutliche Störung darstellt, daß die Verstärkung des funktionierenden Organs als zweifellose Anpassung aufgefaßt werden muß.

Ein häufig experimentell in Angriff genommenes Problem betrifft die Frage, ob durch erhebliche mechanische Einwirkung als Druck oder Zug eine Verstärkung des beanspruchten mechanischen Gewebes hervorgerufen werden könne.

Durch Heglers Arbeit (1893) schien sie in bejahendem Sinne erledigt. Seine Angaben stellten sich aber als irrtümlich heraus und die Untersuchungen der folgenden Jahre schienen bündig das Gegenteil zu beweisen. Vöchting (1902, 1908) stellte in sorgfältigen Untersuchungen fest, daß ein unmittelbarer Einfluß von hohem Druck und Zug auf die Ausbildung mechanischen Gewebes bei aufrecht stehenden Pflanzenorganen nicht wahrnehmbar sei. Wiedersheim (1903) erzielte (mit einer einzigen Ausnahme) bei seinen Belastungsversuchen an Trauerbäumen gleichfalls keinen Erfolg. Keller (1904) konnte an Fruchtstielen, deren mechanisches Gewebe normalerweise mit der Ausbildung (und Gewichtsvermehrung) der Früchte sich steigert, keinerlei Wirkung verhältnismäßig großer Belastung feststellen. Ball (1904) widerlegte einwandfrei Heglers Ergebnisse an dessen eigenen Versuchsobjekten. Diesen negativen Angaben stehen aber auch wieder positive gegenüber. Bei *Corylus avellana* var. *pendula* stellte Wiedersheim (1903) eine Verstärkung der Bastzellen nach Belastung fest. Wildt (1906) erzielte durch Zugwirkung eine Umwandlung von „Ernährungswurzeln“ ohne mechanische Elemente mit mehr oder weniger großem Mark zu „Befestigungswurzeln“, sofern in ihnen möglichst zugfeste Konstruktionen mit „zentripetaler Tendenz“ entstehen sollen. Es tritt dabei eine Verminderung des Markes und eine Zusammenhäufung der Bündel in der Mitte der Wurzel auf. Flaskämper (1910) will dies freilich nicht als Anpassungserscheinung gelten lassen, weil der anatomische Bau der umgewandelten Wurzeln weder theoretisch noch praktisch eine zugfestere Konstruktion als der normale darstelle; sein anderes Argument, daß es sich um „Hemmungserscheinungen“ handle, die ähnlich durch verschie-

denartige ungünstige Kulturbedingungen zu erzielen seien, hat für sich keine Bedeutung für die Ganzheitsbeurteilung. Hibbard (1907) behauptet bei *Helianthus annuus*, *Ricinus communis* u. a. Pflanzen eine Vermehrung des mechanischen Gewebes in Stamm und Wurzeln nach Druck- und eine schwache Verstärkung der mechanischen Zellen im Stengel von *Vinca major* durch Zugwirkung. Prein (1908) will Ausbildung radialer Versteifungen bei unter Druck gewachsenen Wurzeln beobachtet haben. Schuster (1908) gibt als Erfolg von Spannungsversuchen an Dikotylenblättern an, daß die vom Druck am stärksten getroffenen Sekundärnerven sich in die Richtung des Druckes einstellen, und daß gleichzeitig „zur Erhöhung der Festigkeit“ die Sekundär- und Tertiärnerven vermehrt und das Maschennetz in Gegenden stärkster Spannung verengert werden kann. Bei Wurzeln und Stengeln verschiedener Pflanzen, die teilweise durch enge Glasröhren oder zwischen Glasplatten eingeschlossen zu wachsen gezwungen wurden, gibt Bloch (1921) neben geringerer Größe der Zellen und Gefäße auch stärkere Verdickung der verholzten Zellen an. Weitere Literaturangaben, meist negativer Art, finden sich bei Jost (1923, Bd. II, S. 63). Die zuverlässigste Tatsachenangabe stammt von Vöchting (1902, 1908). Dabei ist abzusehen von seiner Feststellung, daß bei Druckversuchen an *Helianthus annuus* sich außer einer Verdickung der Achse eine Verstärkung der mechanischen Elemente des Holzkörpers einstellte, da diese von Vöchting selbst nicht als eine direkte Folge des Druckes, sondern als die der dadurch bedingten Hemmung des Längswachstums des Sprosses betrachtet wird. Von größerer Bedeutung ist die an horizontal gelegten hypertrophischen Achsen von Wirsing und Kohlrabi durch monatelange Zugbelastung erzielte schwache Zunahme der mechanischen Gewebe auf der Oberseite (Zugseite) und Unterseite (Druckseite) der Sprosse, die als die Anfänge zur Ausbildung der Gurtungen eines I-förmigen Trägers aufgefaßt werden können.

Vielleicht kommt hier als wesentlich in Betracht, daß die Wirkung der Spannungen in dem Pflanzenorgan keine gleichmäßige war und weiterhin, daß der geotropische Reizerfolg des Aufrichtens aus der anormalen Stellung unterdrückt wurde. Denn so zweifelhaft alle Angaben sind, die von einer funktionellen Anpassung an gleichmäßigen Zug oder Druck in der Längsrichtung eines Organs berichten, so überzeugend sind die Versuchsergebnisse über



die Wirkung von Spannungsunterschieden, wie sie entweder durch Verhinderung tropistischer Krümmungen oder durch gewaltsame mechanische Krümmung erzielt wurden. Schon bei Wortmann (1887) und Elfving (1888) findet sich die Angabe, daß in Epidermis und Rinde von Organen, an denen die Ausführung von Reizkrümmungen unterdrückt oder eine gewaltsame Biegung herbeigeführt wurde, z. B. im Epikotyl des Bohnenkeimlings, starke kollenchymatische Wandverdickungen auftraten; bei mechanischer Krümmung fanden sie sich auf der Konvexseite (Zugseite), bei der Verhinderung negativ geotropischer oder positiv phototropischer Krümmungen auf der Oberseite bzw. der beleuchteten Seite des Organs. Auch Pfeffer (1893a) beobachtete einseitige Verdickung an Grasknoten, welche an der Ausführung geotropischer Krümmungen verhindert wurden. Ball (1904) bestätigte und erweiterte diese Ergebnisse bei *Phaseolus*, *Ricinus* u. a. Pflanzen, indem er neben der Verstärkung der kollenchymatischen Elemente auch das Auftreten erheblicher Mengen verdickter Bastfasern nachwies. Eine ausführliche Darstellung der Ausbildung stärkerer Zellwandverdickungen unter Verkleinerung des Zellinnenraumes bei Kollenchym-, Bast- und Holzzellen der Konvexseite gewaltsam gekrümmter, noch wachstumsfähiger Krautspresse gab dann Bücher (1906), welcher diese Erscheinung *Kamptotrophismus* nannte. Auf der Konkavseite tritt eine geringere Ausbildung der Wandverdickungen dieser Zellen bei größerer Zellweite als normal ein, worauf auch Ball schon hingewiesen hatte. Wurden geotropische oder phototropische Krümmungen auf mechanischem Wege verhindert, so traten dieselben Verstärkungen der mechanischen Zellen an der Oberseite auf, die bei Ausführung der Aufrichtung zur Konkavseite geworden wäre, und die wie die Konvexseite beim *Kamptotrophismus* unter erhöhter Zugwirkung stand; hier spricht Bücher von *Geotrophismus* bzw. *Heliotrophismus*. Eine Vereinigung von Zwangskrümmung und verhinderter Reizkrümmung ergab eine verstärkte Wirkung. Neubert (1911) wies seither dieselbe Erscheinung an Blattstielen nach, und Trülzsch (1914) beschrieb *kamptotrophische* Wachstumsverstärkungen der sekundären Gewebe von *Ficus pumila*, die auf der Konkavseite der Krümmung zahlreichere und größere Holz- und Bastzellen ausbildeten.

Wie man sich auch die ursächliche Vermittlung des Geschehens

zu denken habe, außer Zweifel steht jedenfalls, daß die durch die Störung gesetzte vermehrte Inanspruchnahme der mechanischen Gewebe durch eine Verstärkung dieser Gewebe an den jeweils am meisten betroffenen Stellen beantwortet wird. Man hat daher das Recht, von einer funktionellen Adaptation zu sprechen. Angaben über regulatorische Verstärkungen des mechanischen Gewebes, die als funktionelle Anpassungen gedeutet werden, ohne daß experimentelle Prüfung vorläge, sind nicht allzu selten. Wahrscheinlich ist hier allenfalls der zweckmäßig zu beurteilende Erfolg, über die in der Behauptung funktioneller Anpassung liegende kausale Beziehung ist damit aber noch gar nichts ausgesagt. Als Beispiel (übrigens ohne unzulässige Deutung durch den Autor) möge die erhebliche Verstärkung der Bastsieheln auf der stärker beanspruchten Blattstieloberseite des einzig übriggelassenen und durch adaptives Wachstum beträchtlich größer und schwerer gewordenen Blattes von *Acer pseudoplatanus* durch Anlagerung tertiärer Membranlamellen erwähnt werden (Goos 1923).

Eine andere Gruppe funktioneller Anpassungen betrifft die Organe der Ernährung, insbesondere Stoffleitung. Das Tatsachenmaterial fließt hier reichlicher, so daß es genügt, einige der wesentlichsten Beispiele herauszugreifen.

Auf verschiedene Arten ist es möglich, den Leitbündeln erheblich höhere Leistungen zu übertragen, als sie ihnen sonst zukommen. Einen Weg hierzu fand Vöchting (1887, 1900) in der Einschaltung einer Knolle in den Grundstock der Pflanze, die er bei Sproßknollen von *Oxalis crassicaulis* und der Kartoffel, sowie mit der Wurzelknolle von *Dahlia variabilis* ausführte. Durch die Wurzelbildung kommt die Knolle an einen ungewöhnlichen Ort innerhalb des Organismus. Sie hat jetzt die gesamte Stoffleitung der Pflanze mit zu übernehmen; sowohl der Wasserstrom von der Wurzel zu den übrigen Teilen, als der Zufluß plastischer Stoffe von den Laubtrieben zum Wurzelsystem und den jungen Knollen geht durch ihre Leitungsbahnen. Als Erfolg ergab sich eine durch Kambiumtätigkeit vermittelte erhebliche sekundäre Vermehrung der Bündel, bei welcher in der *Oxalis*-Knolle auch Elemente auftraten, die ihr sonst fremd sind; außerdem zeigte *Oxalis* auch Zellteilungen im primären Holzteil. Eine Bestätigung und Erweiterung der Erfahrungen an der Kartoffel gab Schlumberger (1913), welcher beobachtete, daß eine durch Entstehung von Wurzeln an

einem Kallus des basalen Endes eingeschaltete Knolle sich neben Vermehrung der sekundären Elemente des Holz- und Siebteils auch durch Ausbildung eines Interfaszikulkambiums und dessen Tätigkeit verstärkte. Bei Kohlrabiknollen gelang es Vöchting (1908), durch Wurzelbildung des Markes den Wasserstrom eine Strecke weit durch die konzentrischen Bündel des Markes statt durch die mächtigeren kollateralen Bündel des Holzteils zu leiten und auch hier ein ungewöhnliches Wachstum der Markstränge festzustellen.

Beim Kohlrabi wandte Vöchting (1908) auch ein anderes Mittel der Funktionssteigerung des Leitungssystems an, nämlich die Pfropfung. Durch Einpfropfen unbewurzelter Knollen in das Mark bewirkte die den Markbündeln zugemutete erhebliche Steigerung der Leistungen eine durch das Kambium vermittelte Vergrößerung der Bündel auf das Doppelte ihres Umfangs, wobei auch dem Mark sonst fremde Zellelemente auftraten. Dieselben Ergebnisse hatte Vöchting schon früher (1892) an der Runkelrübe erzielt, wenn etwa die abgeschnittene untere Hälfte der Rübe unter eingepfropften Reisern ein örtlich beschränktes nachträgliches Dickenwachstum erfuhr, oder wenn ein solcher sekundärer Zuwachs an der Seite einer Wurzel auftrat, an der man ihr ein Blatt eingepfropft hatte.

Ein ausgezeichnetes Beispiel für denselben Typus der Regulation bietet Winklers Arbeit (1908) über die Umwandlung des Blattstiels von *Torenia asiatica* zum Stengel. In dem durch Adventivrestitution eines losgelösten, an der Stielbasis bewurzelten Blattes eingeschalteten Blattstiel bewirkte die stärkere Inanspruchnahme der Gefäße ein Wiederauftreten des Gefäßkambiums, welches Holzteil und Siebteil verstärkte, sowie eine Umwandlung bereits ausgebildeter Parenchymzellen zu einem neuen Kambium, das seinerseits eine starke Teilungsfähigkeit aufwies. Die Verstärkung der Gefäßbildung durch das Kambium in bewurzelten Blattstecklingen muß hier gleichfalls erwähnt werden, die soweit gehen kann, daß wie beim Blattstiel von *Torenia* durch Schließung des Holzkörpers geradezu Stammstruktur auftritt, wie das Löhr (1908) an sproßlosen Blattstecklingen von *Achyranthes Verschaffeltii* nachgewiesen hat; Blattstielpfropfungen an isolierten Blättern von *Achyranthes* (Löhr 1909) hatten dasselbe Ergebnis der anatomischen Umbildung zum Stengel wie der Winklersche Versuch (s. a. o. S. 210).

Das Seltsame aller bisher beschriebenen Fälle liegt darin, daß nicht die von der Funktionssteigerung unmittelbar betroffenen Gewebe sich verstärken oder durch Teilung vermehren, sondern daß ihre Vermehrung durch ein besonderes Teilungsgewebe vermittelt wird, das zudem in einigen Fällen (Kartoffel nach Schlu mberger, *Torenia* nach Winkler) aus anderen Geweben erst neu erzeugt wird. Winkler spricht bei dieser Vermittlung der funktionellen Anpassung durch eine Art von Reizleitung von einer „Aktivitätshyperplasie in weiterem Sinn“ (mit indirektem funktionellem Reiz).

Eine Reihe von Erscheinungen dieser Art lassen sich unmittelbar als funktionelle Kompensation auffassen: nach Entfernung eines bestimmten Organs übernimmt ein anderes seine Tätigkeit. Die verstärkte Ausbildung der Markbündel beim Kohlrabi erzielte Vöchting (1908) auch durch Ringelung, d. h. durch Wegschneiden von Rinde und Holzteil. Ähnliche Vorgänge finden sich in derselben Arbeit auch bei *Phyllocactus* und bei *Mammillaria rhodanta* beschrieben. Wenn an einem Sproßstück von *Phyllocactus* die Mittelrippe mit dem Holzkörper am basalen Ende auf etwa 3 cm entfernt und außerdem die Präventivknospenherde des Blattachselgewebes abgetragen wurden, so bildeten unter geeigneten Bedingungen die „Flügel“enden Wurzeln, und es entstand in einem Flügel (oder auch in beiden) ein aus drei bis fünf Strängen zusammengesetzter Holzkörper, der die kürzeste Verbindung zwischen dem oberen Teil der Mittelrippe und den Wurzeln darstellte. Durch Abschneiden und Kultivieren eines einzelnen Flügels konnte dasselbe Ergebnis erzielt werden. Bei *Mammillaria* entwickelten sich nach Unterbrechung des um das Mark geordneten Bündelringes der Blattspurstränge durch ein eingeschobenes scharfes Holzplättchen die von den Mammillen kommenden kleinen rindenständigen Bündel in sehr erheblicher Weise weiter; ein Teil der Neubildungen entstand vielleicht sogar unabhängig von den vorhandenen Gefäßkambien. Eine kompensatorische funktionelle Anpassung an vermehrte Stoffleitung unter solcher Neuausbildung eines Bildungsgewebes durch Umdifferenzierung fertiger Gewebe beschreibt Schilberszky (1892). Wenn er aus dem Epikotyl von *Phaseolus multiflorus* oder aus dem Hypokotyl von *Phaseolus vulgaris* erhebliche Teilstücke herausschnitt, so daß weniger als die Hälfte des Querschnitts für die Stoffleitung

erhalten blieb, so kamen die Pflanzen den erheblich erhöhten Ansprüchen an das Leitungsgewebe nach vorübergehender Verlangsamung des Wachstums bald völlig nach und wuchsen normal weiter. Die innersten Schichten des primären Rindenparenchyms, besonders die Stärkescheide, hatten sich zu einem Folgeremistem umgestaltet, das erhebliche Mengen von Xylem und Phloem lieferte, so daß neben einem mächtig entwickelten extrafaszikulären Holzkörper typischer Weichbast samt seinen charakteristischen Gerbstoffbehältern und später auch Hartbast in dickwandigen Schichten entstand.

Von einer mittelbaren funktionellen Adaptation kann man wohl auch sprechen, wenn bei quer, schief oder schraubig geführten Einschnitten in die Rinde von Bäumen, welche das Kambium anschneiden, eine starke Wundholzbildung eintritt, und zwar unter einer derartigen Umlagerung der Kambiumzellen, daß die neu entstehenden Bündelelemente die Wunde bogenförmig umgehen und die normalen Leitungsverhältnisse wieder herstellen. Das Kambium zerfällt dabei in kurze parenchymatische Teilzellen, die in geänderter Richtung derart auswachsen, daß die oberhalb und die unterhalb der Wunde sich ausbildenden Gefäße um die Wunde herum aufeinander zu wachsen und zu geschlossenen, den Wundrand umkreisenden Bündelzügen werden, während schon zuvor quere Gefäßstränge den Anschluß an die zu beiden Seiten der Wunde verlaufenden normalen längsgestreckten Leitungsbahnen hergestellt haben (Neeff 1914). Die Einordnung dieser Gestaltungsvorgänge an dieser Stelle beruht auf der Voraussetzung, daß der sie bedingende Reiz in der durch Unterbrechung des Nährstoffstromes geschaffenen Störung der Leitungsverhältnisse zu sehen sei; daß er nicht die einzige Bedingung des Geschehens ist, zeigt freilich die Notwendigkeit der Verletzung des Kambiums für seine Auslösung.

Bei einer Reihe der zuletzt genannten Beispiele handelt es sich wie bei manchen induzierten Adaptationen um einen Ausgleich von durch Verwundung bzw. Entnahme gesetzten Störungen, der aber deshalb nicht als Restitution bezeichnet wird, weil das Entnommene durch die eintretenden Gestaltungsvorgänge nur seiner Funktion nach wiederhergestellt wird. Natürlich ließen sich vielfache Übergänge, z. B. zu Strukturkallusbildungen, aufzeigen.

Während es sich bei fast allen bisher erwähnten Beispielen um

eine „mittelbare“ funktionelle Adaptation handelt, bei der vorhandenes Bildungsgewebe die über das Normalmaß beanspruchten Gewebe vermehrt, oder benachbarte Gewebe sich zu einem solchen Bildungsgewebe umgestalten, kennt man auch einzelne Fälle, wo wie bei der Ausbildung der „queren Gefäßverbindungen“ in dem zuletzt erwähnten Beispiel möglicherweise außerdem oder auch ausschließlich „unmittelbare“ Anpassung durch direkte Umdifferenzierung vorkommt. So beschreibt Schuster (1908), daß beim Ausgleich der Folgen des Durchschneidens von Blattmittelnerven Parenchymzellen zu Tracheiden werden können. Simon (1908a) schnitt bei *Iresine Lindeni*, *Achyranthes Verschaffeltii*, *Coleus hybridus*, *Impatiens Sultani* und *Impatiens Holstii* die Gefäßstränge der einen Seite der Internodien durch, verhinderte die Verwachsung der Wundflächen durch ein eingestecktes Glimmerplättchen und untersuchte die Ausdifferenzierung der Gefäßanschlüsse, durch die der übrig gebliebene Teil des Internodiums den gesteigerten Ansprüchen an die Stoffleitung gerecht wurde. Er fand, daß stets von den basalen Bündelenden eine Neubildung von Bündelsträngen ausging, die zu Anschlußbahnen an die apikalen Enden der durchschnittenen oder an unverletzte Bündel wurden. War das Zwischenbündelkambium bereits ausgebildet, so übernahm dieses durch Wundholzbildung den Ersatz; war es noch nicht vorhanden, so trat neben mehreren Arten mittelbarer Umwandlung auch direkte Umdifferenzierung von Markzellen der Randpartien des Markes zu Tracheiden auf. Bei der mittelbaren Umwandlung konnten der Umbildung einer Markzelle zu Tracheiden mehrere Teilungen vorhergehen. Ob es sich hier freilich um eine funktionelle Adaptation handelt, ist insofern zweifelhaft, als die Umdifferenzierung stets vom basalen Ende der durchschnittenen Bündel ausgeht; wenn die Vermutung Simons zu Recht besteht, daß hier ein dem Hydrotropismus verwandter Reizvorgang vorliege, der einem Wassermangel der nicht genügend versorgten apikalen Bündelenden zuzuschreiben sei, dann müßte dieser Vorgang zu den korrelativen Adaptationen gestellt werden. Ähnliche Überlegungen gelten übrigens auch für die von Neeff in dem oben erwähnten Beispiel festgestellten direkten und indirekten Umdifferenzierungen und Differenzierungen von Gefäß- bzw. Kambiumzellen, die ja auch unter dem Einfluß eines „Richtungsreizes“ stehen sollen. Annähernd dieselben Vorgänge wie Simon

fand H. F. Freundlich (1909) nach Durchschneiden von Gefäßbündeln in Blattgebilden von *Ginkgo* und Dikotylen, auch hier nur von den basalen Bündelenden ausgehend; er stellte eine direkte Umdifferenzierung von Schwammparenchymzellen zu Tracheiden fest (bei *Ginkgo*, *Mirabilis*, *Colutea*), eine mittelbare Umbildung von Schwammparenchymzellen nach vorangegangener Teilung in Tochterzellen und eine Ausbildung echter Gefäße nach vorangegangener Umgestaltung von Teilen des Schwammparenchyms zu typischen Prokambiumsträngen. In diesen Zusammenhang gehört wohl auch die von Daposcheg-Uhlár (1911) beschriebene Ausbildung tracheidenführender „wulstiger Kalluszüge“, welche bei *Gesnera graciosa* nach entgegengesetzt geführten, ein Internodium isolierenden Schnitten auftraten, und welche vom oberen nach dem unteren Schnittrand hin ziehend die gestörte Stoffleitung wieder herstellten. Hier läßt sich ferner, worauf Küster (1911) hingewiesen hat, die Angabe v. Guttenbergs (1905) anschließen, daß am Rande der Gallen von *Ustilago maydis* sich besonders xylemreiche Bündel finden, welche die über den Gallen gelegenen Blatteile mit Wasser versorgen. Die sonst bei Gallen häufige Verstärkung der Leitungsgewebe der Pflanze infolge des verstärkten Stoffstroms, wie sie z. B. bei *Rhodites rosae* (Küster 1911) vorliegt, ist nur dann als funktionelle Anpassung zu deuten, wenn man geneigt ist, den Stofftransport selbst als Ganzheitserhaltend anzusehen.

Bei den Beispielen funktioneller Adaptation an vermehrte Stoffleitung haben wir als sicher erwiesen nur mittelbare Umbildung — mittels eines vorhandenen oder durch Umdifferenzierung aus anderen fertigen Geweben entstehenden Meristems — kennen gelernt; die Beispiele einer direkten Umdifferenzierung bei Schuster (1908), Simon (1908a), Freundlich (1909) und Neeff (1914) bedürfen einer weitergehenden kausalen Aufhellung, da es möglich ist, daß es sich hier gar nicht um die Wirkung einer Mehrleistung, sondern um andersartige Beziehungen zwischen verschiedenen Teilen des Organismus handelt, also um korrelative Adaptationen.

Eine andere Gruppe funktioneller Anpassungen bezieht sich auf die Vorgänge, die eine Aufspeicherung von angehäuften übernormalen Stoffmengen ermöglichen. Hier ist in erster Linie die von Vöchting untersuchte Ausbildung „vikariierender“ Knol-

len zu nennen. Durch Entfernung der normalen Knollen und Verhinderung ihrer Entstehung wird die Knollenbildung Organen „aufgezwungen“, die sie sonst nicht liefern. Das erste beschriebene Beispiel sind die „stärkekranken Kartoffelpflanzen“ (Vöchting 1887). In den oberirdischen Teilen einer Kartoffelpflanze, bei der die Knolle von dem Vortrieb mit seinen Wurzeln und Laubsprossen abgetrennt und durch Entfernung der unterirdischen Ausläufer die Knollenbildung im Boden verhindert wurde, zeigt sich eine ungewöhnliche Stärkeanhäufung in allen Parenchymzellen von Mark, Rinde und Bündeln, die ein erhebliches Dickenwachstum dieser Teile zur Folge hat. Weiterhin bilden sich aus oberirdischen Ausläufern oder nach deren Entfernung aus Laubsprossen oberirdische Knollen, durch gelegentliche Blattbildung den Laubsprossen ähnlich, in welche die Stärke nun (vollständig freilich nur im Dunkeln) einwandert. Entsprechend verhält es sich mit der Entstehung der verschiedenen Ausläuferinternodiaknollen und der erstmals beobachteten Blattknolle von *Oxalis crassicaulis* (Vöchting 1900), wo die neuen Knollen vorwiegend durch Volumvergrößerung von Parenchymzellen infolge der durch die Entfernung der eigentlichen Knollen bedingten Stärkeanhäufung entstanden; in den aus umgewandelten Blattstielen hervorgegangenen Knollen vermehrte sich außerdem die Zahl der Elemente des Siebteils der Bündel — es kann sogar das kollaterale Bündel zum bikollateralen werden —, während zugleich die Ausbildung der angelegten Kollenchymzellen an der Außenseite der Leitbündel, die keine Leistung mehr zu erfüllen gehabt hätten, unterblieb (funktionelle regulatorische Reduktion). Die regulative Ausbildung der Ersatzknollen in Sproß, Sproßknospen und Wurzel von *Helianthus tuberosus* und in Sproß und Wurzel von *Boussingaultia baselloides*, bei welcher dieselbe Funktionsregulation vorliegt, wurde des höheren Grades der organisatorischen Vorgänge wegen als Restitution, und zwar als kompensatorische Hypertypie gekennzeichnet (vgl. S. 210f.).

Der regulatorische Ausgleich einer anormalen Stoffanhäufung kann aber auch durch andere Ursachen als die Entfernung von Knollen bedingt sein. Wo immer eine Pflanze lebenskräftiger Organe beraubt wird, die einen starken Stoffverbrauch hatten, können Gewebe, ja Organe neu gebildet werden, die eine Aufspeicherung der überschüssigen Stoffe ermöglichen. So treten bei andauernder Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit bei einigen



Pflanzen, wie dem Kohlrabi, dem Wirsing, der Sonnenblume usw. (nach ersten Beobachtungen von Kraus [1881] vor allem durch Vöchting [1908] untersucht; bezüglich der Sonnenblume ist auch Branscheidt [1923] zu vergleichen) hypertrophische Bildungen, gleichmäßige oder ungleichmäßige Anschwellungen auf, in denen die Holzbildung unterbleibt, dagegen die Entstehung von Weichbast und Parenchymzellen erheblich gefördert wird, so daß ein kohlehydrat- und eiweißreiches Gewebe entsteht. Das zahlreiche Auftreten von Idioblasten — bei den besonders interessanten „Blattkissen“ des Kohlrabi sogar artfremder Idioblasten —, von anormaler Anordnung der Bündelbestandteile usw. spricht für die Störung, die zu diesen regulatorischen Bildungen führte, gab freilich auch Anlaß, sie als „Tumoren“, als bösartige Geschwülste zu deuten. Das abnorme Dickenwachstum wird hervorgerufen durch Neuanlage von Kambiumfalten, -platten und -ringen, die zum Teil im Anschluß an das alte Kambium entstehen, zum Teil wahrscheinlich durch Umdifferenzierung davon unabhängiger Gewebeteile. Sofern diese neugebildeten Speicherorgane die Stoffe aufnehmen, die sonst den Blütenständen zugeflossen wären, läßt ihre Entstehung sich zweifellos als funktionelle Adaptation auffassen. Das Dickenwachstum dekapitierter Blütenstengel von *Allium Cepa* (Lakon 1913) durch Vermehrung des Grundparenchyms, mit dem zugleich auch eine erhebliche Verstärkung des Blattgrüns verbunden ist, gehört wohl gleichfalls hierher.

In kausaler Beziehung gleichartig ist die von Simon (1920) beschriebene Ausbildung von stärkegefüllten „Kallusknollen“ an der Basis isolierter Blätter bzw. die Einschaltung solcher Knollen in den Blattstiel oder in die Blattrippe nach Eingipsen der basalen Wunde (s. o. S. 203 und 211), durch die frühere Beobachtungen Mathuses (1906) über stärke-speichernde Knollenbildungen im Stiel von Blattstecklingen erheblich erweitert wurden. Auch hier ist ein adaptativer Prozeß — die Knollenbildung als Stärke-speicherung — und ein restitutiver — die Vorbereitung der Sproßbildung durch den Kallus des Blattstecklings — verknüpft; für die verlagerten, kompensatorischen Knollen ist übrigens nicht angegeben, ob sie zur Bildung von Sproßvegetationspunkten kommen. Bei nachträglicher Entfernung des Gipsblockes kann übrigens noch eine Basalknolle an der Wundstelle entstehen, in die auch ein Teil der Stärke der vikariierenden Knollen einwandert.

Auch die Entfernung wachsender Vegetationspunkte vegetativer Organe, die ja gleichfalls Orte erhöhten Stoffverbrauchs darstellen, kann zur regulatorischen Ausbildung von Speicherorganen führen. So gestaltet sich bei frühzeitiger Entfernung des Scheitels von Achselknospen hypertrophischer Wirsingpflanzen, die normal keine Knollen bilden, der Sproßgrund zu einem Knöllchen, das keinen primären Vegetationspunkt besitzt und Bau und Inhalt eines Speicherorgans hat (Vöchting 1908). Ähnlich tritt an entknospten *Torenia*-Pflanzen (Winkler 1908) unter dem Einfluß der verstärkten Stoffzufuhr eine Vermehrung der Parenchymzellen des Grundgewebes ein, das zu einem Speichergewebe wird.

Als Adaptationen an vermehrte Stoffleitung und Stoffspeicherung sind wohl auch die regulatorischen Vorgänge an isolierten, bewurzelten Blättern aufzufassen. Daß solche Blattstecklinge noch ein beträchtliches Flächenwachstum aufweisen können, hatten schon Lindemuth (1904) und Riehm (1905) beschrieben; in seiner eingehenden Arbeit hat Mathuse (1906) dies, z. B. bei *Coleus hybridus* und *Iresine Lindenii*, bestätigt, weiterhin aber auch gezeigt, daß noch eine erhebliche Verdickung der Spreite durch Zellstreckung (so vor allem bei dem Wassergewebe von *Peperomia*) eintreten, daß ferner das Gefäßkambium seine Tätigkeit wieder aufnehmen und eine Vermehrung der sekundären Elemente der Bündel (z. B. bei *Vitis*) herbeiführen kann. Schulte (1912) gibt bei seinen am Blattstiel (bzw. Stengel) geringelten Blättern erhebliche Vergrößerung der Mesophyllzellen, insbesondere bei verschiedenen Pflanzen erheblich verstärkte Streckung der assimilatorisch tätigen Palisaden an, ferner Vermehrung der leitenden Bündelelemente im Blattstiel oberhalb der Ringelungsstelle. Die Neubildung von Gefäßen bei Blattstecklingen wurde auch von Schuster (1908) festgestellt; von Löhrs (1908) Ergebnissen wurde bereits oben (S. 252) gesprochen. Den Zusammenhang des erneuten sekundären Dickenwachstums im Leitungssystem gesteckter Blätter mit der Wurzelbildung und damit der gesteigerten Funktion hat Winkler (1908) bei *Torenia asiatica* besonders hervorgehoben. Wenn die vermehrte Ansammlung von Assimilationsprodukten und die starke Wasserzufuhr die beobachteten Erscheinungen ausschließlich bedingt, und keine anderen Folgen der Aufhebung des Zusammenhangs mit der Mutterpflanze vorliegen, so wären alle diese Vorgänge als funktionelle Anpassungen zu bezeichnen (s. o.

S. 252f.). Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den Versuchsergebnissen von Goos (1923), der bei krautigen und holzigen Gewächsen durch Entfernung (oder Verdunklung) der übrigen Blätter nur ein einziges Laubblatt (überhaupt oder doch funktionierend) an der Pflanze stehen ließ. Bei der adaptiven Umbildung stand die Vermehrung der Assimilationsgewebe — verstärkte Ausbildung der Palisaden gegenüber dem Schwammgewebe, Vermehrung der Chloroplasten — im Vordergrund, der eine erhebliche Vermehrung der Produktion von Trockensubstanz entsprach; weiterhin wurden auch meist die Elemente der Gefäßbündel im Blattstiel vermehrt, bei *Acer* und *Pelargonium* insbesondere im Leptom, also in den die Assimilationsprodukte ableitenden Geweben. Das beobachtete verstärkte Abströmen der Assimilate, durch welches die Chloroplasten zumeist stärkearm oder -frei sind, möglicherweise aber auch von den hungernden Vegetationspunkten ausgehende „hormonale“ Einflüsse, oder schließlich Aufhebung normal vorhandener gegenseitiger „Hemmungsreize“ der Assimilationsorgane werden vom Autor als mögliche Erklärungen vorgeschlagen. Es ist also noch unaufgeklärt, ob „funktionelle“ oder „korrelative“ Anpassungen vorliegen.

Zum Schluß mag noch erwähnt werden, daß auch die morphologische Umwandlung von Seitenzweigen, die durch eine kinetische Restitution die Hauptachse ersetzen, zum Teil zu den funktionellen Morphosen gerechnet werden kann, soweit es sich nicht um eine völlige Änderung der Organisation handelt (wie beim Radiärwerden dorsiventraler Sprosse, die als restitutive Kompensation anzusehen ist), sondern nur die erforderliche Mehrleistung in ihr zum Ausdruck kommt. Boirivant (1898) beschreibt, wie in solchen aufgerichteten Seitensprossen eine erhöhte Tätigkeit der Meristeme eintritt, die zu stärkerer Verlängerung und erheblichem Dickenwachstum führt und weiterhin zu einer Vermehrung der leitenden Gewebe und des Markparenchyms, verbunden mit einer Vergrößerung der Zellweite besonders bei den Gefäßen, sowie zu einer Verstärkung der Festigungsgewebe.

### γ) Korrelative Adaptation.

Als Wiederherstellung gestörter Funktionsganzheit des Organismus durch Formbildungsvorgänge, bei denen Beziehungen zwischen verschiedenen Teilen der Organisation im Vordergrund

des Geschehens stehen, wurde die korrelative Adaptation oben definiert.

Es kann sich dabei entweder um die Übernahme der Funktion eines ausgeschalteten Organs durch Verstärkung der Funktion eines anderen handeln, ohne daß von der Verbesserung einer Funktion durch ihre Steigerung selbst gesprochen werden könnte, um Funktionskompensationen also, welche keine funktionellen Adaptationen sind. Oder der Eingriff in die Beziehungen der Teile des Organismus kann neuartige Anforderungen an ein Organ stellen, denen es durch den regulatorischen Vorgang gerecht wird.

Beispiele korrelativer Adaptationen der letzten Art sollen vorangestellt werden.

In Vöchtings Versuchen bildeten die in den Grundstock der Pflanze eingeschalteten Knollen der Kartoffel (1887, 1900) und von *Oxalis crassicaulis* (1900) neben den funktionellen Anpassungen an die geänderten Leitungsverhältnisse eine große Menge mechanischer Zellen, die ihnen sonst völlig fehlen, die aber den Ansprüchen des gesteigerten Druckes durchaus entsprechen; ebenso bildete die den Sproß teilweise ersetzende Wurzel von *Dahlia* (1900) Librifasern auch in den sonst fleischigen inneren Teilen aus. Mit diesen Ergebnissen stellt Vöchtling späterhin (1908) die Tatsache zusammen, daß nach Einfügung eines scheidelständigen Reises in die hypertrophischen Unterlagen von Wirsing oder von *Phyllocactus* die vorwiegend parenchymatischen Unterlagen neben Gefäßen erneut Holzzellen in großer Menge ausbilden. Da nun künstliche Belastung nur in den obenbeschriebenen Sonderfällen eine schwache Verstärkung der mechanischen Gewebe bedingt, für gewöhnlich aber auch ein noch so starker Druck gar keine Wirkung in dieser Richtung auslöste, so machte Vöchtling „Korrelationen“, Wechselbeziehungen zwischen den (belastenden und belasteten) Teilen desselben Organismus, das „Eigengewicht“, hierfür verantwortlich. Wenn Flaskämper (1910) versucht, diese „korrelativ“ bedingte Entstehung mechanischen Gewebes auf schlechte Ernährungsbedingungen, vor allem starke Transpiration zurückzuführen — Vöchtling selbst erklärt in anderen Fällen die vermehrte Ausbildung mechanischer Zellen im Gegensatz dazu durch zu reichliche Ernährung! —, so hebt das die Tatsache nicht auf, daß die neuen Bedingungen, unter die das Organ versetzt wurde, eine höhere Druckbeanspruchung herbeiführten, und daß die durch dieselben

störenden Bedingungen ausgelösten Formbildungsvorgänge das Organ instand setzten, diesen Ansprüchen zu genügen. Da es sich nicht um bloße Wirkung des Druckes handeln kann, sondern offenbar um eine von dem belastenden Teil ausgehende Wirkung, so ist die Bezeichnung „korrelative Adaptation“ wohl gerechtfertigt.

Ein ganz ähnlicher Fall liegt vor bei der schon oben erwähnten, von Neger (1903) bei *Geranium Robertianum* beschriebenen kinetischen Restitution. Die Grundblätter der ihrer „Stützblätter“ beraubten *Geranium*-Pflanze senken sich herab und treten für jene ein. Hierbei vermehren sich nun die mechanischen Gewebe der Blattstiele außerordentlich, sowohl der periphere Kollenchymring als die Sklerenchymstränge der Gefäßbündel. Auch hier handelt es sich offenbar um eine weniger durch die neue Beanspruchung als um eine durch innere Verhältnisse der Pflanze bedingte, man möchte sagen „für“ die neue Beanspruchung geschaffene Regulation.

Wie das Festigungsgewebe, so kann auch das Leitungsgewebe korrelative Adaptationen aufweisen, indem es entweder an ungewöhnlicher Stelle dem Bedarf entsprechend neu entsteht oder aber sich regulativ umlagert.

Ein Beispiel der ersten Art findet sich in der Untersuchung von Krieg (1908) über Wundholzbildung. Bei *Vitis* traten nach Ringelung im unverletzten Mark parenchymatische Zellnester auf, welche sich mit Kambien umgaben, von denen das eine nach innen Holz-, nach außen Siebteil bildete, das andere, der Markkrone näher gelegene, dieselben Bündelteile in umgekehrter Richtung; da diese Neubildungen sich mit den entsprechenden Geweben der Überwallungswülste beider Wundränder weiterhin vereinigten, so hatte das Mark durch Neubildung von Leitungsgewebe die normale Stoffleitung wieder hergestellt. Bei den Versuchen von Simon (1908a) über die Ausdifferenzierung von Gefäßanschlüssen nach einseitigen Rindeneinschnitten bei *Iresine*, *Achyranthes*, *Coleus* und *Impatiens*, bei deren Besprechung es oben schon (S. 255) offen gelassen werden mußte, ob die Vorgänge zu den funktionellen oder zu den korrelativen gezählt werden sollen, ist ein Teilgeschehen jedenfalls diesen letzten zuzurechnen und dem vorhergehenden Fall unmittelbar anzuschließen. Es bilden sich nämlich nach der dauernden Unterbrechung der Leitbündel Zellen des inneren Markes zu Prokambiumsträngen um, aus denen dann Gefäße und andere Bündel-

bestandteile hervorgehen, die den Anschluß an die oberen und unteren normalen Bündel des Sprosses herstellen.

Eine andere Art korrelativer Adaptation der leitenden Gewebe zeigt sehr anschaulich die Umordnung der Leitgewebe an Verzweigungsstellen nach dem Abschneiden des Haupttriebs. Neeff (1914) hat diese Vorgänge der Umschaltung der leitenden Elemente aus dem abgeschnittenen Sproß in seinen Seitenzweig ausführlich histologisch untersucht bei *Tilia*, aber auch bei anderen Bäumen (*Aesculus Hippocastanum*, *Acer*, *Populus*, *Ricinus*, *Picea*) nachgewiesen. Wird der Hauptsproß in größerer oder kleinerer Entfernung über einer Verzweigungsstelle abgeschnitten, so treten im Kambium des Wundbereichs und weiterhin der Verzweigungsstelle Zellteilungen auf, welche die langgestreckten Elemente in kurzgliedrige Kambiumteilzellen zerlegen. An diesem Vorgang der Parenchymbildung nehmen auch die jüngsten Holz- und Bastzellen teil. An der Verzweigungsstelle rundet sich ein Teil dieser isodiametrischen Kambiumteilzellen ab, die Wände verschieben sich gegeneinander, spitzen sich — meist an den bisherigen Zellenden — zu und erfahren eine gleichsinnige Richtungsänderung mit dem Sproßpol nach dem Seitenzweig zu, wobei die bisherigen Querwände sich in die Richtung der Längswände aufrichten können. Nunmehr erfahren die Zellen ein erhebliches Spitzenwachstum, wobei sie sich gleitend zwischen die Wände der Nachbarzellen einschieben und diese spalten können. Gleichzeitig setzt auch ein Längenwachstum der sich umordnenden Zellen ein, wobei diese auseinandergedrängt, die im Wege stehenden Markstrahlen von den Kambiumzellen durchwachsen, einreihige sogar völlig in ihre Zellen aufgelöst werden können. Die Richtungsänderung ist am geringsten am unteren Ende der Verzweigungsstelle ( $10^{\circ}$  bis  $45^{\circ}$ ), in der Mitte erreicht sie einen rechten Winkel, über derselben kann sie, besonders bei größerem Stumpf des Haupttriebs,  $180^{\circ}$  betragen, also zu einer völligen Umkehrung der wachsenden Zellen führen. Nach vollendeter Umkehrung mit allen Verschiebungen und Durchwachsungen liegen die Kambiumzellen merkwürdigerweise wieder regelmäßig palisadenförmig in derselben Höhe nebeneinander. Aus den kurz gebliebenen Kambiumteilzellen entstehen im Anschluß an das vorhandene Markstrahlgewebe neue sekundäre Markstrahlen, während aus dem verlagerten Kambium sich schließlich ein neuer Holz- und Siebteil bildet, alles nunmehr in normaler

Lage zum Seitenzweig gerichtet; auch hier ließ sich in beiden Bündelteilen gleitendes Wachstum, durch Tüpfelspaltung besonders anschaulich belegt, feststellen. Vor Ausbildung dieser neuen Holz- und Siebteile wird die Stoffleitung in den Seitentrieb quer zur Richtung des bestehenden Bündelkörpers in ganz anderer Weise durch „provisorische Leitungsröhren“ vermittelt; im Holzteil entstehen aus kurzgliedrigen Kambiumteilzellen quere Gefäßverbindungen unter Auflösung der Längswände (statt wie sonst der Querwände) und im Siebteil entsprechend quere Brücken von Siebröhren mit in die Längswände eingeschalteten Siebplatten, unter Einbeziehung von Markstrahlzellen. Für die Leitungsgewebe des Hauptsprosses handelt es sich bei diesen Anpassungsvorgängen nicht um vermehrte Anforderungen an die Funktion der Stoffleitung, sondern vielmehr um einen von dem Seitensproß ausgehenden „richtenden“ Reiz. Und zwar wird diese korrelative, d. h. durch die Beziehung zu einem andern Organ und seiner Funktion bedingte Adaptation sowohl durch unmittelbare (quere provisorische Leitungsbrücken!) als durch kambial vermittelte Umdifferenzierungsvorgänge herbeigeführt, begleitet von einer Richtungsänderung der Zellen, die sich als kinetische Anpassung auffassen ließe. Entsprechende Umlagerungen konnte Neeff (1922) auch am Wurzelansatz bei *Tilia* nach Entfernung der Hauptwurzel feststellen.

Hier lassen sich Regulationsvorgänge anschließen, welche die Verbindung der Leitungsgewebe zweier getrennter Teile desselben Organismus wieder herstellen, die durch anormal angeordnetes Gewebe getrennt sind, so daß man auch hier nicht von einer Wirkung verstärkter Stoffleitung, nicht von einer funktionellen, sondern nur von einer korrelativen Adaption reden kann. Vöchting (1892) beschreibt, wie beim Okulieren verkehrt eingesetzter Knospen, beim Pfropfen und Ablaktieren in umgekehrter Richtung, was er mit der Runkelrübe und mit einigen Holzgewächsen ausführte, die Wiederherstellung örtlich normaler Leitung, von der das Gedeihen der Verbindung abhängt, durch Änderungen der Richtung des Faserverlaufs stattfindet. „Entgegengesetzt“ polarisierte Gefäße im Sinne Vöchtings weichen sich in großem Bogen aus, gleichnamige legen sich aneinander an. Am deutlichsten treten diese Verhältnisse hervor in einem bei *Cydonia japonica* beschriebenen Fall. In der Geschwulst, die als Ausdruck der Schädigungen infolge eines verkehrt eingesetzten Geweberinges entstand, bildete

sich zuweilen als Heilungsvorgang ein Streifen gesunden Gewebes, der dadurch normale Leitungsverhältnisse, und mit ihnen die Funktionsganzheit der zusammengefügteten Organisationsteile herstellte. Dieser Gewebestreifen, der an der oberen Wundlippe beginnend sich nach unten hin bildete, entstand nicht durch Auswachsen normalen Gewebes, sondern durch Verlagerung der Kambiumzellen während ihrer Teilungstätigkeit. Der allmähliche Teilungsvorgang ließ sich an drei aufeinanderfolgenden Jahresringen feststellen. Die Gestaltungsvorgänge, auf denen diese Funktionsregulation beruht, werden von dem Richtungsverhältnis der Teile beherrscht, das als „Polarität“ der einzelnen Teile bezeichnet wird. In den ausführlichen Untersuchungen Vöchtings in seinem letzten Werk (1918) über das Wachstum von Pflanzen und vor allem einzelnen Organen in abnormer Lage werden auch Heilungsvorgänge beschrieben, die ebenfalls durch Überwindung von Polaritätsstörungen der Zellen mittels Zellumlagerung (zum Teil durch vorübergehende Parenchymbildungen) zustande kommen. Untersuchungen Neeffs (1922) über die Zellumlagerungen bei Wurzelverwachsungen von Bäumen und Transplantationsversuche Rotheres (1924) bei Arten von *Solanum*, *Vicia*, *Phaseolus*, *Sinapis*, *Cucurbita*, *Cucumis* und *Pirus*, bei denen bald ein Reis in verkehrter Lage aufgepfropft, bald zwischen normale Sproßstücke ein Zwischenstück umgekehrt eingefügt wird, ergänzen die Ergebnisse Vöchtings. Auch sie enthalten Beispiele korrelativer Adaptation, die sich bisher in kausaler Beziehung nur durch Vöchtings Vorstellungen von der Polarität der Zellen und dem polaren Richtungsreiz innerhalb der Achse erklären lassen (vgl. zu diesen auch Plett 1921 und Janse 1921).

Mit einer gewissen Berechtigung ließen sich hier auch die im vorigen Abschnitt beschriebenen Wiederherstellungen unterbrochener Bündel in den Versuchen von Simon (1908a) und Freundlich (1909) anreihen, bei denen die Umdifferenzierungen gleichfalls am basalen Wundrand einsetzten.

Ein vortreffliches Beispiel für die als korrelative Adaptationen gekennzeichneten Funktionskompensationen liefern die Untersuchungen Boirivants (1897) über das Eintreten des Stengels bzw. Blattstiels zahlreicher Pflanzen für die Blätter bzw. Blattspreiten bezüglich der Assimilationsfunktion. Er konnte feststellen, daß nach Entnahme der Blätter bei *Vicia faba*, *Sarothamnus scoparius*, *Lathyrus odoratus* und einer Reihe anderer Pflanzen oder



der Blattspreiten bei *Robinia pseudacacia* u. a. eine erhebliche Vermehrung der Blattgrünkörner in den bisherigen Assimilationsgeweben der Stengel bzw. Blattstiele auftrat, sowie eine Neubildung von Chloroplasten in den darunterliegenden Zellschichten; dabei verlängerten sich die Zellen des Assimilationsgewebes in radialer Richtung, es entstand ein Palisadengewebe oder nahm zu, sofern es schon vorhanden war, die Zahl der Spaltöffnungen vergrößerte sich erheblich. Die hierdurch bedingte Erhöhung der Assimilation und Transpiration wurde experimentell nachgewiesen. Eine Bestätigung fanden diese Ergebnisse in der Untersuchung von Braun (1899), der bei *Aconitum Stoerkianum*, *Syringa vulgaris*, *Rosa centifolia* u. a. Pflanzen eine Vermehrung des Assimilationsgewebes beobachten konnte, das zuweilen zweischichtig wurde, bei verschiedenen Pflanzen auch eine erhebliche Vermehrung der Chlorophyllkörner.

Eine gewisse Art von Ersatz der Laubblätter durch wachsende Sprosse ergibt sich aus den Untersuchungen Dostáls über die Beziehung von Tragblatt und Achselknospe. Zunächst hatte er gezeigt (1909), daß bei vielen Pflanzen, wie am deutlichsten bei *Calamintha*, das Abschneiden eines Tragblattes ein beträchtliches Wachstum der zugehörigen Achselknospe verursachte. Später (1911) arbeitete er mit isolierten Blattpaaren, an denen die Achselknospen belassen wurden. Es zeigte sich bei *Circaea* (und ähnlich bei *Scrophularia nodosa* und *Sedum telephium*), daß Achselknospen aus der unteren Sproßregion, aus denen normalerweise Ausläufer geworden wären, ebenso wie solche der oberen Sproßgend, die Blüten sprosse geliefert hätten, beim Verdunkeln oder Abschneiden der Tragblätter zu vegetativen Laubsprossen auswuchsen. In kausaler Hinsicht liegen die Verhältnisse nach der Deutung Dostáls, die sich hier mit einer Arbeitshypothese von Klebs berührt, in der Hauptsache so, daß ein starkes Überwiegen von Wasser und Mineralsalzen Laubsproßbildung, von Assimilationsprodukten Ausläufer und (bei noch ausgeprägterem Überschuß der „plastischen“ Stoffe) Blütenbildung bedingt. Es entsteht also bei den beschriebenen Versuchen eben das, was für die Ganzheit der Pflanze am wesentlichsten ist: nach Ausschaltung der Assimilationsorgane werden neue Assimilationsorgane geschaffen. Statt Blüten- und Ausläuferbildung, die infolge des Nahrungsmangels doch nicht zum Ziel führen könnten, entstehen Laubsprosse, die neue Assi-

milationsorgane schaffen, so daß aus ihnen weiterhin noch Ausläufer werden können. Auf entsprechende korrelative Harmonien, die mit den durch den Wechsel der Jahreszeiten hervorgerufenen inneren Bedingungen bei Knollen von *Circaea intermedia* zusammenhängen (Dostál und Morávek 1925), wurde bereits oben (S. 121) hingewiesen; auch hier hat sich die Klebssche Hypothese über die Wirkung der Mineralsalz- und Kohlehydratkonzentration der Organe auf die Qualität der Formbildung bestätigt.

Eine Funktionskompensation im Rahmen restitutiven Geschehens beschreibt Němec (1905) in seinen Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Wenn die Restitution des neuen Vegetationspunktes nach bloßem Anschneiden der ehemaligen Wurzelspitze erfolgt, so pflegen aus dieser, trotzdem sie noch in genügend starker Verbindung mit dem Wurzelkörper stehen kann, die Bildungsstoffe auszuwandern, sie wird plasmaarm und stellt ihre Teilungen ein, wobei sie sich häufig aktiv zur Seite krümmt, um späterhin meist abgestoßen zu werden. Wurde nun innerhalb einer bestimmten Zeit die neugebildete Wurzelspitze abgeschnitten, so nahm die alte, sonst dem Untergang geweihte, ihr Wachstum erneut auf. Auch in diesem Fall erfolgte ein Eintreten eines Teils des Organismus für einen andern auf Grund der Wechselbeziehungen zwischen beiden Teilen.

Bei all diesen korrelativen „Funktionskompensationen“ wird die ausgeschaltete Tätigkeit durch ein Organ übernommen, das dieselbe Funktion, wenn auch in wesentlich geringerem Grade, schon erfüllte oder noch erfüllt hätte. Die Kompensation ist also eine bloße Verstärkung einer vorhandenen Funktion im Gegensatz zu den zuerst behandelten Fällen, in denen die Gestaltungsvorgänge entweder eine völlig neue Funktion ermöglichten oder die Funktion doch in ganz anderer Weise nach der Regulation vor sich ging (wie z. B. bei der Umordnung der Leitgewebe). Da Funktionskompensationen sowohl bei den funktionellen als bei den korrelativen Adaptationen vorkommen, so eignen sie sich vielleicht als Glied einer künftigen schärferen Untergliederung beider Regulationsformen.

### b) Physiologische Anpassungen.

Wenn der Begriff der physiologischen Anpassung nicht in der oben durchgeführten Art eingeschränkt wird, so würde er alle Re-

gulationen überhaupt umfassen. Denn alle Regulationen, auch die durch Gestaltungs- und Bewegungsvorgänge vermittelten, auch alle Erhaltungen der Form- und Bewegungsganzheit, sind Wiederherstellungen gestörter Funktionen durch Stoffwechselprozesse. Aber nur diejenigen Funktionsregulationen, welche ausschließlich als solche des Stoffwechsels zu kennzeichnen sind, sollen diese Bezeichnung führen.

Dieses Gebiet ist noch reichlich groß, und so ist es verwunderlich, daß nur verhältnismäßig wenig sichere Beispiele solcher physiologischer Anpassungen sich feststellen lassen. Dies liegt vor allem an der Schwierigkeit, die dem Begriff des „Normalen“ und damit dem Begriff der „Störung“ anhaftet. Bei niederen Organismen, vor allem den Pilzen, die man wegen der leichteren Beherrschung der Versuchsbedingungen mit Vorliebe zur Untersuchung der Stoffwechselverhältnisse verwendet hat, ist häufig in der Natur schon eine derartige Fülle der verschiedenartigsten Lebensbedingungen gegeben, daß es schwer ist, „normale“ Bedingungen zu scheiden und sicherzustellen, ob „Störungen“ vorliegen. Aber auch bei höheren Pflanzen gibt es Schwierigkeiten genug. Oft greifen die Versuchsbedingungen so sehr in die inneren Verhältnisse des Organismus ein, daß nicht mit Sicherheit angegeben werden kann, wieweit die erhaltene Reaktion eine normale ist oder regulatorischen Charakter trägt.

Wenn etwa im Stoffwechsel der von Wehmer (1891) untersuchten Pilze (besonders bei *Aspergillus*) die Herstellung von Oxalsäure als Zwischenprodukt der Atmung nachgewiesen wird, das der Organismus je nach der Menge der vorhandenen Basen nach außen abscheidet, wodurch eine schwach saure Reaktion des Mediums aufrechterhalten wird, so ist das offenbar ein im Leben dieser Pilze durchaus normaler Vorgang, eine Harmonie von der Form der physiologischen Kausalharmonien. Sofern diese Reaktion in den Versuchen Wehmers aber unter durchaus unnormalen Bedingungen erfolgt, so würde dies auch dazu berechtigen, von Regulationen zu sprechen. Denn Nährlösungen, in denen einmal die Neutralsalze der Apfelsäure, Weinsäure, Zitronensäure usw. als einzige Kohlenstoffquelle auftreten, das andere Mal diese Säuren selbst, sind wohl ebensogut „anormal“ wie die Ernährung in einer Zucker-Ammonitratlösung mit reichlichen Mengen kohlen-sauren Kalks. Wenngleich die Pilze die genannten Stoffe auch in der

Natur gelegentlich verarbeiten, so gehören doch die Versuchsbedingungen der Wehmerschen Experimente ebensowenig in den normalen Entwicklungsgang eines *Aspergillus* wie diejenigen Butkewitschs (1903), der gleichfalls eine Reihe hierher gehöriger Regulationen aufgezeigt hat. In einer Pepton-Zuckerlösung veratmet *Aspergillus* den Zucker und verwendet den Stickstoff des Peptons zum Körperaufbau; ähnlich wirkt eine Peptonnährlösung mit Glycerin- oder Chinasäurezusatz (vgl. zur Umwandlung der letzteren Säure auch Butkewitsch 1924). Bringt man den Pilz aber in eine Nährlösung, die Pepton als einzige Kohlenstoffquelle enthält, so tritt eine völlige Änderung der Stoffwechselvorgänge ein; das Pepton muß auch als Atmungsmaterial dienen, und der dadurch überschüssig werdende Teil des Stickstoffgehalts wird in Form von Ammoniak in großen Mengen in die Nährlösung abgeschieden und vom Pilz durch Oxalsäure gebunden. Verhindert man nun die Oxalsäurebildung, welche durch Neutralisierung die Abscheidung des Ammoniaks ermöglicht, mittels eines Zusatzes von Kalziumkarbonat zur Nährlösung, so schlägt der Stoffwechsel wiederum neue Wege ein, indem jetzt ein unvollständiger Abbau des Peptons stattfindet, so daß als Endprodukt organische Stickstoffverbindungen, vor allem Aminosäuren (Leucin und Tyrosin), auftreten. Umgekehrt konnte Butkewitsch bei *Penicillium* und *Mucor*, die infolge geringen Neutralisationsvermögens normalerweise bei der Peptonverarbeitung keinen Ammoniak abscheiden, sondern wie *Aspergillus* im letzterwähnten Versuch die stickstoffhaltigen Abbauprodukte des Peptons spalten und unvollkommen oxydieren, durch Zusatz von Phosphorsäure eine vollständigere Veratmung und darum Ammoniakabscheidung hervorrufen. Diese Ergebnisse hat Butkewitsch für *Aspergillus* (und *Penicillium*) durch neuere Untersuchungen (1922, 1923) ergänzt und auf *Citromyces*-Arten ausgedehnt (1922a—d). Die *Citromyces*-Arten (von denen besonders *C. glaber* und *C. citricus* untersucht wurden) sind dadurch ausgezeichnet, daß sie nicht nur Zitronensäure zu bilden, sondern auch diese als Nahrung gebotene Säure besonders leicht zu verarbeiten vermögen. Diese Pilze zeigen aber in ihrem Stoffwechsel große Verwandtschaft mit *Aspergillus niger*; nicht nur tritt in älteren Zuckerkulturen bei relativem Stickstoffmangel neben Zitronensäure in wachsendem Maße an ihrer Stelle Oxalsäure auf, sondern *Citromyces* baut auch Pepton als einzige Kohlenstoff-

quelle in gleicher Weise wie *Aspergillus* ab, wobei der abgespaltene Ammoniak durch Oxalsäurebildung neutralisiert wird, und auch aus den Salzen verschiedener organischer Säuren werden letztere leicht assimiliert und durch Oxalsäureabscheidung in den Salzen der Nährlösung ersetzt und auch hierbei die diesen Pilzen schädliche Steigerung der Alkalität vermieden. In Nährlösungen mit Zitronensäure und Zucker wird der Verbrauch der ersteren um so stärker, je weniger Glukose vorhanden ist, wobei der ökonomische Koeffizient — d. h. das Verhältnis der gebildeten Pilzsubstanz zu der hierbei verbrauchten Nahrungsmenge — bei gemeinsamer Darbietung beider Nährstoffe größer ist als bei Einzeldarbietung (eine günstigere Ausnützung kombinierter Kohlenstoffquellen, die Flieg [1922] ebenso bezüglich der Verarbeitung von Zucker und Fett bei *Aspergillus niger* feststellen konnte). Aber nicht nur die *Citromyces*-Arten, sondern auch *Aspergillus niger* (und in geringerem Grade *Penicillium glaucum*) vermag in Nährlösungen mit hohem Zuckergehalt (insbesondere bei Stickstoffknappheit und Neutralisierung der entstehenden Säure durch kohlen-sauren Kalk) statt Oxalsäure Zitronensäure abzuscheiden. Offenbar geht der Abbau der Nährstoffe bei der Atmung sowohl bei *Citromyces* wie bei *Aspergillus* über Zitronensäure zur Oxalsäure, bei vollständiger Verbrennung schließlich zur Kohlensäure, wobei die Art der Ernährung (und andere Außenbedingungen) darüber entscheiden, bis zu welcher Stufe dieser Abbau vollzogen wird, um den Gesamtstoffwechsel, Energiegewinn wie Körperaufbau, harmonisch bzw. regulatorisch aufrecht zu erhalten.

Wie bei den Pilzen, so ließen sich auch bei den höheren grünen Pflanzen die bei Sauerstoffentzug an die Stelle der normalen Sauerstoffatmung tretende „intramolekulare“ Atmung als Regulation auffassen, wenn man beide (z. B. im Sinne Godlewskis [1882]) als zwei verschiedene Prozesse anzusehen hätte, wenn man also annehmen müßte, daß statt durch Oxydation mittels des Luft-sauerstoffs der Betriebsstoffwechsel durch Spaltungsvorgänge unter Bildung reduzierter oder doch sauerstoffarmer Körper, wie z. B. des Alkohols, aufrechterhalten werde. Etwas anders wären diese Vorgänge auf Grund der von Pfeffer (1904) u. a. vertretenen und inzwischen vielfach bewährten Anschauung vom Wesen der Atmung zu beurteilen, nach der auch normalerweise schon jene Spaltung aufträte, der die Oxydation als zweiter (durch Sauerstoffentzug

unterdrückbarer) Teilprozeß folge. Wenn sich herausstellen sollte, daß der weitere Verlauf der Spaltungsvorgänge nach Sauerstoffentzug ein anderer ist als der normale, der Erfolg aber, die Energiegewinnung, noch eine Zeitlang aufrecht erhalten wird, so könnte man auch hier von einer Regulation sprechen, andernfalls nur vom Weiterbestehen einer Funktionalharmonie unter anormalen Verhältnissen; auch hierbei können übrigens noch die verschiedenartigsten Enzymregulationen bei anormalen Bedingungen vorkommen, indem bei anaeroben oder mit geringer Sauerstoffzufuhr lebenden Organismen eine erhebliche Produktion von Atmungsenzymen, bei normalerweise aerob lebenden Organismen starke Zymaseproduktion herbeigeführt und so mit anormalen Mitteln der Energiebedarf gedeckt wird.

Nach den Untersuchungen insbesondere Kostytschews und seiner Mitarbeiter (z. B. Kostytschew 1902, 1904, 1907, 1907a, 1909, 1913, 1920, Palladin und Kostytschew 1907, Kostytschew und Scheloumow 1912, 1913, Kostytschew, Brilliant und Scheloumow 1913a, Kostytschew und Eliasberg 1920, Kostytschew und Afanassjewa 1921, vgl. auch Iwanoff 1911, 1911a, 1914, Zaleski 1914; ferner Neuberg und Gottschalk 1924) an Schimmelpilzen wie *Aspergillus* und *Mucor*, an *Agaricus*, an Hefen wie an höheren grünen Pflanzen (besonders Erbsenkeimlingen) ist anzunehmen, daß einerseits die normale Atmung bei Beteiligung des Luftsauerstoffs schon aus zwei Prozessen, einer Gärungsspaltung mit Beteiligung von Zymasen und einer eigentlichen Oxydation besteht (bei der nach neueren, hier nicht zu entwickelnden Anschauungen der Sauerstoff der entstehenden Kohlensäure dem Wasser entstammt, und der Luftsauerstoff nur den freiwerdenden Wasserstoff bindet), daß andererseits die Gärung nicht nur bei den Hefen, sondern auch bei den Schimmelpilzen „Leben ohne Sauerstoff“ gemäß dem Kern der alten Pasteurschen Vorstellung ist. Für Verarbeitung der durch einen Spaltungsprozeß angehäuften Verbindungen durch nachträgliche Oxydation sprechen die Ergebnisse Palladins (1904) und Petraschewskys (1904) an *Chorothecium*, Noacks (1920) an *Thermoascus*, wo die betreffenden Organismen nach vorherigem Sauerstoffentzug bei Rückkehr in Luft eine erhebliche Steigerung der Kohlensäureabgabe im Verhältnis zur Sauerstoffaufnahme zeigten; die relative Abnahme der CO<sub>2</sub>-Ausscheidung bei Mannitkulturen von *Chloro-*

*thecium* (Petrashevsky 1904) erklärt sich durch Annäherung an Alkoholgärung. Ein Beispiel regulatorischer Ersetzung der Atmung durch Gärung zeigen die Untersuchungen von Hayduck und Haehn (1922), die eine sehr gärschwache *Torula*-Hefe durch Luftentzug, d. h. Züchtung in schwach gelüfteten Würzen, in eine sehr gärstarke Hefe verwandeln konnten, wobei der Steigerung des Zymasegehalts ein entsprechender Rückgang der Katalasewirkung entspricht, also ein reziprokes Verhältnis der Spaltungs- und Oxydationsenzyme. Die hierbei erzeugte 2—3fache Steigerung der Triebkraft der *Torula*-Hefe glauben die Verfasser auf eine Vermehrung nicht nur der (überproduzierten) freien, sondern auch der an das Plasma gebundenen Zymasekomponente erklären zu können, die sie (gegen den Zymase-Entdecker Buchner) mit Euler (vgl. Euler und af Ugglas 1910/11, Euler und Kullberg 1911) annehmen. Bei alledem bestehen neben vielen Übergängen zwischen Atmung und Gärung Unterschiede zwischen letzterer und der aneroben Atmung je nach der Ernährung. *Aspergillus* produziert in Zuckerkulturen, sowie bei alkalischer Reaktion auf Weinsäure, Milchsäure, Glycerin, Mannit und Chinasäure bei Luftabschluß Alkohol, nicht dagegen in Peptonkulturen, selbst bei Anwesenheit von Zucker (Kostytschew und Afanassjewa 1921), was Kostytschew dadurch erklärt, daß einerseits die organischen Säuren usw. in Zucker übergeführt und dieser über Alkohol gespalten wird, andererseits dieser „Zuckeratmung“ ein zweiter andersartiger Prozeß der „Eiweißatmung“ zur Seite zu stellen sei.

Daß jedenfalls Regulationen der Atmungsintensität vorkommen, zeigen schon die Untersuchungen von Puriewitsch (1900) und Kosinski (1901). Der erste wies bei *Aspergillus* nach, daß eine weitgehende Unabhängigkeit der Sauerstoffaufnahme von der Qualität und besonders Quantität des Atmungsmaterials besteht, während freilich die Kohlensäureabgabe (und damit der Atmungsquotient  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ ) in weiten Grenzen (von 28 vH. bis 120 vH.) schwankt. Die durch die Sauerstoffaufnahme in erster Linie bedingte Atmungsintensität bleibt also ziemlich konstant, während zugleich der Stoffwechsel je nach dem gebotenen Atmungsmaterial die verschiedensten Wege geht, so daß neben Kohlensäure und Wasser, den normalen Endprodukten der Verbrennung, in vielen Fällen offenbar noch organische Verbindungen entstehen. Da so-

mit die Reaktionsgeschwindigkeit bei der Atmung nicht einfach eine Folge der Konzentration oder der absoluten Menge der zur Verfügung stehenden Stoffe ist, so muß die Herabsetzung der Atmungsintensität im Hungerzustande (gemessen an der  $\text{CO}_2$ -Abscheidung), wie sie Myzelien von *Aspergillus* beim Entzug der organischen Nährstoffe durch Auswaschen mit Leitungswasser oder mit isotonischen Kochsalzlösungen erst in raschem Abfall auf die Hälfte ihres Betrags und dann längere Zeit nur allmählich fortschreitend aufweisen, bis der Organismus stirbt oder nach erneuter Zufuhr frischer Atmungsmaterialien die frühere Atmungsintensität wieder aufnimmt (Kosinski), gleichfalls als eine ausgesprochene Regulationserscheinung betrachtet werden. Bei normal fortdauernder Atmungsintensität, wie sie die relative Unabhängigkeit von der Menge des Ausgangsmaterials ja nicht ausschließen würde, müßte der Tod durch Erschöpfung der Vorräte viel früher eintreten. Regulationen ähnlicher Art, die sogar in erheblich rascherer Zeit erfolgen, fand Noack (1920) bei gewissen, an höhere Temperaturen (Optimum  $45^\circ$ ) angepaßten Pilzen, insbesondere bei *Thermoascus aurantiacus*. Interessant ist schon, daß trotz der erhöhten Temperatur nur die Arten eine höhere Atmungsgröße als andere Pilze, z. B. die meistuntersuchten Schimmelpilze, zeigten, bei denen zugleich eine größere Wachstumsgeschwindigkeit, also vermehrter Stoffansatz zu beobachten war, so z. B. der erwähnte *Thermoascus* oder *Mucor pusillus*, nicht aber die langsam wachsenden Pilze *Thermomyces lanuginosus* und *Thermoidium sulfureum* (über die Abhängigkeit der Atmungsgröße keimender Erbsensamen von der Temperatur ist etwa Fernandes [1923] zu vergleichen). Beim Übergang des *Thermoascus* aus Zucker und Pepton enthaltender Nährlösung in eine Lösung mit Pepton als einziger Kohlenstoffquelle wird schon nach einer Stunde der Atmungsquotient zugunsten der Sauerstoffaufnahme geändert. Hunger, d. h. Entzug der Kohlenstoffnahrung äußert sich rasch in erheblicher Verminderung der Atmungsgröße und Herabsetzung des Atmungsquotienten auf 0,8. Dagegen ist die Atmung bei genügender Kohlenstoffernährung von der Menge dieser Kohlenstoffverbindungen weitgehend unabhängig: plötzliche Steigerung der Glukosekonzentration auf 20 vH. beeinflusst die Atmung kaum, Steigerung auf 50 vH. schränkt nur die O-Aufnahme, wenigstens während der beiden ersten Stunden, ein, während die  $\text{CO}_2$ -Abgabe nur um



weniges vermindert wird. Noch sehr geringen Sauerstoffgehalt vermag *Thermoascus* bei gleichbleibendem Atmungskoeffizienten auszunutzen, sogar völligen Sauerstoffentzug mindestens acht Tage lang zu ertragen, wenn dabei auch nach Rückkehr in die Luft die Atmungsgröße dauernd herabgesetzt bleibt; hierbei tritt die oben schon erwähnte beträchtliche Erhöhung des Atmungsquotienten ein.

Zu diesen Regulationen des Betriebsstoffwechsels gesellt sich als zweite, kaum minder interessante Gruppe die der Turgorregulationen. Die grundlegende Arbeit ist diejenige Eschenhagens (1889), der nachweisen konnte, daß Schimmelpilze (*Aspergillus*, *Penicillium* und *Botrytis*) sich an außerordentlich hohe Konzentrationen der Lösungen von Rohrzucker, Glycerin, Natriumnitrat, -chlorid (bis 17 vH.) und -sulfat und von Chlorkalzium anzupassen imstande sind. A. Richter (1892) fand Entsprechendes für Süßwasseralfgen (Cyanophyceen, Diatomeen und Chlorophyceen) bei Kochsalzlösungen bis zu 16 vH. (*Tetraspora*); Racioborski (1905 nach Jost 1908) konnte bei einem auf konzentriertem Kochsalz wachsendem *Aspergillus* und bei einer auf konzentriertem Chlorlithium wachenden *Torula* noch Wachstum beobachten, so daß der osmotische Wert im Innern der Zellen dieser Pilze einem Maximaldruck von mehr als 300 Atmosphären entsprach. Auch Klebs (1896, 1900) konnte eine solche hohe Anpassungsfähigkeit von Schimmelpilzen an konzentrierte Lösungen feststellen; so wuchs vor allem *Eurotium repens* (zu dem *Aspergillus* als Konidienform gehört) außer auf 35 vH. Natronsalpeter in verdünntem Pflaumensaft mit 55—57 vH. Glycerin bzw. 90 bis 95 vH. Traubenzucker, in Traubensaft (oder auf Brot) mit 100 vH. Rohrzucker. Das Regulatorische in diesen Anpassungen zeigt sich besonders darin, daß diese hohen Innendrucke nicht durch ein Eindringen von Stoffen aus der konzentrierten Außenlösung erreicht werden, sondern daß bei Steigerung der Außenkonzentration in der Zelle selbst Stoffe von hoher osmotischer Wirksamkeit entstehen. Schon Eschenhagen hatte festgestellt, daß nur Glycerin in die Pilzzellen eingedrungen war, die anderen verwendeten Außenstoffe sich aber nicht in nennenswerter Menge in den Zellen nachweisen ließen. Heinzius von Mayenburg (1901) zeigte allgemein, daß bei der Turgorregulation der Schimmelpilze der Organismus „mit Hilfe der in der Kulturlösung enthaltenen Nähr-

stoffe in regulatorischer Weise hoch osmotisch wirksame Stoffe organischer Natur selbst produziert“ (S. 419), konnte aber die Natur dieser Stoffe nicht ermitteln, sondern nur als möglich hinstellen, daß es sich um leicht zerfallende Kohlehydrate handeln möge. Daß auch der entgegengesetzte Fall möglich sei, daß nämlich Pflanzen mit normalerweise hohem Innendruck sich an geringere Nährsalzkonzentrationen anpassen, geht aus den Befunden von Fabers (1913, 1923) an Mangrovepflanzen hervor. Diese Pflanzen, die auf einem bei Flut vom Meerwasser überschwemmten Boden wachsen, dessen Salzkonzentration bei Flut dem des Meerwassers entspricht, bei Ebbe Werte von 8—12 vH. erreichen kann, zeigen dem Gezeitenwechsel entsprechende beträchtliche Schwankungen der osmotischen Werte (Turgorharmonien), wobei die osmotischen Drucke, welche eine eben Plasmolyse bewirkende Lösung im Osmometer entwickeln könnte, bei *Avicennia officinalis* in den Wurzelzellen bis 96 Atmosphären, in den Blattzellen bis 163,2 Atmosphären betragen (1923). Bei *Avicennia* erfolgt wie bei *Aegiceras* und *Acanthus ilicifolius* die osmotische Anpassung durch Salzspeicherung, die die Pflanzen ertragen, weil sie durch Drüsen überschüssige Salzlauge aktiv auspressen können, während andere Arten der Mangrove, wie *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Ceriops* die hohen Drucke durch andere Verbindungen, sehr wahrscheinlich Gerbstoffe, erzeugen. Handelt es sich hier um für die Pflanzen „normale“ Bedingungen, so zeigte von Faber auch eine Druckanpassung an noch stärker abweichende „anormale“ Außenkonzentrationen auf, die wir dementsprechend als Regulationen zu bezeichnen haben. Denn er konnte (1923) bei Kultur von *Avicennia* in konzentrierten Lösungen osmotische Werte bis zu 205 Atmosphären erzielen. Umgekehrt konnte er (1913) feststellen, daß *Rhizophora mucronata* ohne dauernde Schädigung sich aus dem Meer unmittelbar in Süßwasser verpflanzen ließ, womit eine erhebliche Verringerung des osmotischen Wertes verbunden war. Regulationen des osmotischen Drucks bei Phanerogamen durch Produktion besonderer Stoffe in den Zellen hat auch Pringsheim (1906) aufgezeigt; er konnte nachweisen, daß der Turgor sogar bei verhungerten etiolierten Pflanzen kaum unter den Normalwert sank, bei ohne Kohlensäure wachsenden überhaupt nicht. Eine Erhöhung des Turgors hat für die Pflanze besonders dann Bedeutung, wenn sie unter Wassermangel leidet, also Gefahr läuft, zu verdursten; auch diese

Form der Regulation, bei der die Drucksteigerung im Dienste der Wasseraufnahme steht, hat Pringsheim beschrieben. Bei allmählicher Austrocknung des Bodens trat in Rüben ein allgemeines Ansteigen des osmotischen Wertes auf, das in den jungen noch wachsenden Pflanzenteilen am stärksten war, so daß die größeren Blätter abstarben, die jüngeren sich aber noch langsam weiter entwickelten. Durch das so hergestellte Konzentrationsgefälle war also noch während des Welkens eine Wasserbewegung nach den jungen Trieben hin ermöglicht. Noch auffälliger tritt dieselbe Erscheinung in Fittings Untersuchungen an Wüstenpflanzen (1911) auf, die erhebliche Druckschwankungen je nach der Feuchtigkeit des Bodens aufweisen. So konnten mehrjährige Pflanzen auf extrem trockenen Standorten außerordentlich hohe osmotische Werte (denen Drucke von über 100 Atmosphären entsprechen würden) und damit, bei geringer Turgeszenz, sehr erhebliche Saugkräfte entwickeln. Die Druckregulation wird bei manchen Formen durch Kochsalzspeicherung durchgeführt, die auf extrem trockenem, relativ salzarmem Boden der Felsenwüste stärker sein kann als in Salzsümpfen; doch gibt es umgekehrt auch Pflanzen, die in Salzsümpfen wachsen und ihre osmotische Regulation ohne Salzspeicherung bewerkstelligen. Übrigens zeigt hier der Begriff des „Normalen“ wieder seine Schwierigkeiten, sofern es sehr schwer ist zu sagen, wie weit man diese Bedingungen (Trockenheit, Salzreichtum des Bodens) bei jenen Pflanzenarten „normale“ nennen, und darum auch, ob man die Vorgänge als harmonische oder als regulatorische bezeichnen soll. In Kulturen der Mangrovepflanze *Avicennia* auf konzentrierten Lösungen beobachtete v. Faber (1923) — wie schon erwähnt — einen osmotischen Wert entsprechend 205 Atmosphären, am natürlichen Standort bei Ebbe 165 Atmosphären gegen 82 Atmosphären bei Flut, also auch recht erhebliche Druckschwankungen. Einen für eine Landpflanze sehr hohen osmotischen Wert zeigte die Plumbaginacee *Statice Gmelini*, die Ruhland (1915) in hochkonzentrierten Salzlösungen erzog; eine Pflanze mit schlecht funktionierenden Hautdrüsen zeigte bei Kultur in 10proz. Kochsalzlösung einen osmotischen Wert, der 165 Atmosphären entsprechen würde.

Daß man hier wie in den meisten oben erwähnten Beispielen nicht einfach von einem tatsächlich entwickelten „osmotischen Druck“ oder „Turgordruck“ sprechen kann, zeigten die wert-

vollen Begriffsklärungen von Ursprung und Blum (1916 und besonders 1920, methodisch wichtig 1924), sowie von Höfler (1918, 1920), durch die nachdrücklich darauf hingewiesen wurde, daß bei Grenzplasmolyse, bei der die meisten osmotischen Werte (in „Mol“ = Gramm-Molekül, von Rohrzucker oder Salpeter) gemessen werden, ein „Turgordruck“, d. h. ein in Atmosphären anzugebender Innendruck auf die Zellwand überhaupt nicht besteht, daß der in der Pflanzenzelle tatsächlich vorhandene Druck von der Wassersättigung wie von den Volumänderungen bei Wasseraufnahme in die Zelle abhängt, so daß der dem „osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse“ entsprechende, errechenbare „osmotische Druck“, den die Lösung entwickeln würde, wenn sie durch eine semipermeable Membran an Wasser grenzt, nur eine obere Grenze für den in der Zelle möglichen, aber nicht etwa vor der Plasmolyse tatsächlich verwirklichten Turgordruck darstellt; auch das umgekehrte Verhältnis zwischen „Turgordruck“ und „Saugkraft“ innerhalb derselben Zelle wurde hier erst völlig klargestellt.

Die anlässlich der Besprechung der Turgorharmonien der Schließzellen erwähnten Vorgänge sind zum Teil auch regulatorischer Art, wo die betreffenden Außenbedingungen, z. B. erhöhte Lufttrockenheit und Bodentrockenheit, also vermehrte Transpiration und verminderte Wasserzufuhr, aber auch schädliche Salzmengen, die die Pflanze aus dem Boden aufnimmt, die Erhaltung der Funktionsganzheit aufs stärkste bedrohen; besonders gewisse Ergebnisse Iljins (1915, 1922, 1922d) gehören hierher, die sich mit den bei Besprechung der betreffenden morphologischen Kausalharmonien erwähnten Vorgängen bei Xerophyten gegenüber extremen, aber noch nicht stark schädlichen Graden der Schwierigkeit in der Wasserversorgung decken: zunächst Steigerung der osmotischen Saugkraft bis zum erreichbaren Maximum unter Wasserverlust der Zellen und Welken der Pflanze, dann regulativer Spaltenschluß und Einschränkung der Transpiration bei Bilanzdefizit gegenüber dem Boden, so lange die Dürresistenz andauert (vgl. auch Maximow 1923).

Noch manche Schwierigkeiten bieten jene Turgor- bzw. Permeabilitätsregulationen, welche bei der Aufnahme gelöster Stoffe stattfinden sollen. Nathansohn (1902, 1903, 1904) glaubte festgestellt zu haben, daß z. B. die Protoplasten eines in gleichmäßige Stücke geschnittenen Gewebekörpers einer Dahliaknolle

aus Salzlösungen die darin enthaltenen Stoffe nicht bis zum Konzentrationsgleichgewicht, sondern nur bis zu einem bestimmten Verhältnis der Innen- und Außenkonzentration aufnehmen und dieses Verhältnis bei Rückversetzung in niedrigere Konzentrationen — nötigenfalls gegen das wirkliche Konzentrationsgefälle, also unter Arbeitsleistung — wieder herstelle. Meurer (1909) hatte diese Angaben bei *Beta vulgaris* und bei *Daucus carota* bestätigt, Ruhland (1909) dagegen fand, daß die angeblichen Regulationen bei möglichst dünnen Schnitten überhaupt nicht eintreten und führte sie hauptsächlich auf die Verzögerung der Salzaufnahme infolge der Dicke der Schnitte zurück. Nathanson (1910) hält demgegenüber seine Auffassung aufrecht, wenngleich er das Tatsächliche in den Untersuchungen Ruhlands zugibt; seine Deutung dieser Ergebnisse aber, nach der die oberflächlichen Schichten der dünnen Schnitte sich nur infolge der Schädigung oder nach dem Absterben mit Salz anreichern sollen, klingt einigermaßen gesucht. Eine andere Angabe Nathansons (1904), nach der die Kationen und Anionen der Salzlösungen in ganz verschiedenem Verhältnis aufgenommen werden, daß sogar eine Ausscheidung gewisser Ionen, z. B. des Mg stattfinde, wurde von Meurer bestätigt und dahin erweitert, daß Mg und Ca an manche Salzlösungen in stärkerem Maße abgegeben werden als in destilliertes Wasser, und zwar stets in der Weise, daß die Außenlösung trotz der erheblichen Unterschiede in der Kationen- und Anionenaufnahme neutral bleibt. Diese Feststellung, welche auch durch Ergebnisse von Niklewski (1909), Maschhaupt (1911), True und Bartlett (1912) unterstützt wird, scheint durch die Auffassung Ruhlands, daß dieser Ionenaustritt auf einer Schädigung der Zellen beruhe, nicht widerlegt zu werden, da Nathanson (1910) darauf hinweisen kann, daß die benützten Salzlösungen viel weniger schädlich für das Gewebe seien als destilliertes Wasser, in dem bei Zimmertemperatur der rote Farbstoff schon nach einem Tage aus den Zellen austrete. Auch die beiden eingehenden Untersuchungen über die Frage des Stoffaustausches, welche in der Pfeffer-Festschrift der Jahrb. f. wiss. Bot. (1915) erschienen sind, die Arbeiten von Fitting und Pantanelli, bringen keine endgültige Klärung des Problems der Turgor- bzw. Permeabilitätsregulation. Sie stehen sich zugleich als Vertreter zweier verschiedener Methoden zur Erforschung der fraglichen Probleme gegen-

über, wobei in beiden Arbeiten auf eine genaue Bestimmung des zeitlichen Verlaufs der Vorgänge, besonders auch in den Anfangsstadien, großes Gewicht gelegt wird. Fitting (dessen Ergebnisse zum Teil durch Höfler 1918a, 1918b bestätigt wurden) findet in der Epidermis von *Rhoeo discolor* eine Gewebeschicht von genügender Gleichmäßigkeit des osmotischen Drucks und sonstiger Eignung zur Anwendung der von ihm zu großer Vollendung und Feinheit der Differenzierung ausgebildeten plasmolytischen Methode, als deren Maßstab ihm vor allem die Geschwindigkeit des Rückgangs der Plasmolyse dient, während Pantanelli, mit unverletzten ganzen Pflanzen (Süßwasserpflanzen: *Elodea*, *Azolla*; Keimpflanzen: Gartenbohne, Lupine, Kichererbse, Feldbohne; Hefezellen; Meeresalgen: *Ulva*, *Valonia*, *Cystosira*, *Dictyota*, *Phyllophora*, *Gigartina*, *Cryptonemia*) arbeitend, die Salzlösungen vor und nach der Kultur der Organismen chemisch analysiert, also das auch von Nathanson (1904) und Meurer bevorzugte Verfahren anwendet. Die Fittingsche Arbeit, deren Hauptergebnis in dem Nachweis liegt, daß die Berührung mit einem Salz eine Herabsetzung der Permeabilität der Plasmahaut für eben dieses Salz herbeiführt, enthält keinen Anhaltspunkt für die Richtigkeit der Angaben Nathansons über die Einstellung der Salzaufnahme vor Erreichung des Konzentrationsgleichgewichts von Außen- und Innenlösung, vermag aber Grundlagen für ihre Erklärung zu liefern. Am Bestehen von Permeabilitätsharmonien bzw. -regulationen der Pflanzenzellen ist jedoch angesichts der Fittingschen Untersuchungen nicht zu zweifeln. Wenn, wie nach manchen Befunden Fittings (1915, 1920) möglich ist, einem anfänglichen, kurzdauernden starken Eindringen der Salze eine rasche Hemmung folgte, so wäre darin schon eine Permeabilitätsharmonie zu sehen, die um so bedeutungsvoller wäre, als die Eindringungsgeschwindigkeit der verschiedenen Salze ihrer Giftwirkung auf die Zelle parallel geht (Kahho 1921, 1921a, 1921b), indem beide (je nach der Stellung der Salze in der sogenannten „lyotropen Reihe“) zugleich dem Grad der Quellungsförderung durch die Salze entsprechen (Walter 1923). Während ein dargebotenes Salz bei Fitting (1915) gewissermaßen als Einheit erscheint, deren Aufnahmegeschwindigkeit untersucht wird, sieht Pantanelli sein Hauptergebnis in der Feststellung einer verschiedenen Aufnahme und Abgabe der Ionen in Salzlösungen, so daß die Geschwindig-

keit der Ionenaufnahme und der mit einer Salzaufnahme häufig verbundene Ionenaustausch zwischen Außen- und Innenlösung im Mittelpunkt der Untersuchung stehen; in dieser Hinsicht scheint Nathanson also Recht zu behalten. Auch durch andere Forscher (z. B. Kahho 1921b, Osterhout 1922, Hoagland and Davis 1923, Stiles 1924) wird die gesonderte Aufnahme der einzelnen Ionen bestätigt, wobei die an zweiter und dritter Stelle genannten Forscher auch den Übergang von Ionen aus weniger konzentriertem Medium in die konzentriertere Lösung des Zellsaftes (bei gewissen Algen) behaupten, die Nathanson betont hatte, und die auch Lapique (1922) nachgewiesen zu haben glaubt. Eine Reihe von Untersuchungen Pantanellis und seiner Mitarbeiter (Sella, Severini), meist in italienischen Fachorganen veröffentlicht, hatten dasselbe Ergebnis wie seine Arbeit von 1915, das hier aber durch erhebliche Erweiterung der experimentellen Unterlagen und den Versuch einer Erklärung der Mechanik der Salzaufnahme durch Adsorption ergänzt wird. In Pantanellis Behauptung, der zeitliche Verlauf der Aufnahme eines Ions erfolge häufig „nach Art einer gehemmten Schwingung“, pendelförmig, d. h. so, daß einer raschen Speicherung (z. B. bei Mg innerhalb der ersten Viertelstunde) Wiederausscheidung des Ions, dann erneute Aufnahme usw. folgt, tritt die Notwendigkeit einer genauen zeitlichen Bestimmung besonders deutlich zutage, weil das Ergebnis der Versuche offenbar sehr stark durch den Zeitpunkt der Messungen bedingt wird; die widerspruchreichen Angaben der Literatur finden wohl größtenteils in der Nichtbeachtung des Zeitfaktors eine Erklärung. Aber alle diese Ergebnisse, so sehr sie eine Reihe von Angaben Nathansons bestätigen oder wahrscheinlich machen, auch die Feststellung einer gesonderten Permeabilität für Eintritt und Austritt desselben Salzes bei einer Pflanze, scheinen mir keine Regulationen in der hier definierten Bedeutung, sondern „normale“ Vorgänge, Harmonien, aufzudecken. Daß solche offenbar bestehen, zeigt vor allem die Feststellung Pantanellis, daß nach Schädigung der Zellen durch leichte Narkotisierung mit Chloralhydrat nur die Aufnahme ernährender oder sonstwie nützlicher Salze gehemmt wird, während die von der normal tätigen Pflanze nicht oder nur in geringer Menge und Geschwindigkeit aufgenommenen Salze dann leichter eindringen. Eine Herabsetzung der Permeabilität von *Spirogyrafäden* für

Salze und Anilinfarben durch Äther und Chloroform fand auch Lepeschkin (1911), und in entschiedener Weise betont Tröndle (1920) die entsprechende narkotisierende Wirkung von Äther und Chloralhydrat bei seinen Versuchen mit Palisadenzellen von *Buxus* und *Acer*, die auch von der Einwirkungsdauer und der Konzentration des Narkotikums abhängig ist. Bei ihrer Aufhebung durch die Störung tritt die vorher bestehende Harmonie deutlich hervor. Eine vollkommene Übereinstimmung der mit den beiden verschiedenen Methoden erzielten Ergebnisse steht noch aus und zugleich auch das endgültige Urteil über die Grenzen ihrer Anwendbarkeit; vielleicht wird einmal eine Vereinigung beider Verfahren an geeignetem Versuchsmaterial ein eindeutiges Ergebnis bringen. Immerhin besteht eine beträchtliche Wahrscheinlichkeit für das Bestehen von Turgor- und Permeabilitätsregulierungen durch verschiedene Aufnahme und Abscheidung von Ionen der gelösten Salze.

Bei einer Reihe von Stoffwechselregulationen liegt ein rückgängigmachen normaler Funktionen, also eine regulatorische Reduktion vor, welche sich dem Abwerfen von Blattstielstümpfen und anderen bei den „induzierten Adaptationen“ besprochenen Zerstörungsvorgängen an die Seite stellen läßt. So fanden Magnus und Schindler (1912, 1913) bei Nachuntersuchung der von Gaidukov (s. o. III, 2 b,  $\beta$  „Physiologische Kausalharmonien“) entdeckten „chromatischen Adaptation“ von Cyanophyceen, daß unabhängig von dieser inzwischen bestätigten „Anpassung“ an die Lichtfarbe auch eine Farbenänderung von Oscillarien aus grün nach gelb in nährsalzarmen Kulturen stattfindet, die sie als eine durch den Phykocyanmangel bedingte Herabsetzung der Assimilation und damit als eine Verminderung des Nährsalzbedürfnisses auffassen, die das Leben des Organismus verlängere, indem sie ihn in eine Art von „Dauerzustand“ versetze.

Beim Ausgleich der durch Verwundung gesetzten Störungen, bei Restitutionen sowohl wie bei Adaptationen, findet häufig eine Entdifferenzierung der der Wunde benachbarten Dauerzellen statt, die sich in einer Auflösung der Wandverdickungen sowie in einem Verbrauch der Stärke und anderer Speicherstoffe äußert. Dies hat bereits Crüger (1860) gesehen, und Massart (1898) beschreibt dieselben Erscheinungen. Ebenso ergibt sich aus den Untersuchungen von Olufsen (1913), Appel (1906) und Kabus (1912), daß bei Verletzungen an der Kartoffelknolle die Stärke der äußersten



Schichten verzuckert wird und zum Teil bei der Verkorkung der unter der Wundfläche liegenden Schichten verwendet, zum Teil durch die Gefäßbündel ins Innere der Knolle abgeführt wird. Als Ursache hat Brieger (1924) die als erste Folge der Wundreizstoffbildung einsetzende Vermehrung der Oxydasen angesprochen, die zugleich diastatische Wirkung haben. Hier ist auch die Auflösung nekrotischer Zellen oder Gewebe zu erwähnen, die durch Infektion oder Verwundung entstanden sind, und die, wie es die Schilderung Mäules (1895) über die Auflösung der Korkschichten beim Verwachsen zweier Wundränder besonders anschaulich zeigt, in weitgehendem Maße resorbiert werden können.

Schließlich müssen als physiologische Anpassungen noch die Erscheinungen von „Gewöhnung“ angeführt werden, deren Wesen darin liegt, daß der Organismus durch stufenweis ansteigende Schädigungen bestimmter Art in einen Zustand versetzt wird, in dem er Schädigungsgrade noch erträgt, die sonst tödlich gewirkt hätten. Dies galt in gewissem Sinn schon von der oben besprochenen Gewöhnung an ungewöhnlich hohe Konzentrationen. Eine stufenweise Anpassung an hohe Temperaturen hat Dieudonné (1894) bei Bakterien beschrieben. Das Temperaturoptimum des *Bacillus fluorescens putridus* liegt bei 22°, bei 35° zeigt er noch kräftiges Wachstum, jedoch ohne die sonstige Fähigkeit der Pigment- und Trimethylaminbildung, bei 37,5° liegt die Wachstumsgrenze. Es gelang, eine Rasse zu züchten, deren Optimum bei 35° lag, und die bei 37,5° ohne Pigmentbildung noch kräftig wuchs, und schließlich eine solche, die bei 41,5° noch kräftiges Wachstum zeigte. Es ist freilich schwer zu beurteilen, ob eine Selektion von reinen Linien (bzw. hier Klonen) mit besonders hoch liegenden Kardinalpunkten völlig ausgeschlossen war. Eine ähnliche Gewöhnung liegt in der Steigerungsfähigkeit der Kälteresistenz der Bäume; A. Winkler (1913) hat festgestellt, daß sich durch wiederholtes Abkühlen die Todestemperatur der Zweige und Blätter stark herabsetzen läßt. Nach Pulst (1902) passen sich Schimmelpilze, teils in derselben, teils in aufeinander folgenden Generationen an immer stärkere Dosen von Metallgiften an. Am besten reagierte *Penicillium glaucum*, bei dem übrigens gezeigt werden konnte, daß die giftigen Kupfersalze überhaupt nicht aufgenommen wurden, oder doch nur in unbedeutender Menge, so daß es sich augenscheinlich um eine steigende Anpassung der

Plasmahaut handelt, ihre Impermeabilität aufrecht zu erhalten. Aus den mannigfachen Angaben über erworbene Giftfestigkeit bei Bakterien sei die Gewöhnung eines Bakteriums der Cholera-Gruppe an arsenige Säure erwähnt, wobei das Giftmaximum auf das achtfache gesteigert wurde. Die Bakterien wurden dabei unbeweglich und bildeten auf Endoagar rote (statt weiße) Kolonien. Bei nachträglicher Kultur auf arsenfreien Nährböden verschwand Giftfestigkeit und Farbstoffbildung allmählich wieder (Marks 1910). Steigende Anpassung eines Milchsäurebazillus an eine Reihe von Giften beschreibt Bachrach (1924), wobei sich auch ergab, daß bei längerer Dauer der Einwirkung zumeist eine geringere Konzentration zur Erzielung desselben Anpassungsgrades genügte.

In diesem Zusammenhang mag auch ein durch Hiltner (1904 bis 1906) bekannt gewordener Fall von pflanzlicher Immunität gestellt werden, weil es sich hier offenbar nicht um eine echte Überproduktion von Antikörpern, sondern um eine andersartige stoffliche Wirkung handelt, durch die eine einmal eingetretene Schädigung vor künftiger Schädigung von gleicher Stärke schützt. Hiltner konnte nämlich feststellen, daß die Wurzeln der Leguminosenpflanzen, welche lebensfähige Rhizobiumknöllchen besaßen, durch Bakterien mit geringerem Virulenzgrad nicht mehr infiziert werden konnten, sondern nur von solchen mit höherer Virulenz. Ob bei der durch Heinricher (1917) festgestellten Tatsache, daß Birnbäume einzelner Rassen, die unter einer ersten Infektion durch Misteln erheblich gelitten hatten, sich nach Überstehen dieses ersten Mistelbefalls gegen weitere Infektionen durch keimende Mistelsamen als immun erwiesen, so daß die Parasiten abstarben, wirklich im Sinne der Hypothese Heinrichers eine aktive Immunisierung durch Antikörperbildung vorliegt, wird noch sorgfältiger Nachprüfung bedürfen. Im Falle ihrer Bestätigung wäre sie in verschiedener Hinsicht von großer physiologischer Bedeutung.

### c) Kinetische Anpassungen.

Die Abgrenzung der durch ein Bewegungsgeschehen vermittelten Funktionsregulationen gegen die kinetischen Funktionsharmonien ist dadurch gegeben, daß der die Reaktion bedingende Reiz eine Schädigung des Organismus darstellt; die Trennung von den kinetischen Restitutionen liegt darin, daß es sich nur um

eine Wiederherstellung gestörter Funktion, nicht auch gestörter Form handelt. Auch hier mag wieder einmal hervorgehoben werden, daß Vorgänge von verschiedener teleologischer Wertigkeit in kausaler Hinsicht durchaus in dieselbe Gruppe von Erscheinungen eingereiht werden können. In bezug auf die Ganzheitshaltung des Organismus wird verschiedenartiges geleistet, aber die Mittel dieser Ganzheitshaltung, wie sie etwa in der Verkettung bestimmter Reizerscheinungen gegeben sind, können ähnliche sein.

Wie die normal erfolgenden Plasmaströmungen in den Zellen möglicherweise bei manchen Pflanzen den Stofftransport unterstützen (vgl. z. B. Bierberg 1909), so können die auf Wundreiz hin einsetzenden Plasma- und Kernbewegungen, wie sie zuerst Tangl (1884) an der Epidermis der Zwiebelschuppe beschrieben, dann Nestler (1898) bei vielen Phanerogamen und Prowazek (1907) bei *Ulva lactuca* festgestellt haben, und welche Nèmec (1901) nach den Einzelheiten des zeitlichen Verlaufs eingehend untersuchte, sehr wohl einen Einfluß auf die beginnenden Wundheilungsvorgänge haben. Es handelt sich bei dieser Traumatotaxis in der Hauptsache darum, daß starke Plasmaansammlungen an den der Wundstelle zugekehrten Wänden entstehen, an die sich auch der Zellkern (und bei *Ulva lactuca* das Chromatophor) anlegt. Auch die nächstfolgenden Zellreihen können sich an dieser Reaktion beteiligen. Ritter (1911) hat durch seine Versuche vor allem an der Epidermis der Zwiebelschalen von *Allium Cepa*, aber auch an einer Reihe anderer Objekte wahrscheinlich gemacht, daß als primärer Erfolg der Verletzung eine Protoplasmabewegung in den benachbarten Zellen auftritt, in deren Verlauf dann die (wohl passive) Kernverlagerung (mit Volumvergrößerung des Kerns verbunden) erfolgt; die ebenfalls (durch Salze, Basen, organische Säuren, Kohlehydrate, Preßsaft der Pflanze) erzielbare Chemotaxis des Kerns hält er nicht für identisch mit der Traumatotaxis, rein chemische Reizung daher — im Gegensatz zu Vorstellungen, die sich mit der Haberlandtschen Hypothese der „Wundhormone“ verbinden lassen — nicht für die Ursache der Traumatotaxis, weil diese erheblich rascher verläuft, als die chemotaktischen Kernbewegungen (bezüglich der durch Wundreiz ausgelösten Plasmabewegung vgl. bes. Fitting 1925).

Während die bei der Traumatotaxis auftretenden Vorgänge die Wiederherstellungsprozesse unterstützen, handelt es sich bei

den hierhergehörigen Fällen von Traumatotropismus, wie er zuerst von Darwin (1881) an Wurzeln beschrieben wurde, um eine Art Abwehr oder Vermeidung der Störung selbst. So werden nach einseitiger Schädigung des Wurzelvegetationspunktes durch chemische oder Hitzeinflüsse die Wurzelspitzen durch Krümmung in der Wachstumszone von dem einwirkenden Reize weggekrümmt (Spalding 1894). Beim „Galvanotropismus“ (Brunchorst 1884, Gaßner 1906, 1923) handelt es sich offenbar gleichfalls um solche nach einseitiger Schädigung erfolgende Krümmungen. Bei seitlich schrägen Einschnitten an Wurzelspitzen, welche die Regeneration eines neuen Vegetationspunktes auslösen, krümmt sich, wie Němec (1905) gezeigt und Nordhausen (1907) bestätigt hat, die alte Wurzelspitze aktiv zur Seite. In diesen Fällen handelt es sich zum Teil um unmittelbare (pathologische) Folgen der Schädigung, wie insbesondere den galvanotropen Krümmungen, zum Teil aber gewiß auch um regulatorische Bewegungen, die unter Umständen weitere Schädigung vermeiden, um ein Abwenden von dem Ort der Schädigung; die zahlreichen Fälle von „positivem“ Traumatotropismus, wie sie z. B. Stark (1916, 1917a) an oberirdischen Organen, Sprossen und Blättern aufgezeigt hat, erlauben zur Zeit keine teleologische Deutung.

Man könnte nun im Sinne der üblichen Bekämpfung teleologischer Betrachtungsweise fragen<sup>1)</sup>: Was soll denn die Wegkrümmung von der Wundstelle für einen „Vorteil“ bringen, da ja die Zellen der alten Wurzelspitze ohnedies den größten Teil ihres Inhalts abgeben und ihre Teilungstätigkeit einstellen, die Wurzelspitze sogar häufig abgestoßen wird? Dabei setzt man aber wieder die Behauptung einer Fähigkeit der Pflanze voraus, in allen Fällen „das Zweckmäßigste“ zu tun (d. h. dasjenige, was der betrachtende Forscher für das Zweckmäßigste hält): dies freilich bekämpft man mit Recht. Niemand aber kann die Berechtigung bestreiten, diese Bewegung mit all jenen tropistischen, taktischen und „Reflex“bewegungen in eine Reihe zu stellen, die als ein Ausweichen oder Abwenden vor einer Störung, als eine „Fluchtreaktion“ im weitesten Sinn gekennzeichnet werden können, bis

<sup>1)</sup> Goebel (1924, S. 10ff.) hat inzwischen diese Frage aufgeworfen und in anderem Sinne beantwortet. Da mir keine von beiden Auffassungen bewiesen zu sein scheint, so lasse ich die obige Deutung als eine Möglichkeit stehen.

herauf zum Zurückzucken unserer Hand bei Berührung eines heißen Gegenstandes. Dabei werden keinerlei „seelische“ Qualitäten bei der Pflanze vorausgesetzt, sondern eine Anzahl von Vorgängen, welche dieselbe Ganzheitsbeziehung haben, um derentwillen zusammengestellt. Daß diese Reaktionen die durch sie eingeleitete Ganzheitsbeziehung in vielen Fällen nicht erreichen, entweder weil sie unzulänglich sind, nicht ausreichen, oder weil sie von anderen ganzheitsbeziehunghaltenden Vorgängen durchkreuzt werden — wie im vorerwähnten Fall durch die Regeneration einer neuen Wurzelspitze —, das ändert gar nichts an ihrer teleologischen Kennzeichnung.

Die negativen traumatotropen Krümmungen lassen sich also wohl z. T. jener Gruppe von „phobischen“ Richtungsbewegungen einordnen, die den Organismus oder ein Organ von irgend einem störenden Reize, wie er in jeder zu hohen Intensität eines Außenfaktors gegeben sein kann, wegbewegen, die wir daher als „Abkehrbewegungen“ und zwar als regulatorische Abkehrbewegungen bezeichnen können.

Wenn die Chloroplasten in den Blättern von Phanerogamen oder in Algenzellen, wie dies seit Stahl (1880a) vielfach beschrieben worden ist, bei zu starker Besonnung „Profilstellung“ annehmen, d. h. sich an den Wänden parallel der Strahlenrichtung sammeln, so läßt sich diese Form von „Phototaxis“ als Abkehrbewegung teleologisch kennzeichnen, auch wenn das Zustandekommen der Bewegungen im einzelnen, also die kausalen Beziehungen, noch recht wenig aufgeklärt sind (vgl. z. B. Senn [1908, 1919] und Linsbauer und Abramowicz [1909]). Die Chlorophyllplatte von *Mesocarpus* dreht sich bei zu großer Lichtstärke als Ganzes — oder bei nur teilweise angreifendem Reize in der betroffenen Hälfte — so, daß der Strahlenrichtung nur die schmale Kante zugekehrt ist (Stahl 1880a, Senn 1908).

Die Erscheinung der „Phobotaxis“ freischwimmender niederer Organismen ist ein wichtiger Teil dieser Abkehrbewegungen, bei der wieder die Abgrenzung harmonischer und regulatorischer Vorgänge nicht einfach ist. Es scheint sich auf den ersten Blick ja in vielen Fällen um eine „Fluchtreaktion“, eine „Schreckbewegung“ zu handeln, auch wenn sie schließlich den Organismus der zuträglichsten Lichtstärke, der geeignetsten Nährstoffkonzentration, der optimalen Wärmemenge zuführt. Trotzdem wird man natürlich diese Vorgänge nicht als regulatorisch, sondern häufig nur als har-

monisch bezeichnen können. Vielmehr wird man unterscheiden müssen, ob die „Übergangsreaktion“ oder „Abkehrbewegung“ den Organismus verhindert, einen günstigen Reizzustand zu verlassen und mit einem nur weniger günstigen oder für seine Erhaltung gleichgültigen zu vertauschen, oder ob sie ihn vor einer offenkundigen Schädigung bewahrt. Nur im letzten Fall wird man von regulatorischen Abkehrbewegungen sprechen; die ersten, harmonischen, wurden bereits im Kapitel der Kausalharmonien behandelt. Daß trotzdem die Entscheidung über die Zugehörigkeit der einzelnen Bewegungserscheinungen nicht einfach ist, dafür sorgen die Schwierigkeiten der Beurteilung des Schädigungsgrades der verschiedenen „Außenbedingungen“. Wenn positiv phototaktische Algenschwärmer (*Haematococcus*) bei Steigerung der Lichtstärke sich bei Erreichung einer bestimmten Lichtintensität abkehren, wie dies zuerst Strasburger (1878) genauer beobachtet hat, nachdem schon Treviranus (1803, S. 340 ff.) das Zurückweichen grüner Algenschwärmer aus direktem Sonnenlicht in den Schatten gesehen hatte; wenn Purpurbakterien und Euglenen an der Grenze von hell zu dunkel zurückprallen, wie Engelmann (1882) zuerst beschrieb und dann zahlreiche Beobachter für dieselben und für andere phototaktisch empfindliche Organismen feststellten, für *Thiospirillum* (Buder 1915), für *Chamydomonas* und *Cryptomonas* (Jennings 1910, Ulehla 1911, Pringsheim 1912a), für *Phacus* und *Gymnodinium* (Pringsheim 1912a), für Oscillarien (Nienburg 1916, G. Schmid 1923), für *Nostoc*-Hormogonien (Harder 1918, 1920) usf., so wird man in diesen Fällen der Vermeidung eines extremen Reizzustandes, dessen kürzere oder längere Dauer Schädigungen bringen muß, wohl von regulatorischer Abkehrbewegung sprechen dürfen. Dies gilt auch für die von Pfeffer (1884) bei Farnspermatozoen gegenüber 5proz. Apfelsäure beobachtete negative Chemotaxis, für die zurückstoßende Wirkung freier H- und OH-Ionen, also freier Säuren und Alkalien, sowie gewisser giftig wirkender Schwermetall-Ionen (Silber, Quecksilber, Kupfer usw.) und Alkaloide auf *Isoetes*-Spermatozoen (Shibata 1905, 1911), für die von Fechner (1915) festgestellten, ausschließlich negativ chemotaktischen „Fluchtreaktionen“ bei Oscillarien, für die zuerst von Massart (1889) bei Bakterien (*Spirillum undula*, *Bacillus megatherium*) gegenüber bestimmten Konzentrationen isosmotischer Stoffe beschriebene, von Pfeffer (1888) und Pringsheim (1923)

auch bei Flagellaten beobachtete negative Osmotaxis und für die von Wortmann (1885) für Fuligoplasmodien geschilderte, bei Temperatursteigerung über  $36^{\circ}$  hinaus erfolgende negative Thermotaxis. Auch hier ist wieder darauf hinzuweisen, daß es durchaus keine absolute Zweckmäßigkeit des organischen Verhaltens gibt. Die Abkehrbewegung entspricht durchaus nicht überall — vor allem bei den im Experiment gebotenen chemischen Reizstoffen, die häufig in den Naturbedingungen des Organismus überhaupt nicht vorkommen — ihrer Schädlichkeit. Die Untersuchungen Metzners (1920) z. B. zeigen, daß Reizwirkung und Giftwirkung zwar häufig, aber nicht überall parallel gehen, sondern vielfach voneinander unabhängig sind; das mäßig giftige Bleinitrat wirkt auf Spirillen stark phototaktisch reizend, stark giftige Kupfersalze nur schwach, das ebenfalls stark giftige Monobromnaphthalin gar nicht. Allerdings ist zu berücksichtigen, wie Metzner hervorhebt, daß die starke Giftwirkung selbst die Empfindlichkeit für die Schutzbewegung herabsetzt. Jede Regulation hat ihre natürlichen Grenzen in dem Ausmaß der Schädigung.

Die Tropismen zeigen dieselbe Erscheinung. Bei *Vaucheria* hat Stahl (1880a), bei *Anthithamnion cruciatum*, *Derbesia marina*, *Ectocarpus humilis* und anderen Meeresalgen Berthold (1882) und in eingehender Untersuchung bei *Phycomyces* Oltmanns (1892) gezeigt, wie die positiv phototropische Reaktion bei einer bestimmten Lichtstärke in die negative übergeht, wobei ein Indifferenzstadium eingeschaltet sein kann, in dem der Organismus keine positive Reaktion mehr und noch keine negative aufweist. Die Erscheinung ist seither vielfach untersucht, auch unter Umständen ein zweiter Umschlag bei weiterer Erhöhung der Lichtintensität wieder in positive Reaktion festgestellt. Für andere Tropismen gelten entsprechende Abhängigkeitsbeziehungen des Reaktionssinnes von der Reizstärke. Man kann daher auch nicht von positiv phototropischen (z. B. Laubsprossen) und negativ phototropischen (z. B. Wurzeln) Organen schlechthin sprechen, sondern nur von solchen, die unter normalen Bedingungen positiv oder negativ phototropisch reagieren. Die Höhe der „Sinnesumkehr“ des Phototropismus ist, wie schon im Kapitel „Kinetische Kausalharmonien“ hervorgehoben, nicht ein für allemal dieselbe, sondern von der „Lichtstimmung“ des Organismus abhängig. Diese „Lichtstimmung“ ist, wie neben Oltmanns besonders Pringsheim (1909, 1909a) an ver-

schiedenen Objekten gezeigt hat, um so höher, je größere Lichtstärken vor der Reizung auf den Organismus eingewirkt haben. So verschob sich auch der „Umschlagspunkt“ vom positiven zum negativen Phototropismus für die Sporangienträger von *Phycomyces* bei länger andauernder Beleuchtung immer mehr nach oben, so daß bei den negativ reagierenden nach einiger Zeit Indifferenz und schließlich positive Reaktion eintrat; die Lichtstimmung war eine höhere geworden, es hat eine „Anpassung“, eine „Gewöhnung“ stattgefunden, so daß erst bei stärkerer Lichtintensität der Umschlag zur Abkehr, zum negativen „Sinn“ des Tropismus, eintritt. Diese „Gewöhnung“, die in der Erhöhung der Lichtstimmung liegt, muß als besondere Form der Funktionsregulation von der in der Abkehrbewegung auftretenden kinetischen Anpassung unterschieden werden.

Als Abkehrbewegung läßt es sich auch auffassen, wenn Blätter in „variabler Lichtlage“ (Wiesner 1911) bei unmittelbarer Besonnung „panphotometrisch“ reagieren, d. h. sich vom direkten Sonnenlicht möglichst abwenden, und zwar in einer Weise, daß sie noch möglichst viel diffuses Licht erhalten. Der besonders von Oltmanns und Wiesner gebrauchte Ausdruck „Photometrie“ für das Vermögen der Unterscheidung der Lichtintensitäten und der entsprechenden Regulierung der Bewegungen umschließt Harmonisches und Regulatorisches je nach dem Charakter des die Bewegung bedingenden Reizes.

Auch bei anderen Tropismen kommen Abkehrbewegungen vor. Hier sollen nur die von Miyoshi (1894) beim Chemotropismus beschriebenen Erscheinungen eine Stelle finden, der bei *Saprolegnia* und verschiedenen Schimmelpilzen die „Grenzkonzentration“ für eine Reihe von Stoffen (Ammoniumsalzen, Zuckerarten, Fleischextrakt) bestimmte, bei der ein Umschlag von positivem in negativen Chemotropismus eintritt. Er konnte auch feststellen, daß bei verschiedenen Organismen infolge der schon früher eingetretenen Schädigung die Repulsionswirkung ausblieb, eine Erscheinung, die auch bei der Phobotaxis, sowohl bei zu starker Licht-, als bei chemischer oder thermischer Einwirkung mehrfach beobachtet wurde. Hier war eben der Grad der Störung zu hoch, um noch die sonst eintretende Regulation zu ermöglichen.

Wenn die „Dunkelstarre“ gewisser „positiv photokinetischer“ Algenschwärmer und Flagellaten (vgl. oben S. 150), bei der die



Organismen nach längerem oder kürzerem Aufenthalt nach Verbrauch ihrer Reservestoffe (ohne Verlust ihrer Geißeln) zur Ruhe kommen, aus der sie durch erneute Lichtzufuhr nicht wieder erweckt werden können (Bolte 1920), nicht einfach eine pathologische Erscheinung darstellt — „selbstverständlich“ ist dies nicht, da „negativ photokinetische“ Schwärmer im Dunkeln unter Umständen bis zum Tode weiter schwimmen —, so könnte in der Stilllegung zunächst, wie dies Bolte vermutet, eine regulatorische Herabsetzung des Energieverbrauchs vorliegen, die eine Zeitlang die Wiederaufnahme der Bewegung nach erneuter Lichtzufuhr ermöglicht.

Von besonderem Interesse sind schließlich jene Fälle kinetischer Funktionsregulationen, bei denen die „Sinnesumkehr“ einer tropistischen Bewegung nicht durch eine besonders hohe (oder niedere) Intensität desselben Reizes bedingt wird, der die Richtung des Organs zuvor bestimmte, sondern durch das Eingreifen einer andersartigen Außenbedingung in die gegebene Reizverkettung. Bei den durch Bewegungserscheinungen vermittelten Funktionsharmonien und Restitutionen waren bereits solche Fälle von „heterogener Induktion“ (Noll 1892) zu erwähnen. Um Funktionsregulationen handelt es sich bei der von Stahl (1884) beobachteten, von Noll als Umschaltung des Geotropismus gedeuteten Änderung der Wachstumsrichtung durch Lichtwirkung bei den Rhizomen von *Adoxa moschatellina*, *Circaea lutetiana* und *Trientalis europaea*. Die normalerweise im Dunkeln horizontal wachsenden, also dia-geotropisch induzierten Organe wachsen bei Lichtzutritt senkrecht oder schief abwärts zum Boden und werden so an dem Verlassen ihres normalen Mediums verhindert; die Lichtwirkung bedingt also eine „Sinnesumkehr“ der vorher rein geotropischen Bewegung; ob es sich hierbei um einen einfachen Fall von „Reizkonkurrenz“, um reine „Komponentenwirkung“ der verschiedenen Tropismen handelt, wie die Untersuchungen v. Guttenbergs (1907), Sperlichs (1915) und Bremekamps (1915, 1921) über das Zusammenwirken von Geotropismus und Phototropismus nahe legen, oder um echte „Umstimmung“ im Sinne Nolls, bzw. um „tonische“ Beeinflussung des Kräfteverhältnisses von positivem und negativem Geotropismus durch das Licht, wie dies die oben (Kap. „Kinetische Kausalharmonien“) erwähnten Untersuchungen Zimmermanns (1924) wahrscheinlich machen, ist noch auf-

zuklären, berührt aber den regulatorischen Charakter der Vorgänge nicht. Die erwähnten Rhizome zeigen übrigens auch im normalen Entwicklungsgang harmonische „Umschaltungen“ der Reizbewegungen. Ähnlich wie der Lichtzutritt in den oben geschilderten Versuchen Stahls wirkte die Kultur unter Wasser bei den Ausläufern von *Glechoma hederacea* nach Klebs (1903). Die neu gebildeten Internodien eines unter Wasser geleiteten horizontal wachsenden Ausläufers krümmen sich darin allmählich nach oben, wachsen schließlich senkrecht aufwärts bis zur Erreichung der Wasseroberfläche, worauf sich die Ausläuferspitze wieder horizontal krümmt. Die Bedingungen der Wassertauche haben also eine Umschaltung von plagiotropem zu orthotropem, und zwar negativ geotropischem Verhalten herbeigeführt. Daß beide Fälle regulatorisch genannt werden können, weil jeweils das von der Störung betroffene Organ seinem normalen Zustand wieder zugeführt wird, braucht nicht besonders betont zu werden.

An eine ganz andersartige Erscheinung muß zum Schlusse dieses Kapitels noch einmal erinnert werden, die ein Gegenstück zu gewissen Vorgängen darstellt, welche bei den kinetischen Restitutionen (s. S. 231) anhangsweise behandelt wurden. Es betrifft Richtungsänderungen von Zellen, welche das Formbildungsgeschehen bei verschiedenen funktionellen oder korrelativen Adaptationen bestimmen. Wenn in den Versuchen von Vöchting (1892; s. o. S. 264f.), Simon (1908 a; s. o. S. 255) und Neeff (1914; s. o. S. 263f.) unter dem Einfluß der Verwundung die wachsenden Zellen, welche die Funktionsregulation ausführen, in typischer Weise ihre Richtung ändern, Drehungen zuweilen bis zur völligen Umkehr erfahren, so mag auch hier in gewissem Sinn von einer kinetischen Regulation gesprochen werden, die eng mit der morphologischen verbunden die Funktionsganzheit wieder herstellt und sich darin mit der oben schon besprochenen Traumato-taxis berührt.

### 3. Die Bewegungsregulationen.

Die dritte Form der Ganzheit, die Ganzheit eines geordneten Bewegungsgefüges, spielt im Pflanzenreich bei weitem nicht die Rolle wie die Form- und Funktionsganzheit und wie die Bewegungsganzheit bei den Tieren. Unter diesen Umständen wird man natürlich erst recht nicht viele Feststellungen über Regulationen

von Bewegungsganzheit erwarten dürfen, über ihre Wiederherstellung nach Störungen, für die sogar das zoologische Tatsachenmaterial äußerst dünn fließt: die Frage der Regulation der „Instinktbewegungen“ scheint trotz mancher interessanter Einzelfälle noch durchaus in der Schwebe zu sein. Auf botanischem Gebiet hat man die Frage wohl überhaupt noch nicht gestellt, weil alles Tatsächliche nach der kausalen Seite hin erst in den beiden letzten Jahrzehnten einigermaßen verständlich geworden ist. Ein geordnetes Bewegungsgefüge ist in allen periodischen Bewegungen gegeben. In dem Kapitel von den Bewegungsharmonien wurde eine kurze Übersicht der wesentlichsten Erscheinungen zu geben versucht. Da die Frage nach dem Wesen der „autonomen“ Bewegung und vor allem die Verknüpfung verschiedener „autonomen“ Bewegungen untereinander und mit etwaigen autonomen beim selben Organismus, wie sie in den Untersuchungen von Pfeffer (1907, 1908, 1911, 1915), Stoppel (1910, 1911, 1912, 1916, 1917, 1922), Schweidler und Sperlich (1922), Cremer (1923) u. a. als Problem auftritt, noch sehr der ursächlichen Aufhellung bedarf, so ist es zur Zeit sehr schwer, diese Vorgänge der Ganzheitsbetrachtung zu unterziehen. Die Fragestellung würde lauten: Gibt es Fälle einer Wiederherstellung gestörter periodischer Bewegungen durch den Organismus? In einer oder zwei bisher bekannten Erscheinungen könnte man vielleicht Anhaltspunkte für derartige Vorgänge finden. Bei der schon im Kapitel „Bewegungsharmonien“ dargelegten Unsicherheit, wie weit z. B. bei den verschiedenen, an Bohnen festgestellten periodischen Bewegungen wirklich autonome — sei es im Sinne eines durch einen besonderen Erbfaktor oder im Sinne eines durch bestimmte innere Bedingungen verursachten Rhythmus — vorhanden sind, kann aber nicht mehr geschehen, als an einigen Beispielen festzuhalten, wie solche Bewegungsregulationen möglicherweise beschaffen sein könnten. Dabei soll ausdrücklich betont werden, daß durch eine derartige Auffassung für die kausale Analyse natürlich nichts gewonnen wird. Es würde sich höchstens um den Versuch handeln, zu prüfen, ob sich die Ganzheitsbetrachtung auch auf diese Vorgänge ausdehnen läßt.

So hätte man vielleicht daran denken können, daß die nach Verbringung der Pflanze in vollkommene Dunkelheit unter möglichstem Ausschluß der Wärmeschwankungen auftretenden, allmäh-

lich schwächer werdenden „Nachschwingungen“ auf regulatorische Vorgänge hindeuteten, welche die ausgeschalteten rhythmischen Bewegungen noch eine Zeitlang in 12 : 12stündigem Wechsel weiterführen, bis dann die im Dunkeln sich einstellenden kurzrhythmischen autonomen Oszillationen sich durchsetzen. Solche 12 : 12stündigen Nachschwingungen können auch dann gelegentlich auftreten, wenn vor der Versetzung in dauernde Dunkelheit der Pflanze durch künstlichen Beleuchtungswechsel ein andersartiger, z. B. 18 : 18stündiger Rhythmus aufgezwungen worden war; dasselbe gilt für *Mimosa Spegazzinii* (Pfeffer 1907), welche nach einem durch abwechselnde Belichtung erzielten 6 : 6stündigen Rhythmus in Dunkelheit gleichfalls 12 : 12stündige Nachschwingungen zeigt. Die Vermutung steht aber noch auf recht unsicheren Füßen.

Ähnliches gilt auch für die Beurteilung der Tatsache, daß eine vom Wechsel des Tageslichts oder einem entsprechenden Wechsel künstlicher Beleuchtung in gleichmäßige Dauerbeleuchtung versetzte Bohnenpflanze dann imstande ist, den vorhergehenden Bewegungsrhythmus autonom fortzusetzen, wenn man das die Krümmungen ausführende Gelenk durch schwarzgefärbte Watte verdunkelt (Pfeffer 1911). Da eine Dauerbeleuchtung des ganzen Blattes, wie Pfeffer schon 1875 gezeigt hatte, genügt, um die Bewegungen vollkommen auszuschalten, so hätte man daran denken können, die Vorgänge, die bei Verdunklung des Blattgelenks zum Auftreten der 12 : 12stündigen autonomen Bewegung führen, als regulatorische zu bezeichnen, da sie ja eine (durch die Dauerbeleuchtung ausgeschaltete) Bewegung wiederherstellen, für die eine besondere Grundlage in den Eigenschaften der Pflanze gegeben zu sein scheint. Da aber der Vorgang und seine Bedingungen noch zu wenig durchschaubar sind, und der Grad der Selbständigkeit der verschiedenen Arten von Bewegung sich noch in keiner Weise beurteilen läßt, muß diese Erörterung sich auf solche Andeutungen beschränken.

Wenn die Blätter etiolierter Pflanzen von *Phaseolus multiflorus* abends eine halbe Stunde heller Beleuchtung (von der die blau-violetten Strahlen sich als die wirksamsten erwiesen) ausgesetzt werden, so tritt eine Verschiebung ihres tagesperiodischen Rhythmus um 12 Stunden oder eine Unterdrückung desselben auf (während bei sonst gleicher, nur morgens erfolgnder Bestrahlung

der normale Rhythmus erhalten bleibt); der neue Rhythmus (bzw. die Bewegungshemmung) wird aber wieder rückgängig gemacht, und die Blätter nehmen wieder die frühere Bewegungsperiodizität auf (Stoppel und Trumpf 1922). Auch hier scheint die Möglichkeit regulatorischer Wiederherstellung des normalen Rhythmus gegeben. Solange aber nicht aufgeklärt ist, ob nicht dieser normale Rhythmus durch rhythmische Änderungen unbekannter Außenbedingungen zustande kommt, muß es bei der Formulierung des Problems bleiben.

## V. Die teleologische Kennzeichnung des Organismus.

Ein zum Schlusse dieser Arbeit als eine Rückschau auf ihre wesentlichen Ergebnisse zusammenfassend entworfenes Bild von der teleologischen Kennzeichnung des Organismus soll zugleich Gelegenheit geben, noch einige jetzt erst aufzuwerfende Fragen zu erörtern.

Der bloßen Formbetrachtung erscheint ein lebender Organismus als ein Ding, wie ein Messer, eine Uhr, ein Stein oder ein Kristall, und zwar als ein nicht künstlich gefertigtes wie die beiden ersten, sondern wie die beiden letzten Beispiele als ein seiner Gestalt nach gegebenes, in sehr vielen Exemplaren vorhandenes Naturding. Auf diesem Standpunkt tritt der bloßen Beschreibung der Eigenschaften und Teile dieses Naturdings die echte Zweckbetrachtung, durch die Besonderheit dieses Naturdings gefordert, zur Seite, genau so wie das bei einer menschlichen Maschine oder sonst einem künstlichen, zu bestimmten Zwecken gefertigten Gegenstand, einem Haus, einem Geräte oder Kleidungsstück der Fall ist. Die einzelnen Teile einer Maschine oder eines der anderen genannten Dinge sind nämlich so beschaffen, daß sie die Frage „wozu?“ aufdrängen. Das Ventil, ein Riemen, Räder und Hebel dienen einem bestimmten „Zweck“, genau wie die Griffel oder Nektarien einer Blüte, die Gelenke der Grasknoten, das Gebiß eines Wirbeltieres oder das Tracheensystem eines Insekts. Der bloßen Beschreibung tritt diese Zweckbetrachtung als gleichwertige, eine neue Art von Kenntnis erzeugende Auffassungsweise zur Seite. Am Organismus ist also eine Reihe von „Einrichtungen“, „Vorrichtungen“ vorhanden, die nicht anders als auf einen bestimmten „Zweck“ bezogen

beurteilt werden können. Dieser Zweck ist aber ebenso wie bei der besonderen „Einrichtung“ an der Maschine oder dem Gebrauchsgegenstand ein bestimmter Vorgang, dem diese Einrichtung „dient“. Die Narbe dient der Pollenkornablage und -keimung, die Reißzähne dienen dem Zerkleinern der Fleischnahrung, die Mahlzähne dem der Pflanzennahrung, und ihrem Bau nach sind sie „zweckentsprechend“, „nützlich“. Die Lehre von den Einrichtungen des Pflanzenorganismus fällt der „Funktionsformenlehre“ oder „ökologischen Morphologie“ und ihrem Tochterfach, der „physiologischen Anatomie“ zu, aber jene bleibt Morphologie und diese Anatomie, d. h. sie behandeln den Bau der Pflanzen, — wenngleich im Hinblick auf bestimmte ganzheitbeurteilte Vorgänge oder „Funktionen“. In den Lehrbüchern jener Disziplinen werden freilich zuweilen die Vorgänge um ihrer selbst willen mitbehandelt. Dies darf aber die Verschiedenheit der Probleme nicht verdecken. In dieser Arbeit ist dieses „Einrichtungsmäßige“, die echte „Zweckbetrachtung“ ausgeschaltet worden. Hervorzuheben ist noch, daß es natürlich am Organismus so gut wie an Gebrauchsgegenständen und Maschinen Teile geben kann, von denen man keinen „Zweck“ einsieht. Die besondere Form der Knöpfe an einem Rock, die Umrahmung einer Türe, Farbe und Gestalt der Zeiger oder Zahlen am Zifferblatt einer Uhr fordern die Frage nach einem besonderen Zweck nicht heraus, genau wie dies bezüglich der Zahl der Blumenblätter, der gezähnten oder gekerbten Form des Blattrandes, der Augenfarbe beim Menschen der Fall ist. Es besteht keinerlei Notwendigkeit, für jede Einzelheit des Baus einen Zweck anzunehmen.

An dem Naturding Organismus spielen sich nun zahlreiche Vorgänge ab. Daß heißt, daß der Organismus wie jedes Ding ein relativ beharrliches Beieinander von Eigenschaften darstellt, an denen sich Veränderungen im Werden vollziehen. Nach der notwendigen Folge dieser Veränderungen, nach all den mannigfachen Beziehungen der Folgeverknüpfungen, die bei den Organismen wohl am verwickeltesten unter allen Naturdingen sind, fragt die kausale Forschung. Zu jeder Werdefolge sucht sie einen eindeutigen Grund des Werdens zu bestimmen; Ordnung in der Veränderung ist für sie erst dann hergestellt, wenn alle Werdezustände in eindeutiger Folge dieselbe Beziehung aufweisen, wie sie für die Ordnung der Begriffe besteht: den Inhaltseinschluß, das Mitsetzungsverhältnis. Den Vorgängen am Organismus (wie an allen Dingen) gegenüber

entsteht unabweisbar die Denkforderung der ursächlichen Verknüpfung; mit der bloß raum-zeitlich geordneten Beschreibung der Vorgänge, wie sie sich darbieten, entsteht noch keine endgültige Ordnung für das Denken, keine Wissenschaft. Diese Form der Ordnung, wie die kausale Forschung sie herstellt, scheint auch für weite Gebiete des Werdens die einzige zu sein. Bei einer großen Zahl „chemischer“ und „physikalischer“ Veränderungen liegt kein Grund vor, eine Ordnungsform zu vermuten, die außerhalb der kausalen bestände und durch sie nicht erfaßt würde. Beim Organismus aber ist eben die Folge der Werdezustände eine besondere. Und diese Besonderheit läßt sich nur dadurch erfassen, daß man sagt, daß die Vorgänge an den Teilen des Organismus überaus häufig eine Beziehung zur Erhaltung der Ganzheit des Beharrlichen aufweisen, an dem sie sich abspielen. In dieser Besonderheit der Ursachbeziehungen drückt sich eine neue Form der Ordnung aus, die der kausalen gleichwertig zur Seite steht, die Ganzheitbeziehung; um ihr Ausdruck zu geben, kann man die von ihr getroffenen Vorgänge ganzheiterhaltend nennen. Auch die Bezeichnung „teleologisch“ bzw. „teloklin“ läßt sich auf sie anwenden, wenngleich es sich hier nicht um „Zwecke“ handelt, sondern höchstens bildlich von einem Zweck gesprochen werden könnte, der Erhaltung der Ganzheit des Organismus. Sofern der einzelne Vorgang an einem Teil des Organismus so beschaffen ist, daß das gesamte Getriebe der Vorgänge sich auch weiterhin erhält, daß also auch weiterhin dieselbe Ordnung der Vorgänge an diesem Beharrlichen bestehen bleibt, ist er in fester Beziehung zur Funktionsganzheit des Organismus. Führt er überdies zur Herstellung der dem Organismus eigenen Form, so steht er im Dienste der Formganzheit. Außerdem zeigt auch ein Teil der Organismen geordnete Bewegungsfolgen, deren Ganzheit durch einen bestimmten Vorgang erhalten werden kann. Daß es diese drei Grundformen der Ganzheit gibt, liegt an der nicht weiter ableitbaren Tatsache, daß der Organismus eine ihm eigentümliche Form hat, daß sich (Stoffwechsel-)Vorgänge an ihm abspielen, und daß er als Ganzes oder in seinen Teilen einen Ortswechsel erfährt, ohne daß diese Eigenschaften sich aufeinander zurückführen ließen. Höchstens ließe sich die selbständige Stellung der Bewegungen den anderen Vorgängen („Funktionen“) gegenüber und damit die der Bewegungsganzheit in Frage ziehen.

Von großer Bedeutung aber ist die Feststellung, daß durchaus nicht jeder Vorgang am Organismus diese Ganzheitsbeziehung aufweist. Es gibt zahllose Vorgänge, in denen eine Zerstörung der Ganzheit zum Ausdruck kommt — alle mit Recht „pathologisch“ genannten Veränderungen, alle zum Tod, also zur Auflösung der Ganzheit führenden Vorgänge — und es gibt solche, denen wir überhaupt keine Beziehung zur Ganzheit des Organismus zuschreiben können.

Diese Auffassung der teleologischen Methode ergab sich aus den Erörterungen der beiden ersten Teile dieser Arbeit. Sie mögen rückschauend nochmals mit dem ursprünglichen Ausgangspunkt jener Überlegungen, der Teleologie Kants, in Beziehung gesetzt werden. Dem Zweck einer geschichtlichen Einführung hatte dort eine gedrängte Darstellung der Entwicklung seiner Teleologie von den Jugendschriften bis zur Kritik der teleologischen Urteilskraft genügt, welche die Kantische Lehre gewissermaßen in ihrer eigenen Sprache und Systematik wiedergab, um zugleich die Ansatzpunkte der Weiterentwicklung hervortreten zu lassen. Jetzt handelt es sich um die Beantwortung der Frage, welche Grundgedanken Kants in das Verfahren der Ganzheitsbeurteilung eingegangen, in ihm erhalten geblieben sind, und wo etwa die Wege sich trennen. Maßgebend für den Standpunkt Kants ist vor allem der § 65 der Kritik der Urteilskraft, aus dem ich die wichtigsten Stellen ausführlich im Wortlaut hierher setze: „Zu einem Dinge als Naturzweck wird nun erstlich erfordert, daß die Teile (ihrem Dasein und der Form nach) nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich sind. Denn das Ding selbst ist ein Zweck, folglich unter einem Begriffe oder einer Idee befaßt, die alles, was in ihm enthalten sein soll, a priori bestimmen muß.“ „Soll aber ein Ding, als Naturprodukt, in sich selbst und seiner inneren Möglichkeit nach eine Beziehung auf Zwecke enthalten, d. i. nur als Naturzweck und ohne die Kausalität der Begriffe von vernünftigen Wesen außer ihm möglich sein, so wird zweitens dazu erfordert: daß die Teile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie voneinander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind; denn auf solche Weise ist es allein möglich, daß umgekehrt (wechselseitig) die Idee des Ganzen wiederum die Form und Verbindung aller Teile bestimme; nicht als Ursache — denn da wäre es ein Kunstprodukt — sondern als Erkenntnisgrund der systematischen Ein-



heit der Form und Verbindung alles Mannigfaltigen, was in der gegebenen Materie enthalten ist, für den, der es beurteilt.“ „In einem solchen Produkte der Natur wird ein jeder Teil, so, wie er nur durch alle übrigen da ist, auch als um der andern und des Ganzen willen existierend, d. i. als Werkzeug (Organ) gedacht, welches aber nicht genug ist (denn er könnte auch Werkzeug der Kunst sein und so nur als Zweck überhaupt möglich vorgestellt werden); sondern als ein die anderen Teile (folglich jeder den anderen wechselseitig) hervorbringendes Organ, dergleichen kein Werkzeug der Kunst, sondern nur der allen Stoff zu Werkzeugen (selbst denen der Kunst) liefernden Natur sein kann, und nur dann und darum wird ein solches Produkt als organisiertes und sich selbst organisierendes Wesen ein Naturzweck genannt werden können.“ „Ein organisiertes Wesen ist also nicht bloß Maschine, denn die hat lediglich bewegende Kraft, sondern besitzt in sich bildende Kraft, und zwar eine solche, die sie den Materien mitteilt, welche sie nicht haben (sie organisiert): also eine sich fortpflanzende bildende Kraft, welche durch das Bewegungsvermögen allein (den Mechanismus) nicht erklärt werden kann.“ „Der Begriff eines Dinges, als an sich Naturzwecks, ist also kein konstitutiver Begriff des Verstandes oder der Vernunft, kann aber doch ein regulativer Begriff für die reflektierende Urteilskraft sein, nach einer entfernten Analogie mit unserer Kausalität nach Zwecken überhaupt die Nachforschung über Gegenstände dieser Art zu leiten und über ihren obersten Grund nachzudenken; das letztere zwar nicht zum Behuf der Kenntnis der Natur oder jenes Urrundes derselben, als vielmehr ebendesselben praktischen Vernunftvermögens in uns, mit welchem wir die Ursache jener Zweckmäßigkeit in Analogie betrachteten. Organisierte Wesen sind also die einzigen in der Natur, welche, wenn man sie auch für sich und ohne ein Verhältnis auf andere Dinge betrachtet, doch nur als Zwecke derselben möglich gedacht werden müssen, und die also zuerst dem Begriff eines Zwecks, der nicht ein praktischer, sondern Zweck der Natur ist, objektive Realität, und dadurch für die Naturwissenschaften den Grund zu einer Teleologie, d. i. einer Beurteilungsart ihrer Objekte nach einem besonderen Prinzip, verschaffen, dergleichen man in sie einzuführen (weil man die Möglichkeit einer solchen Art Kausalität gar nicht a priori einsehen kann) sonst schlechterdings nicht berechtigt sein würde.“

In der Betrachtung eines Dinges als „Naturzweck“ und in der ersten Kantschen Bedingung hierfür liegt die wichtige Erkenntnis, daß es sich bei der teleologischen Methode der Naturwissenschaft um das Verhältnis von Ganzem und Teil, um die Beziehung auf ein Ganzes handelt. Erst dann soll das Ding ein Naturzweck heißen, wenn seine Teile nur im Hinblick auf das Ganze möglich, wenn sie also nicht selbständige Dinge, sondern Werkzeuge im Dienst des Ganzen, „Organe“ eines „Organismus“ sind. Kant kennt keine „Zwecke in der Natur“, sondern nur den Organismus als Naturzweck, so wie ja auch wir oben die Erhaltung des Organismus als einzigen „Zweck“ bezeichnen konnten. Im Gegensatz zur Aufklärungssteleologie beschränkt auch Kant seine Naturzweckbeurteilung nicht auf Einrichtungen, die vielmehr als „äußere“ oder „relative“ Zweckbeurteilung von der ausschlaggebenden „inneren“ Zweckmäßigkeit des Organismus aufs schärfste unterschieden werden, sondern wendet sie ausdrücklich auf Vorgänge an, wenn er in der zweiten Bedingung fordert, daß die zur Einheit eines Ganzen verbundenen Teile wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form seien. An ursächlichen Verknüpfungen also tritt der teleologische Charakter zutage; das scheidet allein den Organismus von den Werken der Kunst, also von zweckmäßig gefertigten Gegenständen, den „Maschinen“. Ausdrücklich wird dabei das „Ganze“ als wirkende Ursache abgelehnt: die Teile wirken aufeinander. Sie wirken so aufeinander, daß das Ganze „Erkenntnisgrund der systematischen Einheit der Form und Verbindung alles Mannigfaltigen“ darstellt, d. h. so, als ob ihr Wirken der Erhaltung dieses Ganzen diene. So wird die Teleologie unabhängig von der Kausalbetrachtung, ohne ihr doch zu widerstreiten, eine Beurteilungsart der Gegenstände der Naturwissenschaft nach einem besonderen Prinzip. Das wesentliche Kennzeichen des Organismus — daß er nicht nur ein organisiertes, sondern auch ein sich selbst organisierendes Wesen sei — sieht Kant in zwei Sonderarten ganzheitserhaltenden Geschehens, in den Formharmonien des Wachstums und der Zeugung (darüber besonders noch § 64). Die bisher erörterten Bestimmungen der teleologischen Methode Kants sind die Grundlagen jeder Ganzheitbeurteilung; um so verwunderlicher erscheint es zunächst, daß eigentlich erst Driesch sie aufgegriffen und folgerichtig weitergeführt hat. Dies liegt aber an einem anderen Wesenszug der Kantschen Teleologie, der hier zunächst ab-

sichtlich vernachlässigt wurde: der Ganzheitsbeurteilung liegt für ihn kein konstitutiver Verstandesbegriff, „zum Behuf der Kenntnis der Natur“, sondern ein regulativer Begriff der reflektierenden Urteilskraft zugrunde, ein heuristisches Prinzip, dessen letzte Absichten die rechtmäßige Gewinnung metaphysischer Erkenntnisse ist, eine „Idee“. Das ist auch im § 66 der Kritik der Urteilskraft deutlich ausgesprochen: „Denn dieser Begriff führt die Vernunft in eine ganz andere Ordnung der Dinge, als die eines bloßen Mechanismus der Natur, der uns hier nicht mehr genug tun will. Eine Idee soll der Möglichkeit des Naturprodukts zum Grunde liegen.“ Die ganze Kritik der Urteilskraft zeigt in ihrer Anlage und Durchführung diesen letzten Grund seines teleologischen Verfahrens, was bei ihrer Darstellung im zweiten Kapitel der vorliegenden Arbeit möglichst hervorgehoben wurde. Schon sechs Jahre vor ihrem Erscheinen hat Kant seine teleologische Methode an einem hiermit zusammenhängenden Problem erprobt, das auch in der Kritik selbst (in § 83 und 84) behandelt wird, nämlich an der Frage nach dem „Sinn der Geschichte“, in der „Idee zu einer allgemeinen Geschichte in weltbürgerlicher Absicht“ (Berlinische Monatsschrift 1784). Sowie sein Verfahren nun im Bereiche der Geisteswissenschaften angewandt wird, gewinnt echte Zweckbetrachtung die Oberhand, und wenngleich diese wie alle Ideen nur regulatives Prinzip ist, nur ein „Als ob“ der beurteilenden Vernunft, so tritt sie doch als eine anspruchsvolle Forderung auf, der die Natur entsprechen muß — wenn Vernunft in ihr zu finden sein soll. Das zeigt gleich der erste unter den neun „Sätzen“ jener Schrift: „Alle Naturanlagen eines Geschöpfes sind bestimmt, sich einmal vollständig und zweckmäßig auszuwickeln. Bei allen Tieren bestätigt dieses die äußere sowohl als innere oder zergliedernde Beobachtung. Ein Organ, das nicht gebraucht werden soll, eine Anordnung, die ihren Zweck nicht erreicht, ist ein Widerspruch in der teleologischen Naturlehre. Denn wenn wir von jenem Grundsatz abgehen, so haben wir nicht mehr eine gesetzmäßige, sondern eine zwecklos spielende Natur; und das trostlose Ungefähr tritt an die Stelle des Leitfadens der Vernunft.“ Dieselbe „Allgemeinheit“ und „Notwendigkeit“ seines — wiewohl „regulativen“ — Zweckmäßigkeitsprinzips spricht Kant in der Maxime der Beurteilung der inneren Zweckmäßigkeit organisierter Wesen im § 66 der Kritik der Urteilskraft aus: „Ein organisier-

tes Produkt der Natur ist das, in welchem alles Zweck und wechselseitig auch Mittel ist. Nichts in ihm ist umsonst, zwecklos, oder einem blinden Naturmechanismus zuzuschreiben.“ Dieses teleologische Verfahren der Geisteswissenschaften, das nach Zwecken fragt und ebenfalls auf Vorgänge angewendet wird, verschmilzt mit der Ganzheitbeurteilung von Naturvorgängen zu einer schwer lösbaren Einheit<sup>1)</sup>. Hier knüpfte die unmittelbare Weiterentwicklung des teleologischen Problems im 19. Jahrhundert an. Wurde jetzt die teleologische Methode der kausalen als gleichberechtigt gegenüber gestellt, so beging man entweder einen Denkfehler, da ja jede echte Zweckbeurteilung kausaler Art ist, oder alles lief schließlich auch in der Biologie auf die Gegenüberstellung seelischer und körperlicher (materieller) Ursachen hinaus, an welchem Punkt denn auch der Psycholamarckismus glücklich angekommen ist. Bei ihm deckt sich Teleologie schon vollständig mit der Postulierung seelischer Wesenheiten, wodurch aller teleologischen Beurteilung von vornherein der Charakter einer voraussetzungslosen Kennzeichnung genommen wird. Dieser Mangel an Reinlichkeit der begrifflichen Scheidung aber war es, der die Teleologie so sehr in Verruf gebracht hat. Die metaphysische Absicht, welche die Kritik der Urteilskraft letzten Endes verfolgte, der Wunsch, hier einen berechtigten Weg zur Grundlegung aller sittlichen und religiösen Wahrheiten zu finden, hat die scharfe, unbefangene Kritik der teleologischen Methode der Biologie schließlich doch nicht zu ihrem vollen Rechte kommen lassen. So wurde Kants Werk nicht nur der Ausgangspunkt für die Lösung des Problems der Teleologie, sondern auch für alle Irrwege und Seitenpfade, die seither zu diesem Ziele eingeschlagen wurden.

Die vorliegende Arbeit hat versucht, auf dem Gebiete der Botanik zunächst einmal das ganze Tatsachenmaterial ganzheitsbezogener Vorgänge übersichtlich darzustellen, dann aber zugleich die verschiedenen Formen des Ganzheitsgeschehens möglichst klar herauszuschälen und ins einzelne zu gliedern. Neben dem Hauptzweck der Eindeutigkeit der Begriffe und der scharfen Trennung

---

<sup>1)</sup> Daß Ganzheitsbeurteilung und nicht nur Zweckbetrachtung auch für die Kulturwissenschaften, die historischen sowohl wie die systematischen, von großer Bedeutung ist, wird übrigens in letzter Zeit in steigendem Maße erkannt.

verschiedener Sachverhalte wurden zwei Nebenzwecke verfolgt: Einmal sollte allen Kausalforschern erneut zum Bewußtsein gebracht werden, daß zahllose, täglich gebrauchte Ausdrücke wie Regeneration, Kompensation, Adaptation, Pathologie nur als Ausdruck einer Ganzheitbeziehung überhaupt einen Sinn haben, und weiterhin sollte für eine Vereinheitlichung der Terminologie gewirkt werden. Hier liegt der Nachdruck nicht in der Beibehaltung der von mir in einem bestimmten Sinn gebrauchten Fachausdrücke, sondern darauf, die durch sie bezeichneten Sachverhalte klar zu sondern und auf alle Fälle eindeutig zu bezeichnen. Auch in der Ganzheitbeurteilung der einzelnen Tatsachen, d. h. in ihrer Einordnung in das System der Ganzheitsbegriffe wird noch mancher Irrtum unterlaufen sein, den schärfere Kritik oder erneute Tatsachendurchforschung aufklären mag.

Hervorgehoben soll nochmals werden, daß in der durchgeführten Trennung der Harmonien von den in dieser Arbeit ausführlicher behandelten Regulationen ein wunder Punkt der Begriffsscheidung liegt, weil der zugrunde liegende Begriff des „Normalen“ sich zwar soweit festlegen ließ, daß die im Ganzen überschauten Gebiete der Harmonien und Regulationen wohl deutlich gesondert und unterscheidbar sind, daß aber in vielen Einzelfällen sich Zweifel über die Einordnung eines Vorgangs nicht völlig ausschalten ließen. Ob künftige sorgfältige Analyse diesen Mangel wird beheben können, oder ob hier eine ähnliche Grenze für unsere Begriffsscheidungskunst liegt, wie die Wissenschaft sie bisher bei der Festlegung gefunden hat, was als „Zelle“, als „Pflanze“ und „Tier“ bezeichnet werden soll, läßt sich heute noch nicht sagen.

Die teleologische Betrachtungsweise in dem hier vertretenen Sinne der Ganzheitsbeurteilung ist völlig hypothesenfrei und unmetaphysisch; sie geht der Entscheidung für Mechanismus oder Vitalismus methodisch voraus. Daß sie weder irgend etwas „See-lisches“ voraussetzt, noch ein Gesetz der Zweckmäßigkeit der Reaktionen aufstellt oder gar behauptet, das Lebensgeschehen müßte in jedem Fall so verlaufen, daß der höchste Grad von Zweckmäßigkeit dadurch erreicht werde, kann nicht genug betont werden.

Das unterscheidet sie von der Zweckbetrachtung der Aristotelischen Metaphysik und des Darwinismus. Wenn es nach Aristoteles in der gottbestimmten Ordnung der Dinge liegt, daß jede Wesenheit der höchsten in ihr möglichen Vollendung zustrebt, und

wenn eine ganze Stufenleiter solcher Zweckerfüllungen von der bloßen Möglichkeit der nichtseienden Materie bis zur vollkommensten Wirklichkeit der Gottheit führt, so zeigt gerade diese lang nachwirkende Vermengung verschiedener Kategorien und Einstellungen, wie gefährlich solche ungesonderten Begriffskomplexe sind: Denkmöglichkeit und Wirklichkeit, logischer Grund im Sinne des stufenweise Mitgesetzten, Ursache in der Bedeutung des Werdebestimmers, im Werden erhaltene Ganzheit, gewollter Zweck und sittlich-religiöse „Bestimmung“ aus dem Reich der Werte durchdringen und kreuzen sich im System der „Entelechien“ des Aristoteles in einer höchst sinnvollen, aber in ihrer Vermengung der Gesichtspunkte uns heute fremd und ungerechtfertigt erscheinenden Konstruktion. Für ihn lag in der Natur des Geschehens die Forderung seiner Zweckmäßigkeit. Eben dasselbe aber war eine stillschweigende Folgerung aus den Gedankengängen des eigentlichen Darwinismus, das heißt der Lehre von der durch natürliche Zuchtwahl bestimmten organischen Entwicklung. Das „mechanische“ Prinzip der Selektion, mit dem man alle „Anpassungen“ durch Ausscheidung alles Unzweckmäßigen „erklärt“ hatte, und das erlaubte, sehr verächtlich auf die vorangegangene Teleologie der Aufklärungszeit, aber auch die Schelling-Okensche Naturphilosophie und den älteren Vitalismus herabzusehen, verleitete gerade dazu, in allen beobachteten Einrichtungen und Vorgängen Zweckmäßigkeiten zu postulieren. Man konnte sich nicht genug tun in der Entdeckung von Schutz- und Warnfarben, von Anpassungen an alle Bedingungen der Außenwelt, und eben dem Darwinismus ist das Verdienst der Schaffung der „Ökologie“ als einer besonderen Zweckmäßigkeitsdisziplin zuzuschreiben — hatte man doch alles im Voraus erklärt. Man sündigte auf Vorrat nach vorangegangener Absolution. Man wurde mißtrauisch gegen alles Unzweckmäßige, denn wie hätte es sonst — nach so langer vorausgegangener Entwicklung — erhaltungsfähig sein können; so mußte man sich schon daran machen, die Erhaltung des Unzweckmäßigen oder Nichtzweckmäßigen besonders zu erklären. Auf diese Weise führte gerade das gewollt mechanistische Streben dazu, in allen Lebensvorgängen im Kampf ums Dasein erworbene und erblich festgewordene Anpassungen zu suchen, so daß die immer häufiger werdende Kritik besonnener Forscher (z. B. Klebs [1903] und Goebel [1905, 1908, 1920, 1924] in der Botanik) an der „Zweck-

mäßigkeit“ der „Regenerationen“, Anpassungen und Verwandtem sich viel mehr gegen darwinistischen Übereifer als gegen die Anerkennung der tatsächlichen Ganzheiterhaltung richtete. Auch hier hat eine Theorie den eigentlichen Sachverhalt verschleiert und war und ist heute noch einer nüchternen Beurteilung der Vorgänge im Wege. In dem Augenblick, in dem etwa nicht alle „Regenerationen“ in ihrem Verlauf zweckmäßig zu sein brauchen, nicht mehr das beste, geeignetste Mittel sein sollen, das einem Organismus nach einem störenden Eingriff zur Verfügung steht, wird sich niemand mehr scheuen, anzuerkennen, daß vielen — den meisten — Vorgängen dieser Art eine Beziehung zur Erhaltung der Ganzheit des Organismus zugesprochen werden muß. An Stelle einer voreiligen Theorie, die Beispiele sucht für ihre im Voraus fertige Erklärung, ist eine kritische Methode getreten. Im übrigen brauche ich nicht besonders zu betonen, daß die geschichtliche Feststellung über die Wirkung der Überspannung des Ausleseprinzips nicht auf einer Verkennung der Selbstverständlichkeit beruht, daß Nichterhaltungsfähiges nicht erhaltungsfähig ist und darum ausgemerzt wird, und daß die negative Wirkung der Selektion zwar weder Entwicklung noch Zweckmäßigkeit schafft, aber besteht.

Die Methode der Ganzheitsbeurteilung ist durchaus nicht grundsätzlich auf Organismen eingeschränkt. Auch die einzelnen Vorgänge an der in Betrieb befindlichen Maschine können ganzheit-erhaltend heißen in bezug auf die Einheit der „Funktion“ der ganzen Maschine, die ja ein Ganzes, Beharrliches darstellt, sie sind Funktionsharmonien. Erhaltung der Formganzheit gibt es bei der Maschine freilich nicht, da sie sich nicht selbst baut — das hat schon Kant hervorgehoben —, und Regulationen gibt es, von seltenen Ausgleichsmöglichkeiten abgesehen, auch nicht. Dagegen kommen Formharmonien und Formregulationen in gewissem Sinne offenbar bei Kristallindividuen vor — bei denen das im „Maschinellen“ vom Erfinder her immer noch immanent steckende „Seelische“ ja völlig ausschaltet.

Da übrigens — von den Atomen abgesehen — außer bei Kristallen ganzheiterhaltende Vorgänge an anorganischen Naturdingen nicht vorzukommen scheinen, und die Kristallbildung und -wiederherstellung sehr einfache Veränderungen, die Kristallindividuen Gebilde von heute vielfach schon erfaßbarem gesetzlichen Aufbau

bezüglich der räumlichen Ordnung ihrer Bestandteile sind, von einem einzigen Strukturgesetz beherrscht, nach dem nicht die „Teile“ (etwa die Atome), sondern nur das „Ganze“ zu „Formen“ bestimmt wird, so ergibt sich die Möglichkeit, den Begriff des Organismus durch den hohen Grad der Mannigfaltigkeit seines Aufbaus und die Ganzheitsbeziehung der an ihm stattfindenden Vorgänge zu definieren. Man könnte also folgende Definition des Organismus vorschlagen:

„Der Organismus ist ein Naturding von einem hohen Mannigfaltigkeitsgrad der es zusammensetzenden Stoffe, ihrer Anordnung und der an ihm vor sich gehenden Veränderungen, bei dem ein großer Teil der Vorgänge so verläuft, daß sie die Erhaltung der Ganzheit dieses Naturdings bedingen, oder zur Erzeugung und Erhaltung von Naturdingen derselben Art führen.“

Diese Definition ist absichtlich möglichst formal gehalten<sup>1)</sup>. Auf vollständige Angabe des Inhalts des Organismusbegriffs, auf eine Aufzählung der allen Organismen eigenen „Funktionen“ oder sonstigen „Merkmale“ wurde ebensowenig Wert gelegt als auf eine Hervorhebung der Umstände, unter denen einzelne von ihnen nicht feststellbar sind, durch die eine solche inhaltliche Definition also eingeschränkt wird. Nur auf Fortpflanzung und Vererbung wurde als auf besondere Formen der Harmonie hingewiesen, weil es sich hier nicht um Erhaltung der Ganzheit „desselben“ Naturdinges handelt, sondern um die (in einfacherer Form z. B. auch bei den sogenannten „flüssigen“ Kristallen beobachtete) Eigentümlichkeit der Lebewesen, aus sich neue Ganze der eigenen Art zu schaffen.

Als bemerkenswerter Versuch, eine formale und inhaltliche Definition des Organismus aufzustellen, muß die Aufzählung der „Selbsttätigkeiten“ (Autoergasien) der Lebewesen bei W. Roux

---

<sup>1)</sup> Daß diese Definition auch in formaler Hinsicht in einem wesentlichen Punkte unvollständig ist, weil die Ganzheitsbeziehung der Formen unabhängig von der der Vorgänge (Funktionen) — wie sie in „Typus“, akausaler „Korrelation“, „Homologie“ zutage tritt — nicht berücksichtigt wird, habe ich 1922 (S. 78—83) ausgeführt. Kant hatte diese Seite in seinem „ersten Kriterium“ hervorgehoben: „Die Teile sind ihrem Dasein und der Form nach nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich.“ Hier liegt eine durchaus ateleologische Anwendung des Ganzheitsbegriffs in bezug auf das Organische vor.



(1905, 1914) hervorgehoben werden, welcher den neun typischen „Selbstleistungen“ (Selbstveränderung, Selbstausscheidung, Selbstaufnahme, Selbstassimilation, Selbstwachstum, Selbstbewegung, Selbstvermehrung, Selbstübertragung der Eigenschaften [Vererbung], Selbstentwicklung), die der Selbstgestaltung und Selbsterhaltung der Organismen dienen, als sie zusammenfassende und durchdringende zehnte die „Selbstregulation“ anfügt. Bis zu welchem Grad freilich diese Zusammenstellung der typischen harmonischen Grundfunktionen vollständig ist und wie weit etwa in ihr noch Begriffe von verschieden hohem Abstraktionsgrad unterschieden werden können, soll an dieser Stelle nicht untersucht werden.

Drieschs „analytische Definition des Organismus“ in der „Philosophie des Organischen“ 1909, Bd. II, S. 351 f.) muß hier übergangen werden, weil sie das Bestehen ganzmachender Naturfaktoren (die „Entelechie“) einschließt, also die Entscheidung für den Vitalismus und gegen den Mechanismus voraussetzt.

Die Ganzheitbeurteilung ist ein Mittel, den Organismus und das Lebensgeschehen nach einer Seite zu kennzeichnen, die durch die ursächliche Verknüpfung allein nicht getroffen wird, sie macht jedoch keine Voraussetzungen über die Ursachen dieses Geschehens selbst. Wohl aber entstehen durch die Zweckbetrachtung der Formen und die Ganzheitbetrachtung der Vorgänge am Organismus neue Probleme für die Ursachenforschung. Darum liegt auch nicht in ihrem „heuristischen Wert für die Aufsuchung von Ursachen“ die wesentliche Bedeutung der Teleologie für die kausale Forschung. Sie hilft ihr viel weniger Aufgaben lösen, als sie ihr selbst welche stellt. Wie ist die Entstehung jener Gebilde und die eigenartige Verknüpfung dieser Vorgänge kausal zu erklären? Bei den „Einrichtungen“ hat man wegen ihres durch Generationen hin gleichen, häufig erblichen Charakters das Problem in die Geschichte der Organismen zurückgeschoben. Man fragt nicht mehr: warum hat dieser Organismus diesen Bau?, denn man beantwortet diese Frage damit: weil seine Vorfahren ihn hatten. Sondern man fragt: wie konnte in der Aufeinanderfolge der Generationen diese Baueigentümlichkeit entstehen? Ähnlich sucht man häufig auch den ganzheiterhaltenden Charakter der Vorgänge durch „allmähliche Anpassung“ zu erklären, so daß die Fragestellung lautet: wie konnte der Organismus im Laufe der Generationen die Fähigkeit erwerben, so zu reagieren? Das Material zur Beantwortung dieser

Frage kann aber letzten Endes doch nur aus den Vorgängen an den lebenden Organismen erhalten werden. Andere Arten von Veränderung, als sie im heute beobachteten Lebensgeschehen auftreten, dürfen auch in dem der Vergangenheit nicht vorausgesetzt werden. Auch die Häufung gleichsinniger Wirkungen darf man nicht über den Bereich des experimentell Festgestellten oder sonst (z. B. in der Tier- und Pflanzenzucht) Beobachteten hinaus willkürlich postulieren. Bezüglich der Erklärung der Vorgänge darf so wenig eine Verschiebung des Problems in die Geschichte stattfinden, als in irgendeinem anderen Zweig der Naturwissenschaft. Hier bleibt das Problem bestehen: Erlaubt das ganzheitbezogene Geschehen am Organismus grundsätzlich eine vollständige und eindeutige Beziehung aller Einzelheiten der Werdefolge auf die Einzelheiten des Werdegrundes, oder erlaubt sie das grundsätzlich nicht?

Es erhebt sich die Frage des Vitalismus. Sie aber liegt jenseits dieses Buches.

### **Übersicht über das Gefüge der Ganzheitbeurteilung in der Botanik (zugleich eine Zusammenstellung der vorgeschlagenen Bezeichnungen unter kurzer Festlegung ihrer Bedeutung).**

Der „Zweckmäßigkeitbetrachtung“ nützlicher Einrichtungen der Lebewesen steht die Ganzheitbeurteilung der organischen Vorgänge gegenüber, die Feststellung, ob durch einen bestimmten Vorgang Herstellung, Erhaltung, Wiederherstellung der Ganzheit des Organismus als einer ihm eigentümlichen Ordnung seiner Teile stattfindet. Diese Ganzheitbeurteilung steht in keinerlei Widerstreit mit der kausalen Betrachtungsweise, die sie in einem für den Organismus und das Leben wesentlichen, durch jene nicht erfaßten und erfaßbaren Punkte ergänzt.

Ganzheitbeurteilung des organischen Geschehens geht der Entscheidung für „Mechanismus“ oder „Vitalismus“ seiner Erklärung logisch voraus.

Ganzheitbeurteilung bedeutet Feststellung eines verwirklichten Ordnungszugs und hat nur als vermutungshafter, der Bestätigung bedürftiger und fähiger Ansatz des Denkens Bedeu-

tung (genau wie die Feststellung kausaler Zusammenhänge); sie darf nicht einfach vorausgesetzt werden.

Auch keine pathologische Feststellung — die ja Ganzheitswidriges, Ganzheitserstörendes betrifft — ist ohne Ganzheitsbeurteilung möglich.

Ganzheitserhaltung kann den geordneten Zusammenhang der Stoffwechselfunktionen (Funktionsganzheit), die räumliche Ordnung der Teile des Organismus (Formganzheit) oder den geordneten Ablauf eines Bewegungsgefüges (Bewegungsganzheit) betreffen.

Alle ganzheitsbezogenen Vorgänge am Organismus, die unter erfahrungsgemäß „normalen“ äußeren und inneren Bedingungen verlaufen, sollen harmonisch heißen, das einzelne ganzheitsbezogene Geschehen eine Harmonie. Ganzheitsbezogenes Geschehen am Organismus, durch das die durch anormale äußere Bedingungen, „Störungen“, teilweise aufgehobene Ganzheit wiederhergestellt wird, soll regulatorisch heißen, der einzelne Vorgang Regulation.

Entsprechend der Art von Ordnung, die als Ganzheit erhalten wird, sollen Formharmonien, Funktionsharmonien, Bewegungsharmonien und entsprechend Formregulationen (= Restitutionen), Funktionsregulationen (= Anpassungen) und Bewegungsregulationen unterschieden werden.

Entsprechend den Mitteln der Ganzheitserhaltung — Formbildungsvorgänge, reine Stoffwechselforgänge, Bewegungsvorgänge — sollen morphologische, physiologische und kinetische Harmonien und Regulationen unterschieden werden, wobei nur bei den Funktionsharmonien und -regulationen alle drei Unterarten vorkommen, bei den Formharmonien und -regulationen nur die Unterscheidung morphologischer und kinetischer sinnvoll ist, während auf die Bewegungsharmonien und -regulationen diese Einteilung keine Anwendung findet.

Die morphologischen Formharmonien wurden auch als Kompositionsharmonien bezeichnet.

Die morphologischen Funktionsharmonien wurden eingeteilt in Konstellationsharmonien — bei denen zwei Organisationsbestandteile trotz relativer Selbstdifferenzierung (also trotz Unabhängigkeit der Entstehung der Besonderheit des einen von der Besonderheit des andern) zu harmonischer Funktion zusam-

menwirken — und morphologischen Kausalharmonien — bei denen die Bedingungen der Entstehung oder Erhaltung eines Organs zugleich in bestimmter Beziehung zur harmonischen Funktion dieses Organs stehen.

Die morphologischen Kausalharmonien lassen sich unterscheiden als induzierte Morphosen — bei denen Zuordnung der Formbildung eines Organisationsbestandteils zu bestimmten Außenbedingungen Voraussetzung für die Herstellung oder Erhaltung der von ihm zu leistenden Funktion ist —, funktionelle Morphosen — bei denen durch das Funktionieren des Organs Gestaltungsvorgänge bedingt werden, die besseres Funktionieren zur Folge haben — und korrelative Morphosen — bei denen die Qualität (oder Örtlichkeit) der Formbildung mit gewissen Zuständen anderer Teile der Organisation in funktionsganzheitbezogenem Zusammenhang steht. —

Bei den physiologischen Kausalharmonien wurden Funktionalharmonien, die ausschließlich zwischen inneren Bedingungen, zwischen Funktionen des Organismus selbst bestehen, ohne Rücksicht auf ihr Auftreten im Verlauf der Entwicklung, unterschieden von physiologischen Kausalharmonien, bei denen harmonische Herstellung, Förderung oder Einschränkung einer Funktion zu bestimmten, für sie wesentlichen Außenbedingungen in Beziehung steht.

Die „einfachen“ kinetischen Funktionsharmonien (denen sich „koordinierte“ im Fall des harmonischen Zusammenwirkens mehrerer Sonderbewegungen zur Seite stellen lassen) werden als kinetische Kausalharmonien bezeichnet, wenn das Harmonische in der Art der Beziehung zu bestimmten Außenweltbedingungen und ihren Änderungen liegt, als kinetische Funktionalharmonien, wenn es in der Beziehung einer durch die Bewegung selbst vermittelten Stoffwechselfunktion zu anderen Stoffwechselfunktionen des Organismus enthalten ist.

Bei den Bewegungsharmonien läßt sich Herstellung eines Rhythmus als Rhythmisierung vom harmonischen Zusammenarbeiten rhythmischer Bewegungen, der rhythmischen Koordination, unterscheiden.

Bei den morphologischen Restitutionen kann von Totalrestitution gesprochen werden, wenn sich der ganze Rest des Organismus an den Umgestaltungsvorgängen zur Wiederher-

stellung der Formganzheit beteiligt, während dies bei der Partialrestitution nur mit Teilen des übriggebliebenen Organismus der Fall ist. Die Partialrestitutionen sollen geschieden werden in Reparation (Wiederbildung) — Ersatz der gestörten Struktur am selben (= normalen) Ort — und Reproduktion (Neubildung) — Ersatz der gestörten Struktur an anderem (= anormalem) Ort. —

Die Reparationen zerfallen in Regenerationen, bei denen alle Ersatzgewebe vollständig in der wiederhergestellten normalen Struktur aufgehen, und in Kallusrestitutionen, bei denen ein die Formwiederherstellung vermittelndes Wundgewebe wenigstens teilweise auch nach vollendeter Restitution noch erhalten bleibt.

Sprossungsregeneration heißen Regenerationen, die durch Zellteilungs- und Wachstumsgeschehen unmittelbar von der Wundfläche aus bewerkstelligt werden, während der Ersatz durch innere Umdifferenzierung der im Bereich der Wunde übriggebliebenen — auch tiefer gelegenen — Gewebe ohne Beziehung zum Wundverschluß selbst als Ersatzregeneration bezeichnet wird.

Organregenerationen und Organkallusbildungen stellen gestörte Wachstumszentren der Pflanze (Vegetationspunkte) wieder her, während Strukturregenerationen und Strukturkallusbildungen die Strukturen „fertiger“ Gewebe (bzw. Zellen und Zellteile bei niederen Pflanzen) reparieren. Derselbe Unterschied besteht zwischen Organ- und Strukturadventivrestitutionen unter den Reproduktionen.

Bei den Reproduktionen erfolgt der Ersatz entweder als Kompensation (Übernahme) durch einen schon vorhandenen „fertigen“ oder doch „vorgebildeten“ Teil des Organismus oder als Adventivrestitution (Neuentstehung) durch vollständige Neubildung.

Der kompensatorische Ersatz eines lebensfähigen Organs — eines Sprosses, einer Wurzel, eines Blattes oder eines in Formbildungstätigkeit begriffenen Vegetationspunktes — durch ein anderes solches Organ soll Organkompensation (Vertretung) heißen; der Ersatz eines Organs durch Auswachsen einer vorgebildeten „latenten Anlage“ — einer schlafenden Knospe, eines ruhenden Vegetationspunktes oder meristematischen Zellkomplexes — dagegen Präventivrestitution (Anlagekompensation, Neuentfaltung).

Organkompensationen ohne Änderung des morphologischen Charakters des restituierenden Organs, also durch bloßes vermehrtes Wachstum vermittelte, werden als kompensatorische Hypertrophie bezeichnet, die vertretende Umbildung eines Organs zu einem solchen von anderem morphologischen Charakter als kompensatorische Hypertypie.

Entsprechend heißen Präventivrestitutionsen, bei denen der Formwert der auswachsenden Anlage erhalten bleibt oder bei denen dieser ein bestimmter Formwert bei der Restitution noch nicht zukam, kompensatorische Anlageausgestaltungen, während die unter Änderung des morphologischen Charakters der restituierenden Anlage erfolgenden Präventivrestitutionsen kompensatorische Anlageumgestaltungen genannt werden.

Bei den morphologischen Anpassungen oder Adaptationen wird (entsprechend der Einteilung der morphologischen Kausalharmonien) von induzierter Adaptation gesprochen, wenn eine Außenbedingung als „Störung“ in den Zusammenhang der Innenbedingungen so eingreift, daß der dadurch hervorgerufene Formbildungsvorgang der Erhaltung der Funktionsganzheit dient, von funktioneller Adaptation, wenn eine durch gewisse Außenbedingungen anormal gesteigerte Innenbedingung Formbildungsvorgänge zur Folge hat, die die anormal gesteigerte Funktion ohne Schaden für die Funktionsganzheit möglich machen, und schließlich von korrelativer Adaptation, wenn die in einem Teil der Pflanze gestörte Gesamtfunktion durch Änderungen der harmonischen Funktion eines anderen Teils wiederhergestellt wird.

Bei den kinetischen Restitutionsen, den physiologischen und kinetischen Anpassungen und den Bewegungsregulationen wurde keine durch Fachausdrücke bezeichnete Untereinteilung vorgeschlagen.

### Verzeichnis der angeführten Arbeiten.

Philosophische und vorwiegend theoretisch-biologische Arbeiten sind in diesem Verzeichnis durch ein vorgesetztes Sternchen \* hervorgehoben. — Alle im Text dieses Buches angeführten Arbeiten sind durch die Jahreszahl des Erscheinens (bei Zeitschriften des Bandes) bezeichnet. Spätere Auflagen eines Werkes sind im Anschluß an die erste aufgeführt; im Text werden die Jahreszahlen verschiedener Auflagen (oder mehrerer Bände) desselben Werkes durch Punkte getrennt (z. B.: 1920. 1924), während zwischen verschiedenen Arbeiten desselben Autors zu der jeweils besprochenen Frage Kommata stehen (z. B.: 1875, 1907, 1908). Verschiedene Arbeiten desselben Verfassers aus dem gleichen Jahr werden mit kleinen lateinischen Buchstaben unterschieden, die im Text hinter der Jahreszahl (also z. B.: 1922, 1922a, 1922b), im Literaturverzeichnis vor dem Titel stehen.

- Acqua, C.: Contribuzione alla Conoscenza della cellula vegetale. Malpighia. **5**. 1891.
- Aderhold, R.: Beiträge zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **22**. 1888.
- Ahrns, W.: Weitere Untersuchungen über die Abhängigkeit des gegenseitigen Mengenverhältnisses der Kohlehydrate im Laubblatt vom Wassergehalt. Botan. Archiv **5**. 1924.
- Amar, M.: Sur le rôle de l'oxalate de calcium dans la nutrition des végétaux. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **136**, I, II. 1903.
- André, H.: Über die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes. Zeitschr. f. Botanik **12**. 1920.
- a) Über die teleologische und kausale Deutung der Jahresringbildung des Stammes. Naturwissenschaften **8**. 1920.
- Andrews, F. W.: Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik **56**. 1915. (Pfeffer-Festschrift.)
- Appel, O.: Zur Kenntnis des Wundverschlusses bei den Kartoffeln. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **24**. 1906.
- Arnbeck, O.: Untersuchungen über den Einfluß der Ernährungsbedingungen auf die Gelatineverflüssigung und die Indolbildung durch Bakterien. Biochem. Zeitschr. **132**. 1922.
- Askenasy, E.: Über den Einfluß des Wachstumsmediums auf die Gestalt der Pflanzen. Botan. Zeit. **28**. 1870.
- Bach, A. u. Oparin, A.: Über die Fermentbildung in keimendem Pflanzensamen. Biochem. Zeitschr. **134**. 1923.
- Bachmann, E.: Über das Verhältnis der Gonidien zum Flechtenpilz. Hedwigia **64**. 1923.
- Die Goniocysten der Flechtengattung *Moriola* NORM. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **43**. 1925.

- Bachmann, F.: Studien über Dickenänderungen von Laubblättern. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **61**. 1922.
- Bachrach, E.-D.: Variations biologiques d'un organisme monocellulaire, accoutumance et anaphylaxie chez le bacille lactique. *Ann. des sciences nat., sér. botan.* **6**. 1924. (Ref. in *Botan. Zentralbl.* N. F. **5** [147]. 149 f. 1925.)
- Bäcker, J.: Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Außenfaktoren. *Beih. z. Botan. Zentralbl.* **37**, I. Abt. 1920.
- \*Baer, C. E. v.: Über den Zweck in den Vorgängen der Natur. 1. Abt.: Über Zweckmäßigkeit oder Zielstrebigkeit überhaupt (1866). 2. Abt.: Über Zielstrebigkeit in den organischen Körpern insbesondere (1876). Reden und Aufsätze. II. Teil. Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. St.-Petersburg 1876.
- Bäßler, Fr.: Über den Einfluß des Dekapitierens auf die Richtung der Blätter an orthotropen Sprossen. *Botan. Zeit.* **67**. 1909.
- Ball, O. M.: Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **39**. 1904.
- Bally, W.: Über Adventivknospen und verwandte Bildungen auf Primärblättern von Farnen. *Flora* **99**. 1909.
- Bannert, O.: Über den Geotropismus einiger Infloreszenzachsen und Blütenstiele. *Beitr. z. allgem. Botanik* (1915). **1**. 1918.
- Baranetzki, J.: Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. *Flora* **89**. 1901.
- de Bary, A.: Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig 1884.
- Bateson, W.: *Mendels Principles of Heredity*. Cambridge 1909.
- Baur, E.: Einige Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre. *Beih. d. med. Klinik* **4**, H. 10. 1908.
- Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort.“ von *Pelargonium zonale*. *Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre* **1**. 1908/09.
- Pfropfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **27**. 1909.
- Pfropfbastarde. *Biol. Zentralbl.* **30**. 1910.
- Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911. 5. u. 6. Aufl. 1922.
- \*Becher, E.: Die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen. Leipzig 1917.
- \*— Fremddienliche Zweckmäßigkeit. *Philos. Monatsh. d. Kant-Studien* **1**. (H. 2). 1925.
- Behrens, J.: Über Regeneration bei den Selaginellen. *Flora* **84**. 1897.
- Beinling, E.: Untersuchungen über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von *Peperomia*. *Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen* **3**. 1883.
- Benecke, W.: Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen. *Botan. Zeit.* **61**. 1903.
- Über Giftwirkung verschiedener Salze auf *Spirogyra* und ihre Entgiftung durch Calciumsalze. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **25**. 1907.



- Benecke, W. u. Jost, L.: Pflanzenphysiologie. 1. Benecke, W.: Stoffwechsel. Jena 1924.
- Bernbeck, O.: Die Wasserversorgung der Pflanzen im Wind. Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft 18. 1920. (Ref. in Josts botan. Jahresber. 48 [f. 1920]. 1922.)
- Berthold, G.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botanik 13. 1882.
- Bertrand, C.: Loi des surfaces libres. Cpt. rend. hebdom. des séances de la soc. des sciences 98. 1884.
- Bessenich, K.: Über Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem übrigen Pflanzenkörper bei *Chara*. Jahrb. f. wiss. Botanik 62. 1923.
- Beyjerinck, S.: Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Verhandl. d. kgl. Akad. Amsterdam 1886.
- Biedermann, W.: Das Koferment. Komplement der Diastase. Fermentforschung 4. 1921.
- a) Die organische Komponente der Diastasen. Ebenda 4. 1921. (Beides zitiert nach Weber 1923.)
- Biedl, A.: Über innere Sekretion. Verhandl. d. Ges. dtsh. Naturforsch. u. Ärzte 1911. Sonderabdr. Leipzig.
- Bierberg, W.: Die Bedeutung der Plasmarotation für den Stofftransport in der Pflanze. Flora 99. 1909.
- Bloch, E.: Modifications des racines et des tiges par action mécanique. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 172. 1921. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. 1 [143], 134/35. 1922.)
- Boehm, J.: Über Funktion und Genesis der Zellen in den Gefäßen des Holzes. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. II, 55. 1867.
- Böning, K.: Über den inneren Bau horizontaler und geneigter Sprosse und seine Ursachen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 40. 1922.
- Boirivant, A.: Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes. Ann. des sciences nat., 8. sér. botan. 6. 1897.
- Bolte, E.: Über die Wirkung von Licht und Kohlensäure auf die Beweglichkeit grüner und farbloser Schwärmzellen. Jahrb. f. wiss. Botanik 59. 1920.
- Bonnier, G.: Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. Rev. gén. de botan. 7. 1895.
- Bordet, J.: Contribution à l'étude de l'irritabilité des spermatozoïdes chez les Fucacées. Bull. de l'acad. roy. de Belgique, 3. sér. 27. 1894.
- Boresch, K.: Die Färbung von Cyanophyceen und Chlorophyceen in ihrer Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt des Substrats. Jahrb. f. wiss. Botanik 52. 1913.
- Über die Einwirkung farbigen Lichtes auf die Färbung von Cyanophyceen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 37. 1919.
- Die komplementäre chromatische Adaption. Arch. f. Protistenkunde 44. 1921.
- Borge, O.: Über die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Upsala 1894.
- Boysen-Jensen, P.: La transmission de l'irritation phototropique dans

- l'*Avena*. Bull. de l'acad. des sciences lettr. Danm. 1911. (Zitiert nach Stark u. Drechsel 1922.)
- Boysen-Jensen, P.: Über die Leitung des phototropischen Reizes in der *Avena*-Koleoptile. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **31**. 1913.
- \*Brandis, J. D.: Versuch über die Lebenskraft. Hannover 1795.
- Branscheidt, P.: Zur Kenntnis der experimentellen Beeinflussung der Wachstumsfaktoren in der Pflanze. Botan. Arch. **4**. 1923.
- Braun, K.: Über Veränderungen im Gewebe entlaubter Stengel und Zweige. Diss. Erlangen 1899.
- Brauner, L.: Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Zeitschr. f. Botanik **14**. 1922.
- Über den Einfluß der Koleoptilspitze auf die geotropische Reaktion der *Avena*-Keimlinge. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **41**. 1923.
- Brefeld, O.: Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze **3**. Basidiomyzeten. 1877.
- *Polysphondylium violaceum* und *Dictyostelium mucoroides* nebst Bemerkungen zur Systematik der Schleimpilze. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. H. **6**. (Botanische Untersuchungen über Myxomyceten und Entomophthoreen.) Leipzig 1884.
- Bremekamp, C. E. B.: On the Mutual Influence of Phototropic and Geotropic Reactions in Plants. Proc. k. akad. wetensch., Amsterdam **17**. 1915. (Zitiert nach Zimmermann 1924.)
- Über den Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion. Recueils des travaux botan. néerland. **18**. 1921. (Ref. in Zeitschr. f. Botanik **15**, 186/88. 1923.)
- v. Bretfeld, Freih.: Über Vernarbung und Blattabfall. Jahrb. f. wiss. Botanik **12**. 1879/81.
- Brieger, Fr.: Untersuchungen über den Wundreiz. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **42** (Generalvers.-Heft). 1924.
- Brown, H. T. and Morris, G. H.: Researches on the Germination of some of the Gramineae. Journ. of the chem. soc. **57**. 1890. Transactions.
- Bruchmann, H.: Über die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien. Gotha 1898.
- Von den Wurzelträgern der *Selaginella Kraussiana*. Flora. Ergbd. **95**. 1905.
- Bruck, W. F.: Untersuchungen über den Einfluß von Außenbedingungen auf die Orientierung der Seitenwurzeln. Zeitsch. f. allg. Physiol. **3**. 1904.
- Bruhn, W.: Beiträge zur experimentellen Morphologie, zur Biologie und Anatomie der Luftwurzeln. Flora. N. F. **1**. 1910.
- Brunchorst, J.: Über die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **2**. 1884.
- Buder, J.: Pflanzbastarde und Chimären. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **11**. 1910.
- Studien an *Laburnum Adami*. II. Allgemeine anatomische Analyse des Mischlings und seiner Stammpflanzen. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **5**. 1911.
- Zur Kenntnis des *Thiospirillum jenense* und seiner Reaktionen auf Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Botanik. **56**. 1915.

- Buder, J.: Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Ebenda 58 (1917). 1919.
- Die Inversion des Phototropismus bei *Phycomyces*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 36, 103. 1918.
- Zur Biologie des Bakteriopurpurins und der Purpurbakterien. Jahrb. f. wiss. Botanik 58. 1919.
- Neue phototropische Fundamentalversuche. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 38. 1920.
- Bücher, H.: Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrb. f. wiss. Botanik. 43. 1906.
- Büsgen, M.: Über einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze. Botan. Zeit. 51. 1893.
- \*Bütschli, O.: Mechanismus und Vitalismus. Leipzig 1901.
- Burgeff, H.: Symbiose: c) Zusammenleben von höheren Pflanzen mit Pilzen und Bakterien. Handwörterb. d. Naturwiss. 9. Jena 1913.
- Burgerstein, A.: Über das Verhalten der Gymnospermenkeimlinge im Lichte und im Dunkeln. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 18. 1900.
- Die Transpiration der Pflanzen. Jena. 1. Teil. 1904. 2. Teil (1. Erg.-Bd.). 1920. 3. Teil (2. Erg.-Bd.) 1925.
- Burri, R.: Über scheinbare Neuerwerbung eines bestimmten Gärvermögens durch Bakterien der *Coli*-Gruppe. Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. II. 28. 1911.
- Butkewitsch, Wl.: Umwandlung der Eiweißstoffe durch die niederen Pilze im Zusammenhange mit einigen Bedingungen ihrer Entwicklung. Jahrb. f. wiss. Botanik 38. 1903.
- Über die Bildung der Oxalsäure und des Ammoniaks in den Kulturen von *Aspergillus niger* auf Pepton. Biochem. Zeitschr. 129. 1922.
- a) Die Ausnützung des Peptons als Kohlenstoffquelle durch die *Citromyces*-Arten. Ebenda 129. 1922.
- b) Über die Bildung und Anhäufung der Oxalsäure in den *Citromyces*-Kulturen auf den Salzen der organischen Säuren. Ebenda 129. 1922.
- c) Über die Bildung der Zitronen- und Oxalsäure in den *Citromyces*-Kulturen auf Zucker usw. Ebenda 131. 1922.
- d) Über den Verbrauch und die Bildung der Zitronensäure in den Kulturen von *Citromyces glaber* auf Zucker. Ebenda 131. 1922.
- Über die Bildung der Zitronensäure in den Kulturen von *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* auf Zucker. Ebenda 136. 1923.
- Über die Umwandlung der Chinäsäure durch die Pilze. Ebenda 145. 1924.
- Mc Callum, W. B.: Regeneration in plants. I. II. Botan. gaz. 40. 1905
- Cannon, W. A.: The root habits of desert plants. Carnegie inst. of Washington Publ. Nr. 136. 1911. (Wie die folgende Arbeit bei Burgerstein 1920 und Fitting 1922.)
- Some features of the root-systems of the desert plants. Popular science monthly 1912.
- Plant habits and habitats in the arid portions of South Australia. Carnegie inst. of Washington. Publ. Nr. 308. 1921.
- Choldny, N.: Zur Frage der Wirkung des Wassers auf den anatomischen Bau der Landpflanzen. Biol. Zentralbl. 44. 1924.

- Ciesielski, Th.: Untersuchungen über die Abwärtskrümmungen der Wurzel. *Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen* **1**. 1872.
- Colin, M. H.: L'inuline dans les plantes greffées. La greffe soleil annuel-topinambour. *Rev. gén. de botanique* **34**. 1922. (Ref. in *Botan. Zentralbl.* N. F. **3** (145), 202/03. 1924.)
- Collander, R.: Untersuchungen über den Thermotropismus der Pflanzen. *Öfversigt af finska vetensk.-soc. förh.* **61**, Afd. A. Nr. 11. 1918/19. (Zitiert nach Collander 1921.)
- Der Reizanlaß bei den thermotropischen Reaktionen der Wurzeln. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **39**. 1921.
- Combes, R.: Les opinions actuelles sur les phénomènes physiologiques, qui accompagnent la chute des feuilles. *Rev. gén. de botan.* **23**. 1911. (Zitiert nach Rippel 1921a.)
- Migration des substances azotées pendant le jaunissement des feuilles des arbres. *Bull. de la soc. botan. de France* **71**, sér. 4, **24**. 1924. (Ref. in *Botan. Zentralbl.* N. F. **5** (147), 341/42. 1925.)
- et Kohler, D.: Rôle de la respiration dans la diminution des hydrates de carbone des feuilles pendant le jaunissement automnal. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences. Paris* 1922. (Ref. in *Botan. Zentralbl.* N. F. **2** [144], 236/37. 1923.)
- — a) Ce qui deviennent les hydrates de carbone quand meurent les feuilles des arbres. *Ebenda* **175**. 1922. (Ref. in *Botan. Zentralbl.* N. F. **2** [144], 331. 1923.)
- Correns, C.: Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose. Jena 1899.
- \*Coßmann, P. N.: *Elemente der empirischen Teleologie*. Stuttgart 1899.
- Costantin, J.: Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotyledones. *Ann. des sciences nat.*, 6. sér. *Botan.* **16**. 1883.
- *Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques*. *Ebenda* **19**. 1884.
- Coster, Ch.: Lauberneuerung und andere periodische Lebensprozesse in dem trockenen Monsungebiet Ostasiens. *Ann. du jardin botan. de Buitenzorg* **33**. 1923. (Ref. in *Zeitschr. f. Botanik* **16**, 282 ff. 1924.)
- Cremer, H.: Untersuchungen über die periodischen Bewegungen der Laubblätter. *Zeitschr. f. Botanik* **15**. 1923.
- Crüger, H.: *Westindische Fragmente*. XII. Einiges über die Gewebsveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge. *Botan. Zeit.* **18**. 1860.
- Czapek, F.: Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Pflanzenteile. *Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-phys. Kl.* **104**. I. 1895.
- Daniel, L.: A propos des greffes de Soleil sur Topinambour. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* **172**. 1921. (Ref. in *Botan. Zentralbl.* N. F. **1** (143), 78/79. 1922.)
- *Hyperbioses de Soleil et de Topinambour*. *Ebenda* **175**. 1922 (Ref. in *Botan. Zentralbl.* N. F. **2** (144), 454/55. 1923.)
- *Variations des parfums sous l'influence du greffage*. *Ebenda* **176**. 1923. (Ref. in *Botan. Zentralbl.* N. F. **3** (145), 236. 1924.)

- Danilov, A. N.: Über das gegenseitige Verhältnis zwischen den Gonidien und den Pilzkomponenten in der Flechtensymbiose. Bull. du jardin imp. botan., St. Pétersbourg Nr. 2. 1910. (Zitiert nach Nienburg 1917.)
- Darwin, Ch.: Insektenfressende Pflanzen (deutsch von V. Carus). Stuttgart 1876.
- a) Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Ebenda 1876.
- Die Bewegungsvermögen der Pflanzen. Ebenda 1881.
- \*Detto, C.: Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Versuch einer methodologischen Kritik des Erklärungsprinzips und der botanischen Tatsachen des Lamarckismus. Jena 1904.
- \*— Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Anlagen. Biol. Zentralbl. 27. 1907.
- Diels, L.: Über Wurzelkork bei Pflanzen stark erwärmter Böden. Flora. N. F. 11/12. (Festschrift f. Stahl.) 1918.
- Dieudonné, A.: Beiträge zur Kenntnis der Anpassungsfähigkeit der Bakterien an ursprünglich ungünstige Temperaturverhältnisse. Arb. a. d. Reichs-Gesundheitsamte 9. Berlin 1894.
- Doposcheg-Uhlár, J.: Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. Flora N. F. 2. 1911.
- Versuche über die Umwandlung von Antheridienständen in den vegetativen Thallus bei Marchantieen. Flora. N. F. 13. 1920.
- Dostál, R.: Die Korrelationsbeziehung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 27. 1909.
- Zur experimentellen Morphogenesis bei *Circaea* und einigen anderen anderen Pflanzen. Flora. N. F. 3. 1911.
- u. Morávek, V.: Das Sachssche Phänomen bei Knollen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 43. 1925.
- Mac Dougal, D. T.: The determinative action of environic factors upon *Neobeckia aquatica* Greene. Flora. N. F. 6. 1914.
- \*Driesch, H.: Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.
- \*— Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 8. 1899.
- \*— a) Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 8. 1899 (für 1898).
- \*— Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.
- \*— Kritisches und Polemisches. IV. Zur Verständigung über die Entlechie. Biol. Zentralbl. 23. 1903.
- \*— a) Die „Seele“ als elementarer Naturfaktor. Leipzig 1903.
- \*— Naturbegriffe und Natururteile. Leipzig 1904.
- \*— Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre. Leipzig 1905. 2. Aufl. 1922 (s. u.).
- \*— Analytische und kritische Ergänzungen zur Lehre von der Autonomie des Lebens. Biol. Zentralbl. 27. 1907.

- \*Driesch, H.: Die Entwicklungsphysiologie 1905—1908. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Anat. Hefte, Abt. 2. 1908.
- \*— Philosophie des Organischen. 2 Bde. Leipzig 1909. 2. Aufl. 1921 (in 1 Bd.).
- \*— Zwei Vorträge zur Naturphilosophie. Leipzig 1910.
- \*— Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie. 2. Aufl. Leipzig 1911.
- \*— a) Die Kategorie „Individualität“ im Rahmen der Kategorienlehre Kants. Kantstudien. 1f. 1911.
- \*— Ordnungslehre. Ein System des nicht-metaphysischen Teils der Philosophie. Jena 1912. 2. Aufl. 1923.
- \*— Über die Bestimmtheit und Voraussagbarkeit des Naturwerdens. Logos 4. 1913.
- \*— Logische Studien über Entwicklung. Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss., Phil.-hist. Kl., 1. Teil, Jg. 1918, 3. Abh., 2. Teil, Jg. 1919, 18. Abh.
- \*— a) Studien über Anpassung und Rhythmus. Biol. Zentralbl. 39. 1919.
- \*— Geschichte des Vitalismus. (2. Aufl. des I. Hauptteiles von Driesch, 1905.) Leipzig 1922.
- \*— „Physische Gestalten“ und Organismen. Ann. d. Philos. u. philos. Kritik. 5. 1925.
- Dufour, L.: Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. Ann. des sciences nat., Botan., 7. sér. 5. 1887.
- Ehrenberg, R.: Theoretische Biologie vom Standpunkt der Irreversibilität des elementaren Lebensvorganges. Berlin 1923.
- Eichler, A. W.: Zur Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter. Abh. d. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1885.
- \*Eisler, R.: Der Zweck. Seine Bedeutung für Natur und Geist. Berlin 1914.
- Elfving, Fr.: Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen der Pflanzen. Öfversigt finska vet. soc. förh. 30. 1888.
- Über die Bildung organischer Säuren durch *Aspergillus niger*. Öfversigt af finska vetensk.-soc. förhandl. 61. 1918/19. (Ref. in Zeitschr. f. Botanik 13, 42/43. 1921.)
- Engelmann, W.: Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 29. 1882.
- Farbe und Assimilation. Botan. Zeit. 41. 1883.
- Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation der Pflanzenzellen. Ebenda 42. 1884.
- Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Ebenda 46. 1888.
- Erban, M.: Über die Verteilung der Spaltöffnungen in Beziehung zur Schlafstellung der Blätter. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 34. 1916.
- Errera, L.: Conflits de préséance et excitation inhibitoires chez les végétaux. Bull. de la soc. roy. de botanique de Belgique 42. 1904.
- Eschenhagen, Fr.: Über den Einfluß von Lösungen von verschiedener Konzentration auf das Wachstum von Schimmelpilzen. Diss. Leipzig 1889.

- Euler, H. u. af Ugglas, B.: Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung und Bildung der Enzyme (II. Mitt.). Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. **70**. 1910/11.
- u. Kullberg, S.: Über das Verhalten freier und an Protoplasma gebundener Hefenenzyme. Ebenda **73**. 1911.
- u. Johansson, D.: Über die Bildung von Invertase in Hefen. Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. **76**. 1911/12.
- — Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung und Bildung der Enzyme. IV. Mitt.: Über die Anpassung einer Hefe an Galaktose. Ebenda **78**. 1912.
- u. Meyer, H.: a) Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung und Bildung der Enzyme. V. Mitt.: Zur Kenntnis der Invertasebildung. Ebenda **79**. 1912.
- u. Asarnoy, S.: Zur Kenntnis der Enzyymbildung bei *Aspergillus niger*. Fermentforschung **3**. 1920. (Ref. in Justs botan. Jahresber. **48**, 94/95 für 1920 (1922).)
- H. v., Laurin, J. u. Petterson, A.: Anpassung einer Oberhefe an das Gursubstrat Galaktose. Biochem. Zeitschr. **114**. 1921.
- Ewart, A. J. and Mason-Jones, A. J.: The Formation of Red Wood in Conifers. Ann. of Botany **20**. 1906.
- Faber, F. C. v.: Über Transpiration und osmotischen Druck bei den Mangroven. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **31**. 1913.
- Zur Physiologie der Mangroven. Ebenda **41**. 1923.
- Fahrenholtz, H.: Über den Einfluß von Licht und Schatten auf Sprosse von Holzpflanzen. Beih. z. Botan. Zentralbl. **31**, Abt. I. 1913.
- Famintzin, A.: Über die Wirkung des Lichtes auf Algen und einige andere, ihnen nahe verwandte Organismen. Jahrb. f. wiss. Botanik **6**. 1867/68.
- Farmer, J. B.: On the quantitative differences in the water-conductivity of the wood in trees and thrubs. Proc. of the roy. soc. of London (B) **90**. 1918. (Zitiert nach Huber 1925.)
- Fechner, R.: Die Chemotaxis der Oszillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Zeitschr. f. Botanik **7**. 1915.
- Féher, D.: Untersuchungen über den Abfall der Früchte einiger Holzpflanzen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **43**. 1925.
- Fernandes, D. S.: Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von *Pisum sativum*. Recueils des travaux botan. néerland. **20**. 1923. (Ref. in Zeitschr. f. Botanik **16**, 349/51. 1924.)
- Figdor, W.: Experimentelle und histologische Studien über die Erscheinung der Verwachsung im Pflanzenreich. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. **100**. 1891.
- Über Regeneration der Blattspreite bei *Scolopendrium Scolopendrium*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **24**. 1906.
- Über Restitutionserscheinungen an Blättern von Gesneriaceen. Jahrb. f. wiss. Botanik **44**. 1907.
- Über Restitutionserscheinungen bei *Dasycladus clavaeformis*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **28**. 1910.
- Zur Kenntnis des Regenerationsvermögens von *Crassula multicava* Lem. Ebenda **36**. 1918.

- Fischer, A.: Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. *Botan. Zeit.* **48.** 1890.
- Fitting, H.: Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **38.** 1903.
- Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Teil I. *Ergebn. d. Physiol.* (Asher u. Spiro). **4.** 1905.
- Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **44.** 1907.
- Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Eine entwicklungsphysiologische Studie aus den Tropen. *Zeitschr. f. Botanik* **1.** 1909.
- a) Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung. *Biol. Zentralbl.* **29.** 1909.
- Weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten. *Zeitschr. f. Botanik* **2.** 1910.
- Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. *Ebenda* **3.** 1911.
- a) Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **49.** 1911.
- Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. *Ebenda* **56.** 1915. (Pfeffer-Festschrift.)
- Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. *Ebenda* **57.** 1917.
- \*— Die Pflanze als lebender Organismus. Akademische Rede. Jena 1917.
- Untersuchungen über die Aufnahme und über anormale osmotische Koeffizienten von Glycerin und Harnstoff. *Ebenda* **59.** 1920.
- \*— Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage. Akademische Rede. Jena 1922.
- a) Über den Einfluß des Lichtes und der Verdunklung auf die *Papaver*-Schäfte. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **61.** 1922.
- Untersuchungen über die Auslösung von Protoplasmaströmung. *Ebenda* **64.** 1925.
- Flaskämper, P.: Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gefäß- und Sklerenchymbildung von äußeren Faktoren nebst einigen Bemerkungen über die angebliche Heterorhizie bei Dikotylen. *Flora. N. F.* **1.** 1910.
- Flieg, O.: Fette und Fettsäuren als Material für Bau- und Betriebsstoffwechsel von *Aspergillus niger*. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **61.** 1922.
- Francé, R. H.: *Das Leben der Pflanze* **1.** 1906; **2.** 1907. Stuttgart.
- \*— a) Grundriß einer Pflanzenpsychologie, als einer neuen Disziplin induktiv forschender Naturwissenschaft. *Zeitschr. f. d. Ausb. d. Entw.-Lehre* **1.** 1907.
- \*— Pflanzenpsychologie als Arbeitshypothese der Pflanzenphysiologie. Stuttgart 1909.
- \*— a) Das Reaktionsvermögen der Pflanze. *Scientia. Riv. di scienza* **6.** 1909.
- Frank, B.: Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle, und deren innere und äußere Ursachen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **8.** 1872.



- Frank, B.: a) Über die Lage und die Richtung schwimmender oder submerser Pflanzenteile. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **1**. 1872.  
 — Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **3**. 1885.  
 — a) Neue Mitteilungen über die Mycorrhiza der Bäume und der *Monotropa hypopitys*. Ebenda **3**. 1885.
- Freeman, L.: Untersuchungen über die Stromabildung der *Xylaria hypoxyton* in künstlichen Kulturen. Ann. mycol. **8**. 1909.
- Freundlich, H. F.: Entwicklung und Regeneration von Gefäßbündeln in Blattgebilden. Jahrb. f. wiss. Botanik **46**. 1909.
- Fruwirth, C. u. Zielstorff, W.: Die herbstliche Rückwanderung von Stoffen bei der Hopfenpflanze. Landwirtschaftl. Versuchsstationen **55**. 1901.
- Fuhrmann, F.: Die Geißeln von *Spirillum volutans*. Zentralbl. f. Bakteriologie, Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. I **25**. 1909.
- Funke, G. L.: Researches on the formation of diastase by *Aspergillus niger* van Tieghem. Rec. des travaux botan. néerlandais **19**. 1922. (Ref. in Zeitschr. f. Botanik **16**, 337/8. 1924.)
- Gaidukov, N.: Über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung lebender Oscillarien. Anhang zu Abh. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. 1902.  
 — Die Farbenänderungen bei den Prozessen der komplementären chromatischen Adaptation. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **21**. 1903.  
 — a) Weitere Untersuchungen über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien. Ebenda **21**. 1903.  
 — Die komplementäre chromatische Adaptation bei *Porphyra* und *Phormidium*. Ebenda **24**. 1906.  
 — Zur Frage nach der komplementären chromatischen Adaptation. Ebenda **41**. 1923.
- Gain, E.: Recherches sur le rôle physiologique de l'eau dans la végétation. Ann. des sciences nat., 7. sér., botan. **20**. 1895.
- Gaßner, G.: Der Galvanotropismus der Wurzeln. Botan. Zeit. **64**. Abt. 1. 1906.  
 — Beiträge zur physiologischen Charakteristik sommer- und winterannueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen. Zeitschr. f. Botanik **10**. 1918.  
 — Über die Untersuchungen von J. Zeidler, Zur Frage des Galvanotropismus der Wurzeln. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **41**. 1923.
- Gauchery, P.: Recherche sur le nanisme végétal. Ann. des sciences nat., 8. sér. botan. **9**. 1899.
- Geiger, Fr.: Anatomische Untersuchungen über die Jahresringbildung von *Tectona grandis*. Jahrb. f. wiss. Botanik **55**. 1915.
- Geitler, L.: Die Mikrophytenbiozönose der *Fontinalis*-Bestände des Lunzer Untersees und ihre Abhängigkeit vom Licht. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **10**. 1922. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **2** [144], 307/08. 1923.)
- Glück, H.: Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena. I. 1905. II. 1906. III. 1911.
- Godlewski, E.: Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenatmung. Jahrb. f. wiss. Botanik **13**. 1882.

- Goebel, K.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. *Botan. Zeit.* **38**. 1880.
- Über künstliche Vergrünung von Farnsporophyllen. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **5**. 1887.
- Pflanzenbiologische Schilderungen. I. 1889. II. 1893.
- Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorbringung. *Sitzungsber. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss., Mathem.-phys. Kl.* 1896.
- Organographie der Pflanzen. Jena. I. Teil 1898. II. Teil 1901. 2. Aufl. I. Teil: Allgemeine Organographie. 1913. II. Teil: Spezielle Organographie der Archegoniaten. 1915—1918. III. Teil: Spezielle Organographie der Samenpflanzen. 1923.
- Über Regeneration im Pflanzenreich. *Biol. Zentralbl.* **22**. 1902.
- Morphologische und biologische Bemerkungen über Regeneration. 14. Weitere Studien über Regeneration. *Flora* **92**. 1903.
- \*— Allgemeine Regenerationsprobleme. *Ebenda Ergbd.* **95**. 1905.
- a) Morphologische und biologische Bemerkungen. 16. Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen usw. *Ebenda Ergbd.* **95**. 1905.
- Experimentell-morphologische Mitteilungen. 2. Über die Bedingungen der Wurzelregeneration bei einigen Pflanzen. *Sitzungsber. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss., Mathem.-phys. Kl.* **37**. 1907.
- Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig u. Berlin 1908.
- Zur Organographie der Characeen. *Flora. N. F.* **10**. 1918.
- Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. *Erg.-Bd. z. „Organographie d. Pflanzen“*. Jena. 1. Aufl. 1920. 2. Aufl. 1924.
- Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. *Botan. Abhandl.* (herausg. von K. Goebel) **1**. Jena 1922.
- Götze, H.: Hemmung und Richtungsänderung begonnener Differenzierungsprozesse bei Phycomyceten. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **58**. 1919.
- Goos, H.: Über das anatomische und physiologische Verhalten eines einzelnen Laubblatts nach Ausschaltung der übrigen Assimilationsorgane. *Beitr. z. allg. Botanik* **2**. 1923.
- Goumy, E.: Recherches sur les bourgeons des arbres fruitiers. *Ann. des sciences nat., 9. sér. botan.* **1**. 1905.
- Goy, P.: Les végétaux inférieures et les facteurs accessoires de la croissance. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* **172**. 1921. (Ref. in *Botan. Zentralbl. N. F.* **1** [143], 40. 1922.)
- Gradmann, H.: Die Windschutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen der Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **62**. 1923.
- Untersuchungen über geotropische Reizstoffe. *Ebenda* **64**. 1925.
- \*Gräser, K.: Zum biologischen Begriff der „Zweckmäßigkeit“. *Zeitschr. f. d. Ausb. d. Entwicklungslehre* **1**. 1907.
- Größ, J.: Beiträge zur Physiologie der Keimung. *Landwirtschaftl. Jahrb.* **25**. 1896.
- Günthart, A.: Blütenbiologische Untersuchungen. Nr. 2. Beiträge zur Blütenbiologie der Dipsaceen. *Flora* **93**. 1904.

- Günthart, A.; Bemerkung zum Aufsatz L. Geisenheyners über *Succisa pratensis* MOENCH. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **35**. 1917.
- Gürtler, Fr.: Über interzelluläre Haarbildungen, insbes. über die sogen. inneren Haare der Nymphaeaceen und Menyanthoideen. Dissert. Berlin 1905.
- \*Gurwitsch, A.: Die Vererbung als Verwirklichungsvorgang. Biol. Zentralbl. **32**. 1912.
- Guttenberg, H. v.: Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905. (Nach Küster 1911.)
- Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenorganen. Jahrb. f. wiss. Bot. **45**. 1907.
- Studien über den Phototropismus der Pflanzen. Beitr. z. allg. Botanik **2**. 1923.
- Haberlandt, G.: Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze. Eine biologische Studie. Wien 1877.
- Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe. (Schenks Handb. d. Bot. **2**, 548.) 1882.
- Die Kleberschicht des Grasendosperms als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **8**. 1890.
- Über experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs bei *Conoccephalus ovatus* Tréc. Festschrift für Schwendener 1899.
- Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. **111**. 1902.
- Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904. 5. Aufl. 1918.
- Zur Physiologie der Zellteilung. 1. Mitt. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1913.
- Zur Physiologie der Zellteilung. 2. Mitt. Ebenda. 1914.
- a) Zur Entwicklungsphysiologie der Rhizoiden. Ebenda 1914.
- Zur Physiologie der Zellteilung. 3. Mitt.: Über Zellteilungen nach Plasmolyse. Ebenda 1919.
- a) Zur Physiologie der Zellteilung. 4. Mitt.: Über Zellteilungen an *Elodea*-Blättern nach Plasmolyse. Ebenda 1919.
- Zur Physiologie der Zellteilung. 5. Mitt.: Über das Wesen des plasmolytischen Reizes bei Zellteilungen nach Plasmolyse. Ebenda 1920.
- Zur Physiologie der Zellteilung. 6. Mitt.: Über Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone. Ebenda 1921.
- a) Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*. Ebenda 1921.
- b) Die Entwicklungserregung der Eizellen einiger parthenogenetischer Kompositen. Ebenda 1921.
- c) Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. allg. Botanik **2** (1921). 1923.
- Die Entwicklungserregung der parthenogenetischen Eizellen von *Marsilia Drummondii* A. Br. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1922.
- a) Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenesis und Adventivembryonie. Biol. Zentralbl. **42**. 1922.

- Haberlandt, G.: b) Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1922.
- Hagen, F.: Zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates. Beitr. z. allg. Botanik 1. (1916) 1918.
- Hansen, A.: Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. Abh. d. Senckenberg. Ges. 12. 1881.
- Hansteen-Cranner, B.: Über das Verhalten von Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. Jahrb. f. wiss. Botanik 53. 1914.
- Hanstein, J. v.: Versuche über die Leitung des Saftes durch die Rinde. Jahrb. f. wiss. Botanik 2. 1860.
- Über die Lebensfähigkeit der *Vaucheria*-Zelle. Sitzungsber. d. nieder-rhein. Ges. Bonn 1872.
- Reproduktion und Reduktion von *Vaucheria*-Zellen. Hansteins botan. Abhandl. 4. 1880.
- Harder, R.: Über die Bewegung der Nostocaceen. Zeitschr. f. Botanik. 10. 1918.
- Über die Reaktionen freibeweglicher pflanzlicher Organismen auf plötzliche Änderungen der Lichtintensität. Ebenda 12. 1920.
- Lichtintensität und chromatische Adaptation bei den Cyanophyceen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 40. 1922.
- Über die Bedeutung der Lichtintensität und Wellenlänge für die Assimilation farbiger Algen. Zeitschr. f. Botanik 15. 1923.
- a) Bemerkungen über die Variationsbreite des Kompensationspunktes beim Gaswechsel der Pflanzen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 41. 1923.
- Über die Assimilation von Kälte- und Wärmeindividuen der gleichen Pflanzenspezies. Jahrb. f. wiss. Botanik 64. 1925.
- Harper, R. A.: The organisation of certain coenobitic plants. Bull. of the univ. of Wisconsin No. 207. Sc. s. 3. 1908.
- The Structure and Development of the Colony in *Gonium*. Transact. of the Americ. microscop. soc. 31. 1912.
- Hartig, R.: Das Rotholz der Fichte. Forstl.-naturwiss. Zeitschr. 5. 1896
- Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten. Berlin. 3. Aufl. 1900.
- Holzuntersuchungen. Altes und Neues. 1901.
- Hartig, Th.: Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen. 1878
- \*Hartmann, E. v.: Kategorienlehre. Ausgew. Werke 10. Leipzig 1896.
- \*— Das Problem des Lebens. Sachsa 1906.
- Hayduck, F. u. Haehn, H.: Das Problem der Zymasebildung in der Hefe. (1. Mitt.) Biochem. Zeitschr. 128. 1922.
- Hauptfleisch, P.: Untersuchungen über die Strömungen des Protoplasmas in behüteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Botanik 24. 1892.
- Hegler, R.: Über den Einfluß mechanischen Zuges auf das Wachstum der Pflanzen. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 6. 1893.
- Heinricher, E.: Über die Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera* Bern, und der *Cystopteris*-Arten überhaupt. Sonderdr. a. d. Festschr. f. Schwendener. Berlin 1890.
- Die grünen Halbschmarotzer. I. *Odontites*, *Euphrasia* und *Orthantha*. Jahrb. f. wiss. Botanik 31. 1898.

- Heinricher, E.: Nachträge zu meiner Studie über die Regenerationsfähigkeit der *Cystopteris*-Arten. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 18. 1900.  
 — Berichte des naturwiss. Ver. Innsbruck. 1906. (Nach Jost 1908.)  
 — Der Kampf zwischen Mistel und Birnbaum. Immune, unecht immune und nichtimmune Birnrassen; Immunwerden für das Mistelgift früher sehr empfindlicher Bäume nach dem Überstehen der ersten Infektion. Denkschr. d. Akad. Wien 93. 1917.
- Henrici, M.: Chlorophyllgehalt und Kohlensäureassimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. Verhandl. d. naturforsch. Ges. Basel 30. 1918.  
 — Zweigipflige Assimilationskurven. Mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen Schattenpflanzen und Flechten. Ebenda 32. 1921. (Diese wie die vorherige Arbeit zitiert nach Fitting 1922 u. Harder 1925.)
- Herbst, C.: Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. I. Die Bedeutung der Richtungsreize. Biol. Zentralbl. 14. 1894.  
 — — II. Die formativen oder morphogenen Reize. Ebenda 15. 1895.  
 — Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. III. u. IV. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 9. 1899.
- Hering, F.: Über Wachstumskorrelationen infolge mechanischer Hemmung des Wachsens. Jahrb. f. wiss. Botanik 29. 1896.
- Hesse, R.: Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Hesse und Doflein: Tierbau und Tierkörper 1. Leipzig 1911.
- Hibbard, R. F.: The Influence of Tension on the Formation of Mechanical Tissue in Plants. Botan. gaz. 43. 1907.
- Hildebrand, Fr.: Die Lebensverhältnisse der *Oxalis*-Arten. Jena 1884. (Zitiert nach Goebel 1924.)  
 — Die Gattung *Cyclamen*. Jena 1898.
- Hill, A. W.: The Production of Hairs on the Stem and Petioles of *Tropaeolum peregrinum* L. Ann. of botany 26. 1912.
- Hiltner, L.: Die Bindung von freiem Stickstoff durch das Zusammenwirken von Schizomyceten und von Eumyceten mit höheren Pflanzen. F. Lafars Handb. d. techn. Mykol. 3. 1904—1906.
- Hoagland, D. R. and Davis, A. R.: The composition of the cell sap of the plant in relation to the absorption of ions. Journ. of gen. physiol. 5. 1923. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. 3 [145]. 102/03. 1924.)
- Höfler, K.: Eine plasmolytisch-volumetrische Methode zur Bestimmung des osmotischen Wertes von Pflanzenzellen. Denkschr. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 95. 1918.  
 — a) Permeabilitätsbestimmung nach der plasmometrischen Methode. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 36. 1918.  
 — b) Über die Permeabilität der Stengelzellen von *Tradescantia elongata* für Kalisaltpeter. Ebenda 36. 1918.  
 — Ein Schema für osmotische Leistung der Pflanzenzelle. Ebenda 38. 1920.
- Höhnel, F. v.: Über den Kork und das verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 76. I. Abt. 1877.  
 — Über die Transpirationsgrößen der forstl. Holzgewächse usw. Mitt. a. d. forstl. Versuchsw. Österr. 2. 1881. (Wie d. folg. Arbeit zit. n. Huber 1925.)

- Höhnel, F. v.: a) Über den Wasserverbrauch der Holzgewächse usw. Wollnys Forsch. a. d. Geb. d. Agrikulturphysik 4. 1881.
- Hoffmann, R.: Untersuchungen über die Wirkung mechanischer Kräfte auf die Teilung, Anordnung und Ausbildung der Zellen usw. Diss. Berlin 1885.
- Holtermann, C.: Anatomisch-physiologische Untersuchungen in den Tropen. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1902.
- Hooker, H. D.: Thermotropism in Roots. Plant world 17. 1914. (Zitiert nach Collander 1921.)
- Horn, T.: Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlehydrate im Laubblatt in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt. Botan. Arch. 3. 1923. — Vgl. a. Schröder.
- Hosseus, C.: Über die Beeinflussung der autonomen Variationsbewegungen durch einige äußere Faktoren. 1903. (Nach Pfeffer 1907.)
- Hoyt, W. D.: Physiological aspects of fertilization and hybridization in ferns. Botan. gaz. 49. 1910.
- Huber, Br.: Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung in der Pflanze. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 41. 1923. — Transpiration in verschiedener Stammhöhe. I. *Sequoia gigantea* Zeitschr. f. Botanik 15. 1923. — Die Beurteilung des Wasserhaushalts der Pflanze. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie. Jahrb. f. wiss. Botanik 64. 1925.
- Ilijin, W. S.: Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit der Veränderung des osmotischen Drucks. Beih. z. Botan. Zentralbl. 32, Abt. 1. 1915. — Über den Einfluß des Welkens der Pflanzen auf die Regulierung der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Botanik 61. 1922. — a) Die Wirkung hochkonzentrierter Lösungen auf die Stärkebildung in den Spaltöffnungen der Pflanzen. Ebenda 61. 1922. — b) Wirkung der Kationen von Salzen auf den Zerfall und die Bildung von Stärke in der Pflanze. (I. Mitt.) Biochem. Zeitschr. 132. 1922. — c) Synthese und Hydrolyse von Stärke unter dem Einfluß der Anionen von Salzen in Pflanzen. (II. Mitt.) Ebenda 132. 1922. — d) Physiologischer Pflanzenschutz gegen schädliche Wirkung von Salzen. (III. Mitt.) Ebenda 132. 1922. — Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanze. Flora N. F. 16. 1923. — a) Einfluß des Welkens auf die Atmung. Ebenda 16. 1923.
- Isaburo-Nagai: Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien. Flora. N. F. 6. 1914.
- Iwanoff, L.: Über die sogenannte Atmung der zerriebenen Samen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 29. 1911. — a) Über die Wirkung des Sauerstoffs auf die alkoholische Gärung der Erbsensamen. Ebenda 29. 1911. — Zur Frage nach der Beteiligung der Zwischenprodukte der alkoholischen Gärung an der Sauerstoffatmung. Ebenda 32. 1914. — u. Thielmann, M.: Über den Einfluß des Lichtes verschiedener Wellenlänge auf die Transpiration der Pflanzen. Flora N. F. 16. 1923.

- Jaccard, P.: Anatomische Struktur des Zug- und Druckholzes bei wagrechten Ästen von Laubhölzern. Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges., Zürich **62**. 1917.
- Inversion de l'excentricité des branches produite expérimentalement. Rev. gén. de botan. **32**. 1920. (Ref. in Justs botan. Jahresber. **48**. 1920 [1922]. 32).
- Janse, J. M.: Polarität und Organbildung bei *Caulerpa prolifera*. Jahrb. f. wiss. Botanik **42**. 1906.
- Über Organveränderung bei *Caulerpa prolifera*. Ebenda **45**. 1908.
- La polarité des cellules cambiennes. Ann. du jardin botan. de Buitenzorg **31**. 1921. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **1** [143], 10/11. 1922.)
- Reizwirkung bei Rektipetalität und bei senkrechtem Wachstum. Jahrb. f. wiss. Botanik **61**. 1922.
- Jennings, H. S.: Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. I. Reaction to chemical, osmotic and mechanical stimuli in the ciliate infusoria. Journ. of physiol. **21**. 1897.
- The mechanism of the motorreactions of *Paramecium*. Americ. journ. of physiol. **2**. 1899.
- On the movements and motorreflexes of the flagellata and ciliata. Ebenda **3**. 1900.
- Das Verhalten niederer Organismen (1905). (E. Mangoldt.) Leipzig u. Berlin 1910.
- Jodin, H.: Structure asymétrique du pétiole des feuilles composées privées de certaines folioles à l'état jeune. Assoc. franç. pour l'avancement des sciences 1900. (Nach Winkler 1908.)
- Johannsen, W.: Elemente der exakten Erblichkeitslehre 1909. 2. Aufl. 1913.
- a) Ruheperiode. Handwörterb. d. Naturwiss. **8**. 1913.
- Jost, L.: Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Botan. Zeit. **49**. 1891.
- Über Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Gefäßbildung in der Pflanze. Ebenda **51**. 1893.
- Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 1908. 3. Aufl. 1913. 4. Aufl. (Benecke-Jost: **2**. Jost: Formenwechsel und Ortswechsel) 1923.
- u. Wißmann, H.: Über die negativ-geotropische Reaktion der Wurzeln. Zeitschr. f. Botanik **16**. 1924.
- Kabus, Br.: Neue Untersuchungen über Regenerationsvorgänge bei Pflanzen. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **11**. 1912.
- Kahho, H.: Zur Kenntnis der Neutralsalzwirkungen auf das Pflanzenplasma. Biochem. Zeitschr. **120**. 1921.
- a) Ein Beitrag zur Giftwirkung der Schwermetallsalze auf das Pflanzenplasma. Ebenda **122**. 1921.
- b) Ein Beitrag zur Permeabilität des Pflanzenplasmas für die Neutralsalze. (III. Mitt.) Ebenda **123**. 1921.
- Ka merling, Z.: Welche Pflanzen sollen wir Xerophyten nennen? Flora. N. F. **6**. 1914.

- \*Kant, I.: Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels. Königsberg u. Leipzig 1755. (Zitiert nach der Reclamausgabe von K. Kehrbach.)
- \*— Der einzig mögliche Beweisgrund zu einer Demonstration des Daseins Gottes. Königsberg 1763. (Zitiert nach der Ausgabe von Fr. M. Schiele in der Philos. Bibl. [F. Meiner, Leipzig] 47 II. 3. Aufl. 1911.)
- \*— Träume eines Geistersehers, erläutert durch Träume der Metaphysik. Königsberg 1766. (Zitiert nach der Ausgabe von K. Vorländer in der Philos. Bibl. [F. Meiner, Leipzig] 46 b. 2. Aufl. 1921.)
- \*— Kritik der reinen Vernunft. Riga. 1. Aufl. 1781. 2. Aufl. 1787. (Neue Reclamausgabe von R. Schmidt.)
- \*— Idee zu einer allgemeinen Geschichte in weltbürgerlicher Absicht. Berlinische Monatsschr. 1784. (Ausgabe von K. Vorländer in der Philos. Bibl. 47 I. 2. Aufl. 1913.)
- \*— Mutmaßlicher Anfang der Menschengeschichte. Ebenda 1786. (Ausgabe von K. Vorländer in der Philos. Bibl. 47 I. 2. Aufl. 1913.)
- \*— Kritik der Urteilskraft. Berlin u. Libau 1790. (Zugrundegelegt wurde die Reclamausgabe von K. Kehrbach.)
- Karsten, G.: Über die Entwicklung der Schwimmblätter bei einigen Wasserpflanzen. Botan. Zeit. 45. 1888.
- Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. Zeitschr. f. Botanik 7. 1915.
- Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen. Ebenda 10. 1918.
- Karzel, R.: Untersuchungen über die Regeneration von Sproßspitzen. Jahrb. f. wiss. Botanik 63. 1924.
- Kaßner, P.: Untersuchungen über Regeneration der Epidermis. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 20. 1910.
- Katz, J.: Die regulatorische Bildung von Diastase durch Pilze. Jahrb. f. wiss. Botanik 31. 1898.
- Keller, H.: Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes in Fruchtsielen. Kieler Inauguraldiss. Kiel 1904.
- Killian, K.: Beiträge zur Kenntnis der Laminarien. Zeitschr. f. Botanik 3. 1911.
- Klebs, G.: Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen 2. H. 3. 1888.
- Über die Vermehrung von *Hydrodictyon utriculatum*. Flora. 1890.
- Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei *Hydrodictyon*. Botan. Zeit. 49. 1891.
- Zur Physiologie der Fortpflanzung von *Vaucheria sessilis*. Verhandl. d. naturforsch. Ges. zu Basel 10. 1892.
- Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
- Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. I. *Sporodinia grandis*. Jahrb. f. wiss. Botanik. 32. 1898.
- — II. *Saprolegnia mixta*. Ebenda 33. 1899.
- — III. Allgemeine Betrachtungen. Ebenda 35. 1900.
- Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
- \*— Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl. 24. 1904.



- Klebs, G.: Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Botanik **42**. 1905.  
 — Über künstliche Metamorphosen. Abh. d. naturforsch. Ges. Halle **25**. 1906.  
 — Studien über Variation. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **24**. 1907.  
 — Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von *Sempervivum*. Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss. 1909.  
 — Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanze. Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl. (B.) 1911.  
 — Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biol. Zentralbl. **32**. 1912.  
 \*— Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Eine theoretische Betrachtung. Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl. (B.) 1913.  
 — Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Abh. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss. 1915.  
 — a) Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten. Jahrb. f. wiss. Botanik **56**. 1915.  
 — Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biol. Zentralbl. **37**. 1917.  
 — Über die Blütenbildung bei *Sempervivum*. Flora. N. F. **11**. 1918.  
 Klein, G.: Zur Ätiologie der Thyllen. Zeitschr. f. Botanik **15**. 1923.  
 Klein, L.: Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung *Volvox*. Ber. d. naturforsch. Ges. zu Freiburg i. B. **5**. 1888.  
 — Morphologische und biologische Studien über die Gattung *Volvox*. Jahrb. f. wiss. Botanik **20**. 1889.  
 Klemm, P.: Über *Caulerpa prolifera*. Flora **77**. 1893.  
 — Über die Regenerationsvorgänge bei den Siphonocysten. Flora **78**. 1894.  
 Kniep, H.: Beiträge zur Keimungsphysiologie und Biologie von *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Botanik **44**. 1907.  
 — Über die Assimilation und Atmung der Meeresalgen. Internat. Rev. d. Hydrobiol. u. Hydrogr. **7**. 1914. (Zitiert nach Fitting 1922.)  
 — Über rhythmische Lebensvorgänge bei den Pflanzen. Naturwissenschaften **3**. 1915.  
 — Vgl. a. Stoppel.  
 Knight, T. A.: Sechs pflanzenphysiologische Abhandlungen (1803 bis 1812). Ostwalds Klassiker. **62**. Vgl. dazu auch: Vöchting, H.: Zu T. A. Knights Versuchen über Knollenbildung. Botan. Zeit. **3**. 1895.  
 Knudson, L.: Tannic acid fermentation. I. II. Journ. of biol. chem. **14**. Baltimore 1913.  
 Kny, L.: Künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises im Stamm der Dikotyledonen. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin 1877 und Botan. Zeit. **35**. 1877.  
 — Eigentümliche Durchwachsungen an den Wurzelhaaren zweier Marchantiaceen. Verh. d. botan. Ver. d. Prov. Brandenburg **21**. 1880.  
 — Über die Bildung des Wundperiderms an Knollen in ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **7**. 1889.

- Kny, L.: Über künstliche Spaltung der Blütenköpfe von *Helianthus annuus*. Naturwiss. Wochenschr. N. F. 4. 1905.
- Koch, A. u. Oelsner, A.: Einfluß von Fichtenharz und Tannin auf den Stickstoffhaushalt des Bodens und seine physikalischen Eigenschaften. Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. 2. 45. 1916.
- Köhler, P.: Beiträge zur Kenntnis der Reproduktions- und Regenerationsvorgänge bei Pilzen, und der Bedingungen des Absterbens myzelialer Zellen von *Aspergillus niger*. Flora 97. 1907.
- \*Köhler, W.: Die physischen Gestalten in Ruhe und im stationären Zustand. Eine naturphilosophische Untersuchung. Braunschweig (später Erlangen) 1920.
- Kohl, G.: Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig 1886.
- Die Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg 1894.
- Die paratonischen Wachstumskrümmungen der Gelenkpflanzen. Botan. Zeit. 58. 1900.
- \*Kohnstamm, O.: Psychobiologische Grundbegriffe. I. Die Reizwertung. II. Zweckhaft und nutzlos. Zeitschr. f. d. Ausb. d. Entwicklungslehre 2. 1908.
- Kolkwitz, R.: Über das Schicksal des Chlorophylls bei der herbstlichen Laubverfärbung. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 37. 1919.
- Kosinski, I.: Die Atmung bei Hungerzuständen und unter Einwirkung von mechanischen und chemischen Reizmitteln bei *Aspergillus niger*. Jahrb. f. wiss. Botanik 37. 1902.
- Kostytschew, S.: Der Einfluß des Substrats auf die anaerobe Atmung der Schimmelpilze. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 20. 1902.
- Über die normale und die anaerobe Atmung bei Abwesenheit von Zucker. Jahrb. f. wiss. Botanik 40. 1904.
- Über die Alkoholgärung von *Aspergillus niger*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 25. 1907.
- a) Über die anaerobe Atmung ohne Alkoholbildung. Ebenda 25. 1907.
- Über die Anteilnahme der Zymase am Atmungsprozeß der Samenpflanzen. Biochem. Zeitschr. 15. 1909.
- Über das Wesen der anaeroben Atmung verschiedener Samenpflanzen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 31. 1913.
- Über Zuckerbildung aus Nichtzuckerstoffen durch Schimmelpilze. Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 111. 1920.
- u. Scheloumow, A.: Über die Einwirkung der Gärungsprodukte und der Phosphate auf die Pflanzenatmung. Jahrb. f. wiss. Botanik 50. 1912.
- — Über Alkoholbildung durch Weizenkeime. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 31. 1913.
- , Brilliant, W. u. Scheloumow, A.: a) Über die Atmung lebender und abgetöteter Weizenkeime. Ebenda 31. 1913.
- u. Eliasberg, P.: Gärung ist Leben ohne Sauerstoff. (S. Kostytschew, Über Alkoholbildung, X. Mitt.) Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 111. 1920.

- Kostytschew, S. u. Afanassjewa, M.: Die Verarbeitung verschiedener organischer Verbindungen durch Schimmelpilze bei Sauerstoffmangel. Jahrb. f. wiss. Botanik **60**. 1921.
- Siehe a. unter Palladin.
- Kotte, W.: Zur Reizphysiologie der *Fucus*-Spermatozoiden. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **41**. 1923.
- a) Kulturversuche mit isolierten Wurzelspitzen. Beitr. z. allgem. Botanik **2**. 1923.
- Kraus, K.: Untersuchungen über künstliche Herbeiführung der Verlaubung von Bracteen der Körbchen von *Helianthus annuus*. Forsch. a. d. Geb. d. Agriculturphysik (hgg. v. Wollny). **3**. 1880.
- Untersuchungen über innere Wachstumsursachen und deren künstliche Beeinflussung. II. Forsch. a. d. Geb. d. Agriculturphysik (hgg. v. Wollny **4**. Heidelberg 1881. (Zitiert nach Wagner 1918 im Literaturverzeichnis z. Restitutionskapitel.)
- Kreh, L.: Über die Regeneration der Lebermoose. Nova acta acad. Leop. Carol., Halle **40**. 1909.
- Krehl, L.: Über die Störung chemischer Korrelationen im Organismus. Leipzig 1907.
- Krieg, A.: Beiträge zur Kenntnis der Kallus- und Wundholzbildung geringelter Zweige und deren histologische Veränderungen. Würzburg 1908.
- \*Kroner, R.: Zweck und Gesetz in der Biologie. Tübingen 1913.
- Kühn, O.: Das Austreiben der Holzgewächse und seine Beeinflussung durch äußere Faktoren. Jahrb. f. wiss. Botanik **57**. 1915.
- Kümmeler, A.: Über die Funktion der Spaltöffnungen weißbunter Blätter. Ebenda **61**. 1922.
- Küster, E.: Über Vernarbungs- und Proliferationserscheinungen bei Meeralgeln. Flora **86**. 1899.
- Pathologische Pflanzenanatomie. Jena. 1. Aufl. 1903. 2. Aufl. 1916. 3. Aufl. 1925.
- a) Beobachtungen über Regenerationserscheinungen an Pflanzen. Beih. z. botan. Zentralbl. **23**. 1903.
- Die Gallen der Pflanzen. Ein Lehrbuch für Botaniker und Entomologen. Leipzig 1911.
- a) Beiträge zur Kenntnis des Laubfalls. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **34**. 1916.
- Über weißbrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit. Biol. Zentralbl. **39**. 1919.
- Botanische Betrachtungen über Gewebekorrelationen. Ebenda **43**. 1923.
- Kupper, W.: Über Knospenbildung an Farnblättern. Flora **96**. 1906.
- Kusano, S.: Studies on the chemotactic and other related reactions of the swarm-spores of *Myxomycetes*. Journ. of the coll. of agricult. Imp. univ. of Tokyo **2**. 1909.
- Kylin, H.: Über Enzymbildung und Enzymregulation bei einigen Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Botanik **53**. 1914.

- Lakon, G.: Die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze. Zeitschr. f. Botanik 4. 1912.
- Über eine Korrelationserscheinung bei *Allium cepa* L. Flora. N. F. 5. 1913.
- Beiträge zur Kenntnis der Protoplasmaströmung. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 32. 1914.
- Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biol. Zentralbl. 35. 1915.
- Über die jährliche Periodizität panachierter Holzgewächse. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 34. 1916.
- Über die Festigkeit der Ruhe panachierter Holzgewächse. Ebenda 35. 1917.
- Lamprecht, W.: Über die Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen. Beitr. z. allg. Botanik 1. 1918.
- \*Lange, Friedr. Alb.: Geschichte des Materialismus. 1. Buch. Reclamausgabe. (nach der 2. Aufl. 1873.)
- Lapicque, L.: L'hypertonie minérale dans les algues marines. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 86. 1922. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. 3 [145], 103. 1924.)
- Lee, B. and Priestley, J. H.: The plant cuticle. 1. Its structure, distribution and function. Ann. of botany 38. 1924. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. 5 [147], 196. 1925.)
- Leitgeb, H.: Studien über die Entwicklung der Farne. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 80. 1882.
- Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. Mitt. a. d. botan. Inst. zu Graz 1. 1886.
- Lengerken, A. v.: Die Bildung der Haftballen an den Ranken einiger Arten der Gattung *Ampelopsis*. Botan. Zeit. 43. 1885.
- Leonhardt, W.: Über das Verhalten von Sprossen bei Widerstand leistender Erdbedeckung. Jahrb. f. wiss. Botanik 55. 1915.
- Lepeschkin, W. W.: Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen. (Vorl. Mitt.) Ber. d. dtsh. botan. Ges. 26a. 1908.
- Zur Kenntnis der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beih. z. botan. Zentralbl. 24, I. 1909.
- Über die Wirkung anästhesierender Stoffe auf die osmotischen Eigenschaften der Plasmamembran. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 29. 1911.
- Lidfors, B.: Über den Chemotropismus der Pollenschläuche. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 17. 1899.
- Über die Reizbewegungen der *Marchantia*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Botanik 41. 1905.
- Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche. Zeitschr. f. Botanik 1. 1909.
- \*Liebmann, O.: Gedanken und Tatsachen. H. 2. Straßburg 1899.
- \*— Zur Analysis der Wirklichkeit. Eine Erörterung der Grundprobleme der Philosophie. 4. Aufl. Straßburg 1911.
- Liese, J.: Über den Heliotropismus der Assimilationszellen einiger Marchantiaceen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 37. 1919.

- Liese, J.: Über den Einfluß der Lichtrichtung auf die Orientierung der Assimilationszellen. Beitr. z. allg. Botanik **2**. 1923.
- Lieske, R.: Pfropfversuche. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **38**. 1920.
- Lindemuth, H.: Über Größerwerden isolierter, ausgewachsener Blätter nach ihrer Bewurzelung. Ebenda **22**. 1904.
- Linsbauer, K. Studien über die Regeneration des Sproßvegetationspunktes. Denkschr. d. k. Leop.-Akad. d. Wiss. in Wien. Mathem. naturw. Kl. **93**. 1915 (1917).
- Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Flora. N. F. **9**. 1916/17.
- Über regenerative Mißbildungen an Blütenköpfchen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **35**. 1917.
- Physiologie der Spaltöffnungen. Naturwissenschaften **6**. 1918.
- u. Abramowicz, E.: Untersuchungen über die Chloroplastenbewegungen. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. **118**. 1909.
- Livingston, B. E.: Relative transpiration in Cacti. Plant world **10**. 1907. (Zitiert nach Burgerstein 1920 und Fitting 1922.)
- Lloyd, F. E.: The physiology of stomata. Carnegie inst. of Washington. Publ. **82**. 1908.
- Löb, J.: Über künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **54**. 1893.
- Quantitative laws in regeneration. I u. II. Journ. of gen. physiol. **2**. 1920; III. ebenda **4**. 1922.
- \*— Theory of regeneration based on mass action. Ebenda **5**. 1923. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **3** [145], 261/62. 1924.)
- \*— Regeneration from physico-chemical view-point. New York 1924. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **5** [147], 389/90. 1925.)
- Löffler, Br.: Über den Entwicklungsgang einer *Banisteria chrysophylla* Lam. und Regeneration des Gipfels bei Windepflanzen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **31**. 1913.
- Experimentelle Untersuchungen über Regeneration des Gipfels und Kontakttempfindlichkeit bei Windepflanzen. Ebenda **37**. 1919.
- Über den Klettervorgang und die Entwicklung von Winde- und Rankenpflanzen. Biol. Zentralbl. **43**. 1923.
- Löhr, Th.: Beobachtungen und Untersuchungen an sproßlosen Blattstecklingen. Diss. Bonn 1908.
- Notiz über einige Blattstielpfropfungen. Botan. Zeit. **67**. Abt. 2. 1909.
- Lofffield, J. V. G.: The behaviour of Stomata. Carnegie inst. of Washington. Publ. **314**. 1921. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **1** [143], 420/21. 1922.)
- Lohse, R.: Entwurf einer Kritik der Thyllenfrage mit Ergebnissen eigener Versuche. Botan. Arch. **5**. 1924.
- Lopriore, G.: Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **10**. 1892.
- Vorläufige Mitteilung über die Regeneration gespaltener Stammspitzen. Ebenda **13**. 1895.

- Lopriore, G.: Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. Nova acta acad. Leop. Carol. **66**. 1896.
- Regeneration von Wurzeln und Stämmen infolge traumatischer Einwirkungen. Internat. botan. Kongr. zu Wien. Jena 1906.
- Lothelier, A.: Influence de l'état hygrométrique de l'air sur la production des piquants. Bull. de la soc. botan. de France **37**. 1890.
- Influence de l'éclairement sur la production des piquants des plantes. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **112**. 1891.
- Influence de l'état hydrométrique et de l'éclairement sur les tiges et les feuilles des plantes à piquants. Rev. de botanique **5**. 1893.
- \*Lotze, H.: Leben, Lebenskraft. R. Wagner: Handwörterbuch der Physiologie **1**. 9 ff. Braunschweig 1842.
- Ludwigs, K.: Untersuchungen zur Biologie der Equiseten. Flora. N. F. **3**. 1911.
- Lundegårdh, H.: Ecological studies in the assimilation of certain forest-plants and shore-plants. Svensk botan. tidskr. **15**. 1921. (Ref. in Zeitschr. f. Botanik **13**, 658 ff. 1921.)
- Zur Physiologie und Ökologie der Kohlensäureassimilation. Biol. Zentralbl. **42**. 1922.
- Mäule, C.: Der Faserverlauf im Wundholz. Bibl. botan. H. **33**. 1895.
- Magnus, W.: Studien an der endotrophen Mycorrhiza von *Neottia Nidus avis* L. Jahrb. f. wiss. Botanik **35**. 1900.
- Über die Formbildung der Hutpilze. Arch. f. Biontol. **1**. Berlin 1906.
- u. Schindler, B.: Über den Einfluß der Nährsalze auf die Färbung der Oscillarien. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **30**. 1912.
- Maheu, J.: Sur une tardive régénération de Mousse. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **174**. 1922. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **2** [144]. 1923.)
- Ma meli, E.: (Arbeit über Flechtenstärke). Atti dell' ist. botan. di Pavia. N. S. **17**. (Zitiert nach Fr. Tobler 1923.)
- Mann, Br.: Untersuchungen über Zellhautbildung um plasmolysierte Protoplasten. Borna-Leipzig 1906.
- Markgraf, Fr.: Das Abbruchgewebe der Frucht von *Aegilops triaristata* Willd. Ber. d. dsch. botan. Ges. **43**. 1925.
- Marks, L. H.: Über einen arsenfesten Bakterienstamm. Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exp. Therapie **6**. 1910.
- Maschhaupt, J. G.: Verslag landboukund. Onderz. rijkslandpouwproefstat 1911. (Nach Pan tanelli 1915.)
- Antagonistische werkingen van zouten bij planten. Landwirtschafthl. Versuchsstat. Groningen. 1916 (Zitiert nach Weber 1923.)
- Massart, J.: Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines. Arch. de biol. **9**. 1889.
- La cicatrisation chez les végétaux. Mém. cour. et autres mém. publ. acad. roy. des sciences de Belgique **57**. Bruxelles 1898.
- Mast, S. O.: Reversion in the sense of orientation to light in the colonial forms, *Volvox globator* and *Pandorina morum*. Journ. of exp. zool. **27**. 1919. (Ref. in Zeitschr. f. Botanik **14**, 183 ff. 1922.)

- Mathuse, O.: Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dikotyler Pflanzen. Diss. Berlin 1906.
- Maximow, N. A.: Chemische Schutzmittel der Pflanzen gegen Erfrieren. I. II. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **30**. 1912.
- Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürresistenz der Xerophyten. Jahrb. f. wiss. Botanik **62**. 1923.
- u. Lebedincev, E.: Über den Einfluß von Beleuchtungsverhältnissen auf die Entwicklung des Wurzelsystems. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **41**. 1923.
- Mayenburg, O. Heinzius v.: Lösungskonzentration und Turgorregulation bei den Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Botanik **36**. 1901.
- Mayer, H.: Versuche über Metakutinisierung. Flora N. F. **6**. 1914.
- Meijere, J. C. H. de: Über Jacobsons Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von *Papilio Memnon* L. ♀ und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre **3**. 1910.
- Meißner, R.: Beitrag zur Frage nach den Orientierungsbewegungen zygomorpher Blüten. Dissert. Bonn. (Ref. in Botan. Zentralbl. **60**. 1894.)
- Melchior, H.: Über den anatomischen Bau der Saugorgane von *Viscum album* L. Beitr. z. allg. Botanik **2**. 1923 (H. 2. 1921).
- Mer, E.: Recherches sur les causes de la structure des feuilles. Bull. de la soc. botan. de France **30**. 1883.
- Metzner, P.: Die Bewegung und Reizantwortung der bipolar begeißelten Spirillen. Jahrb. f. wiss. Botanik **59**. 1920.
- a) Zur Mechanik der Geißelbewegung. Biol. Zentralbl. **40**. 1920.
- b) Über die Verwendung intermittierender Beleuchtung zum Studium raschverlaufender rhythmischer Vorgänge. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie **36**. 1920.
- Studien über die Bewegungsphysiologie niederer Organismen. Naturwissenschaften **11**. 1923.
- a) Studien über die Bewegungsmechanik der Spermatozoiden. Beitr. z. allg. Botanik **2**. 1923.
- Meurer, R.: Über die regulatorische Aufnahme anorganischer Stoffe durch die Wurzeln von *Beta vulgaris* und *Daucus carota*. Jahrb. f. wiss. Botanik **46**. 1909.
- Meyer, A. Eiweißstoffwechsel und Vergilben der Laubblätter von *Tropaeolum majus*. Flora. N. F. **11/12**. 1918. (Festschr. f. Stahl.)
- u. Schmidt, E.: Über die gegenseitige Beeinflussung der Symbionten heteroplastischer Transplantationen mit bes. Berücksichtigung der Wanderung der Alkaloide durch die Pfropfstelle. Flora **100**. 1910.
- Miehe, H.: Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns. Flora **88**. 1901.
- Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik **37**. 1902.
- Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **23**. 1905.

- Mirande, R.: Recherches sur la composition chimique de la membrane et le morcellement du thalle chez les Siphonales. Ann. des sciences nat. 9. sér. Botan. 18. Paris 1914.
- Miyoshi, M.: Über Chemotropismus der Pilze. Botan. Zeit. 52. 1894.
- a) Über Reizbewegungen der Pollenschläuche. Flora 78. 1894.
- Studien über die Schwefelrasenbildung und die Schwefelbakterien usw. Journ. of the coll. of science of the univ. of Tokyo 10. 1897. (Nach Shibata 1905.)
- Mohl, H. v.: Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.
- Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengerung der Spaltöffnungen? Botan. Zeit. 39. 1856.
- Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Botan. Zeit. 18. 1860.
- Über den Ablösungsprozeß saftiger Pflanzenorgane. Ebenda.
- Molisch, H.: Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze. Sitzungsber. d. Akad. Wien., Mathem.-naturw. Kl. 97. 1888.
- Zur Physiologie des Pollens, mit besonderer Rücksicht auf die chemotropischen Bewegungen der Pollenschläuche. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-phys. Kl. I. 102. 1893.
- Über eine auffallend rasche autonome Blattbewegung bei *Oxalis hedy-saroides*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 22. 1904.
- Die Purpurbakterien nach neuen Untersuchungen. Jena 1907.
- Über die Vergilbung der Blätter. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. 127. 1918.
- Über den Einfluß der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in den Blättern. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 39. 1921.
- Montemartini, L.: Sulla relazione tra lo sviluppo de la lamina fogliare e quello dello xilema delle traccie e nervature corrispondenti. Atti d. reale ist. botan. d. Pavia. N. S. 10. 1904.
- Montfort, C.: Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der „physiologischen Trockenheit“ der Hochmoore. Zeitschr. f. Botanik 10. 1918.
- Die aktive Wurzelsaugung aus Hochmoorwasser im Laboratorium und am Standort und die Frage seiner Giftwirkung. Eine induktive ökologische Untersuchung. Jahrb. f. wiss. Botanik 60. 1921.
- Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Beiträge zu einer vergleichenden Ökologie der Moor- und Salzpflanzen. Zeitschr. f. Botanik 14. 1922.
- Müller, Arn.: Die Assimilationsgröße bei Zucker- und Stärkeblättern. Jahrb. f. wiss. Botanik 40. 1904.
- Müller, Fr.: Untersuchungen über die chemotaktische Reizbarkeit der Zoosporen von Chytridiaceen und Saprolegnieen. Ebenda 49. 1911.
- Müller, K.: Zur Kenntnis der Reorganisation im Pflanzenreiche. Botan. Zeit. 14. 1856.
- Müller, K. O.: Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Pilzmyzels. Beitr. z. allg. Botanik 2. 1923.
- Ungerer, Regulationen. 2. Aufl.



- Müller, N. J. C.: Die Krümmung der Pflanzen gegen das Sonnenlicht. Botan. Untersuchungen I. 1872.
- Müller, W.: Über die Abhängigkeit der Kalkoxalatbildung in der Pflanze von den Ernährungsbedingungen. Beih. z. Botan. Zentralbl., Abt. I, **39**. 1923.
- Muenschler, W. C.: The effect of transpiration on the absorption of salts by plant. Americ. Journ. of botany **9**. 1922. (Zitiert nach Huber 1925.)
- \*Munk, M.: Theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Periodizität usw. Biol. Zentralbl. **34**. 1914.
- Nadson, G.: Die perforierenden (kalkbohrenden) Algen und ihre Bedeutung in der Natur. Scripta botan. hort. Petrop. **18**, 15, 37 (1900). (Zitiert nach Boresch 1921.)
- Nakano, H.: Untersuchungen über Kallusbildung und Wundheilung bei Keimpflanzen. I. II. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **42**. 1924.
- Nathansohn, A.: Über Regulationserscheinungen im Stoffaustausch. Jahrb. f. wiss. Botanik **38**. 1902.
- Über die Regulation der Aufnahme anorganischer Salze durch die Knollen von *Dahlia*. Ebenda **39**. 1903.
- Weitere Mitteilungen über die Regulation der Stoffaufnahme. Ebenda **40**. 1904.
- Der Stoffwechsel der Pflanzen. Leipzig 1910.
- Necker, M. de: Physiologie des corps organisés 1875. 41 ff.
- Neeff, Fr., Über Zellumlagerung. Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie. Zeitschr. f. Botanik. **6**. 1914.
- Über polares Wachstum von Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Botanik **61**. 1922.
- Neger, F. W.: Über Blätter mit der Funktion von Stützorganen. Flora **92**. 1903.
- u. Fuchs, J.: Untersuchungen über den Nadelfall der Koniferen. Jahrb. f. wiss. Botanik **55**. 1915.
- Némec, B.: Reizleitung und reizleitende Strukturen. Jena 1901.
- Studien über die Regeneration. Berlin 1905.
- Nestler, A.: Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Abt. I, **107**. 1898.
- Neuberg, C. u. Gottschalk, A.: Beobachtung über den Verlauf der anaeroben Pflanzenatmung. Biochem. Zeitschr. **151**. 1924.
- Neubert, L.: Geotrophismus und Kamptotrophismus bei Blattstielen. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **10**. 1911.
- Nienburg, W.: Symbiose: b) Flechten. Handwörterb. d. Naturwiss. **9**. Jena 1913.
- Die Perzeption des Lichtreizes bei den Oszillarien und ihre Reaktionen auf Intensitätsschwankungen. Zeitschr. f. Botanik. **8**. 1916.
- Über die Beziehungen zwischen den Algen und Hyphen im Flechtenthallus. Zeitschr. f. Botanik **9**. 1917.
- Die Keimungsrichtung von *Fucus*-Eiern und die Theorie der Lichtperzeption. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **40**. 1922.

- Nikitinsky, J.: Über die Beeinflussung der Entwicklung einiger Schimmelpilze durch ihre Stoffwechselprodukte. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **40**. 1904.
- Niklewski, Br.; Über den Austritt von Kalzium- und Magnesiumionen aus der Pflanzenzelle. *Ber. d. deutsch. botan. Ges.* **27**. 1909.
- Nilsson-Ehle, H.: Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmfaktors beim Hafer. *Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre* **5**. 1911.
- Noack, K.: Der Betriebsstoffwechsel der thermophilen Pilze. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **59**. 1920.
- Über Orientierungsbewegungen der Schaublütentiele in der Gattung *Hydrangea*. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **60**. 1921.
- Physiologische Untersuchungen an Flavonolen und Anthocyanen. *Zeitschr. f. Botanik* **14**. 1922.
- a) Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. Zugleich ein Beitrag zur Theorie der Periklinalchimären. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **61**. 1922.
- Noll, Fr.: Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben. *Arb. d. botan. Inst. in Würzburg* **3** (1888). H. 2. 1885. Nr. IX: 1. Teil; ebenda. H. 3. 1887. Nr. XIII: 2. Teil.
- Über den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. *Ebenda* **3**, H. 4. Nr. XXI. 1888.
- \*— Über heterogene Induktion. Versuch eines Beitrags zur Kenntnis der Reizerscheinungen der Pflanzen. Leipzig 1892.
- Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung von Seitenwurzeln. *Landwirtschaftl. Jahrb.* **29**. 1900.
- a) Über die Körperform als Ursache von formativen und Orientierungsreizen. *Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. Bonn* 1900.
- b) Über die Umkehrungsversuche mit *Bryopsis* nebst Bemerkungen über ihren zelligen Aufbau (Energiden). *Ber. d. deutsch. botan. Ges.* **18**. 1900.
- Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. *Landwirtschaftl. Jahrb. Ergbd.* **1**. 1901.
- \*— Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. *Biol. Zentralbl.* **23**. 1903.
- Nordhausen, M.: Über Sonnen- und Schattenblätter. *Ber. d. deutsch. botan. Ges.* **21**. 1903.
- Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **44**. 1907.
- Über die Wechselbeziehung zwischen Infloreszenzknospe und Gestalt des Stützblattes bei einigen Weidenarten. *Ber. d. deutsch. botan. Ges.* **28**. 1910.
- Über Sonnen- und Schattenblätter. 2. Mitteil. *Ebenda* **30**. 1912.
- Obaton, F.: Sur le nanisme des feuilles des arbres. *Rev. gén. de botan.* **44**. 1922. (Ref. im *Botan. Zentralbl. N. F.* **3** [145]. 1924.)

- Oehlkers, Fr.: Die postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von *Tropaeolum majus* und das Problem der Umstimmung. Jahrb. f. wiss. Botanik **61**. 1922.
- Oger, A.: Étude expérimentale de l'action de l'humidité du sol sur la structure de la tige et des feuilles. Cpt. rend. des séances de l'acad. des sciences **115**. 1892.
- Ohno, N.: Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen. Jahrb. f. wiss. Botanik **45**. 1908.
- Oltmanns, Fr.: Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora **75**. 1892.
- Über die Kulturen und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botanik **23**. 1893.
- Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora **83**. 1897.
- Morphologie und Biologie der Algen **1**, **2**. Jena 1905.
- Über Phototaxis. Zeitschr. f. Botanik **9**. 1917.
- Olufsen, L.: Untersuchungen über die Wundperidermbildung an Kartoffelknollen. Beih. z. botan. Zentralbl. **15**. 1903.
- Osterhout, W. J. V.: Die Schutzwirkung des Natriums für Pflanzen. Weitere Untersuchungen über die Übereinstimmung der Salzwirkungen bei Tieren und Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik **46**. 1909.
- Some aspects of selective absorption. Journ. of gen. physiol. **5**. 1922. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **2** [144], 232. 1923.)
- Otto, H.: Untersuchungen über die Auflösung von Zellulosen und Zellwänden durch Pilze. Beitr. z. allg. Botanik **1**. 1918.
- Paál, A.: Über phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Botanik **58**. 1919.
- Palla, E.: Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkerns bebaubten Protoplasten. Flora **73**. 1890.
- Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **24**. 1906.
- Palladin, W.: Über normale und intramolekulare Atmung der einzelligen Alge *Chlorothecium saccharophilum*. Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. 2, **11**. 1904.
- u. Kostytschew, S.: Über anaerobe Atmung der Samenpflanzen ohne Alkoholbildung. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **25**. 1907.
- Pantaneli, E.: Über Ionenaufnahme. Jahrb. f. wiss. Botanik **56**. 1915. (Pfeffer-Festschrift.)
- Pascher, A.: Über das regionale Auftreten roter Organismen in Süßwasserseen. Botan. Arch. **3**. 1923.
- Patschovsky, N.: Zur Ernährungs- und Entwicklungsphysiologie von *Chara fragilis* Desv. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **37**. 1919.
- a) Über die Möglichkeit des außernormalen Entstehens von pflanzlichem Kalziumoxalat. Biol. Zentralbl. **39**. 1919.
- \*Pauly, A.: Darwinismus und Lamarckismus. München 1905.
- \*— Die Anwendung des Zweckbegriffs auf die organischen Körper. Zeitschr. f. d. Ausb. d. Entwicklungslehre **1**. 1907.
- Peirce, G. J.: A Contribution to the physiology of the Genus *Cuscuta*. Ann. of botany **8**. 1894.

- Peters, L.: Beiträge zur Wundheilung bei *Helianthus annuus* und *Polygonatum cuspidatum*. Diss. Göttingen 1897.
- Pethybridge, G. H.: Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung der anorganischen Salze auf die Entwicklung und den Bau der Pflanzen. Diss. Göttingen 1899.
- Du Petit Thouars, Essais sur la végétation. De la culture considérée dans la reproduction par bourgeons 1809.
- Petrashevsky, L.: Über Atmungskoeffizienten der einzelligen Alge *Chlorothecium saccharophilum*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **22**. 1904.
- Pfeffer, W.: Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875.
- Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen. **1**. Leipzig 1884.
  - Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Ebenda **2**. 1888.
  - \*— Über die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandl. d. Ges. dtsh. Naturforsch. u. Ärzte 1893.
  - a) Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss., Mathem.-phys. Kl. **20**. 1893.
  - Über Elektion organischer Nährstoffe. Jahrb. f. wiss. Botanik **28**. 1895.
  - Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze. 2. Aufl. Leipzig. **1**. Stoffwechsel 1897. **2**. Kraftwechsel 1904.
  - Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss., Mathem.-phys. Kl. **30**. 1907.
  - Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. **28**. 1908.
  - Der Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen. Abh. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss., Mathem.-phys. Kl. **34**. 1911.
  - Beiträge zur Kenntnis der Schlafbewegungen. Ebenda **34**. 1915.
- Pfeiffer, H.: Zur experimentellen Anatomie der Trennungsgewebe. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **42**. 1924.
- \*Pflüger, E. F. W.: Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere. Bonn **25**. 1877.
- Pischinger, F.: Über Bau und Regeneration des Assimilationsapparates von *Streptocarpus* und *Monophyllaea*. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturws. Kl. I. **111**. 1902.
- Plett, W.: Untersuchungen über die Regenerationserscheinungen an Internodien. Diss.-Auszug. Hamburg. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **2** [144], 292/93. 1923.)
- Potts, G.: Zur Physiologie des *Dictyostelium mucoroides*. Flora **91**. Erg.-Bd. zu 1902.
- Prantl, K.: Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. Arb. a. d. botan. Inst. Würzburg **1**. 1874.
- Prát, S.: Die Elektrolytaufnahme durch die Pflanze. I. Biochem. Zeitschr. **136**. 1923.

- Prein, R.: Über den Einfluß mechanischer Hemmungen auf die histologische Entwicklung der Wurzeln. Diss. Bonn 1908.
- Prianischnikow, D.: Zur Frage über die Bedeutung des Kalziums für die Pflanze. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **41**. 1923.
- Priestley, J. H., vgl. Lee, B.
- Pringsheim, E.: Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik **43**. 1906.
- Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **9**. 1909.
- a) Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Ebenda **9**. 1909.
- Die Reizbewegung der Pflanzen. Berlin 1912.
- a) Das Zustandekommen der taktischen Reizbewegungen. Biol. Zentralbl. **32**. 1912.
- Kulturversuche der chlorophyllführenden Mikroorganismen. III. Zur Physiologie der Schizophyceen. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **12**. 1913.
- Physiologische Studien an Moosen. I. Die Reinkultur von *Leptobryum pyriforme* (L.) Schpr. Jahrb. f. wiss. Botanik **60**. 1921.
- Zur Physiologie saprophytischer Flagellaten (*Polytoma*, *Astasia* und *Chilomonas*). Beitr. z. allg. Botanik **2**. 1923.
- Pringsheim, N.: Über Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. Jahrb. f. wiss. Botanik **11**. 1877.
- Prowazek, S.: Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Zentralbl. **21**. 1901.
- Zur Regeneration der Algen. Ebenda **27**. 1907.
- Prunet, A.: Recherches sur les nœuds et les entre-nœuds de la tige des dicotylédones. Ann. des sciences nat., 7. sér. Botan. **13**. 1891.
- Pulst, C.: Die Widerstandsfähigkeit einiger Schimmelpilze gegen Metallgifte. Jahrb. f. wiss. Botanik **37**. 1902.
- Puriewitsch, K.: Physiologische Untersuchungen über Pflanzenatmung. Ebenda **35**. 1900.
- Raciborski, M.: Morphogenetische Versuche. II. III. Flora **87**. 1900.
- Bull. de l'acad. Crac. 1905. (Nach Jost 1908.)
- \*Rádl, E.m.: Über die Bedeutung des Prinzips der Korrelation in der Biologie. Ebenda **31**. 1901.
- \*— Geschichte der biologischen Theorien seit dem Ende des 17. Jahrh. I. Teil 1905. II. Teil 1909. 2. Aufl. I. Teil 1913.
- Rahn, O.: Über den Einfluß der Stoffwechselprodukte auf das Wachstum der Bakterien. Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. **2**. **16**. 1906.
- Ramann, E.: Wandern die Nährstoffe beim Absterben der Blätter? Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen **30**. 1898. (Ref. v. Büsgen in Botan. Zeit. **56**, II. 1898.)
- Rasch, W.: Über den anatomischen Bau der Wurzelhaut einiger Glumifloren und seine Beziehungen zur Beschaffenheit des Bodens. Beitr. z. allg. Botanik **1**. 1918 (H. 1. 1916).
- Rechinger, C.: Untersuchungen über die Grenzen der Teilbarkeit im Pflanzenreich. Verhandl. d. zool.-botan. Ges., Wien **43**. 1894.

- Reed, E.: Hypothesis of formative stuffs as applied to *Bryophyllum calycinum*. Botan. gaz. 75. 1923. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. 3 [145], 166/67. 1924.)
- Regel, F.: Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern entwicklungsgeschichtlich verfolgt. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 10. 1876.
- Reiche, H.: Über Auslösung von Zellteilungen durch Injektion von Gewebesäften und Zelltrümmern. Zeitschr. f. Botanik 16. 1924.
- Reichert, K.: Über die Sichtbarmachung der Geißeln und die Geißelbewegung der Bakterien. Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. 1, Orig. 51. 1909.
- \*Reimarus, H. S.: Abhandlungen von den vornehmsten Wahrheiten der natürlichen Religion. Hamburg 1754.
- \*— Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Tiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe. Hamburg 1762. (Zitiert nach der 3. Ausg. von 1773.)
- \*Reinke, J.: Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin 1901.
- \*— Die Dominantenlehre. Natur und Schule 2. 1903.
- \*— Über die Deformation von Pflanzen durch äußere Einflüsse. Botan. Zeit. 62. 1904.
- \*— Bemerkungen zur Vererbungs- und Abstammungslehre. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 34. 1916.
- \*— Über botanische Gesetze. Ebenda 39. 1921.
- \*— Grundlagen einer Biodynamik. Abhandl. z. theor. Biol. (hrsg. v. J. Schaxel). H. 16. Berlin 1922.
- Renner, O.: Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora 103. 1911.
- Reuber, A.: Experimentelle und analytische Untersuchungen über die organisatorische Regulation von *Populus nigra* usw. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 34. 1912.
- Rexhausen, L.: Über die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 14. 1920.
- Rhea, M. W.: Stomata and hydathodes in *Campanula rotundifolia* L. and their relation to environment. New phytologist 20. 1921. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. 1 [143], 164. 1922.)
- Richter, A.: Über die Anpassung der Süßwasseralgae an Kochsalzlösungen. Flora 75. 1892.
- Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora 78. 1894.
- Richter, A. v.: Farbe und Assimilation. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 30. 1912.
- Richter, O.: Konzentrierte Schwefelsäure, konzentrierte Kalilauge als Treibmittel und andere Erfahrungen über Pflanzentreiberei. Ebenda 40. 1922.
- Ricó me, H.: Recherches expérimentales sur la symétrie des rameaux floraux. Ann. d. sciences nat., 8. sér. Botan. 7. 1898.
- Riede, W.: Untersuchungen über Wasserpflanzen. Flora. N. F. 14. 1921.
- Die Abhängigkeit des Geschlechtes von den Außenbedingungen. Ebenda. N. F. 15. 1922.

- Riehm, E.: Beobachtungen an isolierten Blättern. Zeitschr. f. Naturwiss. **77**. 1905.
- Ringel-Suessenguth, M.: Über Ruheorgane bei einigen Wasserpflanzen und Lebermoosen. Flora. N. F. **15**. 1922.
- Rippel, A.: Beitrag zur Kenntnis des Verhaltens der Aschebestandteile und des Stickstoffs im herbstlich vergilbenden Laubblatt. Jahresber. d. Vereinig. f. ang. Botanik **16**. 1918. (Zitiert nach Rippel 1921a.)
- Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen, insbes. von *Sinapis alba* L. usw. Beih. z. Botan. Zentralbl. **36**, Abt. 1. 1919.
- Untersuchungen über die Mobilisation der Aschebestandteile und des Stickstoffs in Zweigen beim fünfjährigen Austreiben. Biochem. Zeitschr. **113**. 1921.
- a) Die Frage der Eiweißwanderung beim herbstlichen Vergilben der Laubblätter. Biol. Zentralbl. **41**. 1921.
- Ritter, G.: Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkerns. Zeitschr. f. Botanik **3**. 1911.
- Rohrer, G.: Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung hypertrophischer und verzweigter Primärblätter und Kotyledonen. Beih. z. Botan. Zentralbl., **32**, Abt. 1. 1915.
- Romell, L.-G.: Eine neue anscheinend tagesautonome Periodizität. Svensk. botan. tidskr. **12**. 1918. (Ref. in Zeitschr. f. Botanik **11**, 390 ff. 1919.)
- Rosing, M.: Der Zucker- und Stärkegehalt in den Schließzellen offener und geschlossener Spaltöffnungen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **26a**. 1908.
- Rothe, G.: Untersuchungen über die Verwachsungsvorgänge bei umgekehrt zwischengefropften Stengelstücken. Bibl. botan. H. **93**. 1924.
- Rothert, W.: Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora **88**. 1901.
- \*Roux, W.: Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.
- \*— Über die Selbstregulation der Lebewesen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **13**. 1902.
- \*— Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vortr. u. Aufs. über Entwicklungsmech. d. Organismen Nr. 1. Leipzig 1905.
- \*— Die Selbstregulation, ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen. Nova acta Abh. d. kaiserl. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf. **100**. Halle 1914.
- \*— (mit C. Correns, A. Fischel u. E. Küster): Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. Leipzig 1912.
- Rudan, B.: Vergleichende Untersuchungen über die Biologie holzzerstörender Pilze. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **13**. 1917.
- Rübel, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserleitbahn und Transpirationsverhältnissen bei *Helianthus annuus* L. Beih. z. Botan. Zentralbl. **37**, Abt. 1. 1919.
- Ruge, G.: Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora **77**. 1893.

- Ruhland, W.: Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **46**. 1909.
- Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. *Ebenda* **55**. 1915.
- Sachs, J.: Übersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll. *Flora* **45**. 1862.
- Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen 1865. 382.
- Lehrbuch der Botanik 1874. 174.
- Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. *Arb. a. d. botan. Inst. Würzburg* **2**, H. 1., 104. 1878.
- \*— Stoff und Form der Pflanzenorgane. I. II. *Ebenda* 1880. 1882.
- Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1887.
- Sande Bakhuyzen, H. L. van de: Analyse der Fototropische Stemmingsverschijnselen. *Diss. Utrecht* 1920. (Zitiert nach Sierp 1921.)
- Saunders, E., Bateson, W. and Punnett, R. C.: Experimental studies in the physiology of heredity. *Rep. to the evolution comm. roy. soc. Rep. IV*. London 1908.
- Sauvageau, C.: Sur les feuilles de quelques monocotyledones aquatiques. *Thèse. Paris* 1891. (Nach Küster 1903.)
- Sur les Myxophycées roses et sur un procédé d'étude de la Phycocyan. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* **1**. 1908.
- a) A propos d'Oscillariées rouges observées dans un aquarium du laboratoire de Banyal-sur-Mer. *Ebenda* 1908. (Beides zitiert nach Boresch 1921.)
- \*Schaxel, J.: Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie. 2. Aufl. Jena 1922.
- Schenck, H.: Über Strukturveränderung submers vegetierender Landpflanzen. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **2**. 1884.
- Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
- a) Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. *Bibl. botanica*. H. 1. Kassel 1886.
- Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. *Botan. Mitt. a. d. Tropen* **H. 4**, 1892.
- Schilberszky, K.: Künstlich hervorgerufene Bildung sekundärer (extrafaszikulärer) Gefäßbündel bei Dikotylen. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **10**. 1892.
- Schilling, E.: Zur Kenntnis des Hagelflachsens. *Faserforschung* **1**. 1921.
- Zur Morphologie, Physiologie und diagnostischen Bewertung der Bastfasern von *Cannabis sativa*. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **41**. 1923.
- a) Ein Beitrag zur Physiologie der Verholzung und des Wundreizes *Jahrb. f. wiss. Botanik* **62**. 1923.
- Schindler, B.: Über den Farbenwechsel der Oscillarien. *Zeitschr. f. Botanik* **5**. 1913.
- und Magnus, W., siehe Magnus.
- Schlumberger, O.: Über einen eigenartigen Fall abnormer Wurzelbildung an Kartoffelknollen. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **31**. 1913.



- Schmid, G.: Das Reizverhalten künstlicher Teilstücke, die Kontraktilität und das osmotische Verhalten der *Oscillatoria Jenensis*. Jahrb. f. wiss. Botanik **62**. 1923.
- Schmidt, Alfr.: Über die Chlorophyllbildung im Koniferenembryo. Botan. Arch. **5**. 1924.
- Schmidt, Arn.: Die Abhängigkeit der Chlorophyllbildung von der Wellenlänge des Lichts. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **12**. 1914.
- Schmitt, E. M.: Beziehungen zwischen der Befruchtung und den postfloralen Blüten- bzw. Fruchtblaubewegungen bei *Digitalis purpurea*, *Digitalis ambigua*, *Althaea rosea* und *Linaria cymbalaria*. Zeitschr. f. Botanik **14**. 1922.
- \*Schopenhauer, A., Preisschrift über die Grundlage der Moral (in Ausgabe letzter Hand, Brockhaus 1860). Reclamausgabe. **3**, 542.
- Schostakowitsch, W.: Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora. Ergbd. **79**. 1894.
- Schramm, R.: Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora. N. F. **4**. 1912.
- Schröder, H. u. Horn, T.: Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlenhydrate im Laubblatt in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt. Biochem. Zeitschr. **130**. 1922.
- Schulte, W.: Über die Wirkung der Ringelung an Blättern. Diss. Göttingen 1912.
- \*Schultz, J.: Die Maschinentheorie des Lebens. Göttingen 1909.
- \*— Die Philosophie des Organischen. Jahrb. d. Philos. (herausg. von M. Fischeisen-Köhler). 1. Jahrg. Berlin 1913.
- \*— Die Grundfiktionen der Biologie. Abhandlungen zur theoretischen Biologie (herausg. v. J. Schaxel). Heft **7**. Berlin 1920.
- Schulz, H.: Über Korrelationen zwischen den Blütenteilen und den geotropischen Bewegungen der Blütenschäfte, nach Untersuchungen insbesondere an *Papaver*. Jahrb. f. wiss. Botanik **60**. 1921.
- Schumacher, M.: Dekapitation und geotropische Krümmungsfähigkeit von Sprossen. Jahrb. f. wiss. Botanik **62**. 1923.
- Schuster, W.: Die Blattaderung des Dikotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **26**. 1908.
- Schwarz, M.: Über Regeneration und Verzweigung der Rhizome einiger Asparagoideen, insbesondere von *Paris quadrifolius*. Botan. Arch. **4**. 1923.
- Schweidler, E. u. Sperlich, A.: Die Bewegung der Primärblätter bei etiolierten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus*. Zeitschr. f. Botanik **14**. 1922.
- Schwendener, S.: Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. Berlin 1881.
- u. Krabbe, G.: Über die Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten. Abhandl. d. kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1892.
- Schwieker, F.: Untersuchungen über die Postflorationsbewegungen einiger Geraniaceen. Botan. Arch. **6**. 1924.
- Scütz, J.: Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der antagonistischen Ionenwirkungen. Jahrb. f. wiss. Botanik **52**. 1913.

- Seidel, K.: Untersuchungen über das Wachstum und die Reizbarkeit der Wurzelhaare. Ebenda **63**. 1924.
- Semon, R.: Über die Erbllichkeit der Tagesperiode. Biol. Zentralbl. **25**. 1905.
- Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? Biol. Zentralbl. **28**. 1908.
- Senn, G.: Die Gestalts- und Lageveränderungen der Pflanzenchromatophoren. Leipzig 1908.
- Die Chromatophorenverlagerung in den Palisadenzellen mariner Rotalgen und grüner Laubblätter. Verhandl. d. naturforsch. Ges. in Basel **28**, Teil 2. 1917.
- Variationsstatistische und reizphysiologische Untersuchungen an zwei Meeresdiatomeen. Verhandl. d. Schweiz. naturforsch. Ges., 99. Jahresvers. Zürich (1917). Teil 2. 1918.
- Weitere Untersuchungen über Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren. IV (bei marinen Diatomeen). V (im Grundgewebe mariner Braunalgen). Zeitschr. f. Botanik **11**. 1919.
- Setchell, W. A.: Univ. Calif. publ. botany **2**. 1905. (Mir nicht zugänglich.)
- Seubert, E.: Über Chemotropismus bei *Avena*. Biochem. Zeitschr. **150**. 1924.
- Shibata, K.: Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. Jahrb. f. wiss. Botanik **37**. 1902.
- Studien über die Chemotaxis der *Isoëtes*-Spermatozoiden. Ebenda. **41**. 1905.
- Untersuchungen über die Chemotaxis der Pteridophyten-Spermatozoiden. Ebenda **49**. 1911.
- Shoemaker: On the development of *Hamamelis virginiana*. Botan. gaz. **24**. 1911 (nach Küster 1916; Bandnummer irrtümlich; das erst bei der letzten Revision entdeckte Versehen war nicht mehr zu beseitigen).
- Shreve, E. B.: An analysis of causes of variations in the transpiring power of cacti. Physiol. research. **2**. 1916. (Zitiert nach Burgerstein 1920 und Huber 1925.)
- Shull, G. H.: A new Mendelian ratio and several types of latency. Americ. naturalist **42**. 1908.
- Sierp, H.: Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avenasativa*. Zeitschr. f. Botanik **10**. 1918
- Über den Thermotropismus der Keimwurzeln von *Pisum sativum*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **37**. 1919.
- Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei der Koleoptile von *Avena sativa* und ihr Zusammenhang mit den phototropischen Krümmungen. Zeitschr. f. Botanik **13**. 1921.
- \*Sigwart, Chr.: Der Kampf gegen den Zweck. Kleine Schriften. 2. Reihe. Freiburg u. Tübingen 1881.
- Simon, S.: Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Botanik **40**. 1904.
- Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen. Ebenda **45**. 1908.

- Simon, S.: a) Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **26**. 1908.
- Untersuchungen über den autotropischen Ausgleich geotropischer und mechanischer Krümmungen der Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Botanik **51**. 1912.
- Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. Jahrb. f. wiss. Botanik **54**. 1914.
- Über die Beziehungen zwischen Stoffstauung und Neubildungsvorgängen in isolierten Blättern. Zeitschr. f. Botanik **12**. 1920.
- Snell, K.: Die Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Ausbildung von verholzten Elementen im Epikotyl von *Phaseolus multiflorus*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **29**. 1911.
- Snow, R.: The conduction of geotropic excitation in roots. Ann. of botany **37**. 1923. (Ref. in Zeitschr. f. Botanik **16**. 1924.)
- Söding, H.: Werden von der Spitze der Haferkoleoptile Wuchshormone gebildet? Ber. d. dtsh. botan. Ges. **41**. 1923.
- Sonntag, P.: Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. Jahrb. f. wiss. Botanik **39**. 1904.
- Sorauer, P.: Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 3. Aufl. Berlin 1909.
1. Die nichtparasitären Krankheiten.
- Späth, H.: Der Johannistrieb. Berlin 1912.
- Spalding, V. M.: The traumatropic Curvature of Roots. Ann. of botany **8**. 1894.
- Sperlich, A.: Gesetzmäßigkeiten im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulse. Jahrb. f. wiss. Bot. **56**. 1915.
- Siehe a. Schweidler, E.
- Stae helin, M.: Die Rolle der Oxalsäure in der Pflanze. Enzymatischer Abbau des Oxalations. Biochem. Zeitschr. **96**. 1919.
- Stahl, E.: Über künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporogonium der Laubmoose. Botan. Zeit. **34**. 1876.
- Über den Einfluß des Lichtes auf die Bewegungen der Desmidiaceen, nebst Bemerkungen über den richtenden Einfluß des Lichtes auf Schwärmosporen. Verhandl. d. phys.-med. Ges. in Würzburg **14**. 1879.
- Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchym. Botan. Zeit. **38**. 1880.
- a) Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Botan. Zeit. **38**. 1880.
- Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **16**. N. F. **9**. 1883.
- Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **2**. 1884.
- Über den Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der *Equisetum*-Sporen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **3**. 1885.

- Stahl, E.: *Oedocladium protonema*, eine neue Ödogoniaceengattung. Jahrb. f. wiss. Botanik **23**. 1892.
- Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Botan. Zeit. **55**. 1897.
- Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Eine vergleichend-biologische Studie. Jahrb. f. wiss. Botanik. **34**. 1900.
- Zur Biologie des Chlorophylls. Laubfarbe und Himmelslicht. Jena 1909.
- Zur Physiologie und Biologie der Exkrete. Flora. N. F. **13**. 1920.
- Stälfelt, M. G.: Über die Schwankungen in der Zellteilungsfrequenz bei den Wurzeln von *Pisum sativum*. Svensk. botan. tidskr. **13**. 1919.
- Ein neuer Fall von tagesperiodischem Rhythmus. Ebenda **14**. 1920. (Ref. in Zeitschr. f. Botanik **13**, 461. 1921.)
- Die Beeinflussung unterirdisch wachsender Organe durch den mechanischen Widerstand des Wachstumsmediums. Arkiv f. Botan. **16**. 1921. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **1** [143], 79/80. 1922.)
- a) Studien über die Periodizität der Zellteilung und sich daran anschließende Erscheinungen. K. svenska vetensk. akad. handl. 1921. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **1** [143], 193/94. 1922.)
- b) Till kändedommen om förhållandet mellan solbladens och skugbladens kohhydratsproduktion (Zur Kenntnis der Kohlehydratproduktion von Sonnen- und Schattenblättern). Meddel. fran statens skogsförsökanstalt **18**. 1921. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **1** [143], 421. 1922.)
- Stark, P.: Untersuchungen über den Traumatotropismus. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **34**. 1916.
- Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit. Jahrb. f. wiss. Botanik **57**. 1917.
- a) Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. Ebenda **57**. 1917.
- Über traumatotropische und haptotropische Reizleitungsvorgänge bei Gramineen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **37**. 1919.
- Studien über traumatotropische und haptotropische Reizleitungsvorgänge. Jahrb. f. wiss. Botanik **60**. 1921.
- Geotropische Reizleitung bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **42**. 1924.
- u. Drechsel, O.: Phototropische Reizleitungsvorgänge bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. Jahrb. f. wiss. Botanik **61**. 1922.
- Starling, E. H.: Die chemische Koordination der Körpertätigkeiten. Verhandl. d. Ges. dtsh. Naturforsch. u. Ärzte, 78. Vers. zu Stuttgart 1906. (Leipzig 1907.)
- Steinberger, A. L.: Über Regulation des osmotischen Wertes in den Schließzellen von Luft- und Wasserspalten. Biol. Zentralbl. **42**. 1922.
- Stiles, W.: The absorption of salts by storage tissues. Ann. of botany **38**. 1924. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **5** [147], 147. 1925.)
- Stingl, G.: Über regenerative Neubildungen an isolierten Blättern phanerogamer Pflanzen. Flora **99**. 1909.

- Stocker, O.: Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. Zeitschr. f. Botanik **15**. 1923.
- a) Klimamessungen auf kleinstem Raum an Wiesen-, Wald- und Heidepflanzen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **41**. 1923.
- Beiträge zum Halophytenproblem, ökologische Untersuchungen an Strand- und Dünenpflanzen des Darß (Vorpommern). Zeitschr. f. Botanik **16**. 1924.
- a) Ökologisch-pflanzengeographische Untersuchungen an Heide-, Moor- und Salzpflanzen. Die experimentelle Widerlegung der Schimper'schen Xerophyten-theorie. Naturwissenschaften **12**. 1924.
- Stoll, R.: Über die Bildung des Callus bei Stecklingen. Botan. Zeit. **32**. 1874.
- Stoppel, R.: Über den Einfluß des Lichts auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten. Zeitschr. f. Botanik **2**. 1910.
- Über die Bewegungen der Blätter von *Phaseolus* bei Konstanz der Außenbedingungen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **30**. 1912.
- Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von verschiedenen Außenfaktoren. Zeitschr. f. Botanik **8**. 1916.
- Die Beziehungen der Schlafbewegungen von Laub- und Blumenblättern zu autonomen Lebenserscheinungen. Naturwissenschaften **5**. 1917.
- u. Kniep, H.: Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten. Zeitschr. f. Botanik. **3**. 1911.
- u. Trumpf, C.: Beitrag zum Problem der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus*. Mitt. d. Inst. f. allg. Botanik Hamburg **5**. 1922. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **3** [145], 39. 1924.)
- Strasburger, E.: Die Wirkung der Wärme und des Lichtes auf Schwärmsporen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **12**. 1878.
- Das botanische Praktikum 1921. XXII.
- Swart, N.: Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern. Jena 1914.
- Tangl, Ed.: Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-phys. Kl. I, **90**. 1884.
- Thomas, J.: Anatomie comparée et expérimentale des feuilles souterraines. Rev. gén. de botan. **12**. 1900.
- Van Tieghem, Ph.: Sur quelques Myxomycetes à plasmode agrégé. Bull. de la soc. botanique. **27**. 1880. (Zitiert nach Potts 1902.)
- Tittmann, H.: Physiologische Untersuchungen über Callusbildung an Stecklingen holziger Gewächse. Jahrb. f. wiss. Botanik **27**. 1895.
- Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms, der Epidermis, des Wachsüberzuges und der Cuticula holziger Gewächse. Jahrb. f. wiss. Botanik **30**. 1897.
- Tobler, F.: Zerfall und Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodomelacee. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **20**. 1902.
- Über Vernarbung und Wundreiz an Algenzellen. Ebenda **21**. 1903.
- Über Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform. Jahrb. f. wiss. Botanik **39**. 1904.
- Über Regeneration und Polarität sowie verwandte Wachstumsvorgänge bei *Polysiphonia* u. a. Algen. Ebenda **42**. 1906.

- Tobler, Fr.: Über Regeneration von *Myrionema*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **26a**. 1908.
- Das physiologische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **27**. 1909.
- Vorkommen und Abbau von Flechtenstärke. Ebenda **41**. 1923.
- Tomita, M.: Über die Umsetzung der d-Galaktose nach der zweiten Vergärungsform. Biochem. Zeitschr. **121**. 1921.
- Townsend, Ch. O.: Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Botanik **30**. 1897.
- Treboux, O.: Die freilebende Alge und die Gonidie *Cystococcus humicola* in bezug auf die Flechtensymbiose. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **30**. 1912.
- Trécul, A.: Recherches sur l'origine des racines. Ann. des sciences nat., 3. sér. botan. **6**. 1846.
- Treitl, O.: Thermotropismus bei Wurzeln. Botan. Arch. **7**. 1924.
- \*Treviranus, G. R.: Biologie oder Philosophie der lebenden Natur. **2**. 340ff. 1803.
- Tröndle, A.: Permeabilitätsänderung und osmotischer Druck in den assimilierenden Zellen des Laubblattes. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **27**. 1909.
- Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Botanik **48**. 1910.
- Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut und die Methode der Permeabilitätskoeffizienten. Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges., Zürich **63**. 1918.
- Neue Untersuchungen über die Aufnahme von Stoffen in die Zelle. Biochem. Zeitschr. **112**. 1920.
- Über den Einfluß von Verwundungen auf die Permeabilität nebst ergänzenden Beobachtungen über die Wirkung des Sauerstoffentzugs. Beih. z. Botan. Zentralbl. **38**, Abt. 2. 1921.
- Troll, W.: Über Staubblatt- und Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung. Flora. N. F. **15**. 1922.
- a) Die Entfaltungsbewegungen der Blütenstiele und ihre biologische Bedeutung. Ebenda **15**. 1922.
- True and Bartlett: U. S. dep. agr. bull. plant. ind. bull. **231**. 1912. (Nach Pantanelli 1915.)
- Trülzsch, O.: Über die Ursachen der Dorsiventralität der Sprosse von *Ficus pumila* und einigen anderen Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik **54**. 1914.
- Tucker, G. M. u. Tollens, B.: Über den Gehalt der Platanenblätter an Nährstoffen und die Wanderung dieser Nährstoffe beim Wachsen und Absterben der Blätter. Journ. f. Landwirtschaft **48**. 1900.
- Turesson, G.: The genotypical response of the plant species to habitat. Hereditas **3**. 1922. Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **2** [144], 368 f. 1923)
- Turner, Th. W.: Studies of the mechanism of the physiological effects of certain mineral salts in altering the ratio of top growth to root growth in seed plants. Americ. journ. of botany **9**. 1922. (Zitiert nach Huber 1925.)

- \*Uexküll, J. v.: Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere. Wiesbaden 1905.
- \*— Theoretische Biologie. Berlin 1920.
- Uehla, Vl.: Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. Biol. Zentralbl. **31**. 1911.
- \*Ungerer, E.: Die Beherrschung der pflanzlichen Form. Eine Einführung in die Forschungen von G. Klebs. Naturwissenschaften **6**. 1918.
- \*— Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie. Abh. z. theoret. Biol. (herausg. v. J. Schaxel) H. 14. Berlin 1921.
- Ursprung, A.: Beiträge zur Anatomie und Jahresringbildung tropischer Holzarten. Diss. 1900. (Zitiert nach Geiger 1915.)
- Zur Periodizität des Dickenwachstums in den Tropen. Botan. Zeit. **62**. 1904.
- u. Blum, G.: Über die periodischen Schwankungen des osmotischen Wertes. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **34**. 1916.
- — Dürfen wir die Ausdrücke osmotischer Wert, osmotischer Druck, Turgordruck, Saugkraft synonym gebrauchen? Biol. Zentralbl. **40**. 1920.
- — Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordrucks der Zelle, nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Botanik **63**. 1924.
- Vesque: Sur les causes et sur les limites des variations de structure des végétaux. Ann. agron. **1**. (9. u. 10.) 1884. (Nach Küster 1903.)
- Vöchting, H.: Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn. **1**. 1878; **2**. 1884.
- Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882.
- Über die Regeneration der Marchantien. Jahrb. f. wiss. Botanik **16**. 1885.
- Über die Bildung der Knollen. Physiologische Untersuchungen. Bibl. botan. H. **4**. 1887.
- Über eine abnorme Rhizombildung. Botan. Zeit. **47**. 1889.
- Über Transplantation am Pflanzenkörper. Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie. Tübingen 1892.
- Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. f. wiss. Botanik **25**. 1893.
- Zur Physiologie der Knollengewächse. Studien über vicarierende Organe am Pflanzenkörper. Jahrb. f. wiss. Botanik **34**. 1900.
- Zur experimentellen Anatomie. Nachr. v. d. Kgl. Ges. d. Wiss., Göttingen, Math.-physik. Klasse 1902.
- a) Über die Keimung der Kartoffelknollen. Experimentelle Untersuchungen. Botan. Zeit. **60**. 1902.
- Über die Regeneration der *Araucaria excelsa*. Jahrb. f. wiss. Botanik. **40**. 1904.
- Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Botan. Zeit. **64**. 1906.
- Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908.
- Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. **2**. Die Polarität der Gewächse. Tübingen 1918.

- Volkens, G.: Jahrb. d. kgl. botan. Gartens. Berlin. **3**. 1884. (Nach W. Schuster 1908.)  
 — Laubabfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin 1912.
- Voß, W.: Über Verkorkungserscheinungen an Querwunden bei *Vitis*-Arten. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **22**. 1904.
- Vrgòc, A.: Das Trennungsgewebe einiger offizieller und nichtoffizieller Kompositenblüten. Ber. d. pharm. Ges. **32**. 1922. (Ref. in Botan. Zentralbl. N. F. **2** [144], 99/100. 1923.)
- Vries, H. de: Über einige Nebenprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels. Landwirtschaftl. Jahrb. **10**. 1881.  
 — Über die Bedeutung der Zirkulation und der Rotation des Protoplasmas für den Stofftransport der Pflanze. Botan. Zeit. **43**. 1885.  
 — Über abnorme Entstehung sekundärer Gewebe. Jahrb. f. wiss. Botanik **22**. 1890.
- Vuillemin, P. et Legrain, E.: Symbiose de l'*Heterodera radicolica* avec les plantes cultivées au Sahara. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **118**. Paris 1894.
- Wacker, H.: Physiologische und morphologische Untersuchungen über das Verblühen. Jahrb. f. wiss. Botanik **49**. 1911.
- \*Wagner, A.: Der neue Kurs in der Biologie. Allgemeine Erörterungen zur prinzipiellen Rechtfertigung der Lamarckschen Entwicklungslehre. Stuttgart 1907.
- \*— Die drei Elemente der Lamarckschen Lehre. Zeitschr. f. d. Ausb. d. Entwicklungslehre **3**. 1909.
- \*— a) Geschichte des Lamarckismus als Einführung in die psychobiologische Bewegung der Gegenwart. Stuttgart (ohne Jahreszahl). [1909.]  
 — Entwicklungsänderungen an Keimpflanzen. Ein Beitrag zur experimentellen Morphologie und Pathologie. Denkschr. d. Akad. d. Wiss., Wien, Mathem.-naturw. Kl. **94**. 1918.
- Wakker, J. H.: Onderzoekingen over adventieve Knoppen. Akad. proefschrift. Amsterdam 1885.  
 — Die Neubildungen an abgeschnittenen Blättern von *Caulerpa prolifera*. Verslagen en meed. d. kon. akad. wetensch. te Amsterdam. **3**. Reeks. Deel 2. 1886.
- Walter, H.: Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. Untersuchungen an *Bangia fusco-purpurea* u. a. Algen. Jahrb. f. wiss. Botanik **62**. 1923.
- Weber, Fr.: Über das Treiben der Buche. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **33**. 1915.  
 — Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. **125**. 1916.  
 — Frühtreiben ruhender Pflanzen durch Röntgenstrahlen. Biochem. Zeitschr. **128**. 1922.  
 — a) Frühtreiben durch Quetschen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **40**. 1922.  
 — Enzymatische Regulation der Spaltöffnungsbewegung. Naturwissenschaften **11**. 1923.  
 — a) Zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. Österr. botan. Zeitschr. **72**. 1923.  
 — Theorie der Meristembildung. Naturwissenschaften **12**. 1924.



- Wehmer, C.: Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. *Botan. Zeit.* **49**. 1891.
- Zur Frage der Entleerung absterbender Organe, insbes. der Laubblätter. *Landwirtsch. Jahrb.* **21**. 1892.
- Weir, J. R.: Untersuchungen über die Gattung *Coprinus*. *Flora. N. F.* **3**. 1911.
- Went, F. A. F. C.: Über den Einfluß der Nahrung auf die Enzyymbildung durch *Monilia sitophila* (Mont.) Sacc. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **36**. 1901.
- Westerdijk, J.: Zur Regeneration der Laubmoose. *Recueils des travaux botan. néerland.* **2**. 1906.
- \*Wettstein, R. v.: Über die direkte Anpassung. *Almanach d. Akad. Wien* 1902.
- \*— Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus (Vortr. Vers. d. Naturforsch. u. Ärzte). Jena 1903.
- Weyland, H.: Zur Ernährungsphysiologie mykotropher Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **51**. 1912.
- Wiedersheim, W.: Über den Einfluß der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastzellen bei Trauerbäumen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **38**. 1903.
- Wiesner, J. v.: Die heliotropischen Erscheinungen. *Denkschr. d. Wiener Akad.* Teil 1, **39**. 1879; Teil 2, **43**. 1882.
- Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiet. I. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-physik. Kl. I, **102**. 1893.
- Bemerkungen über den faktischen Lichtgenuß der Pflanzen. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **12**. 1894.
- Über die Formen der Anpassung der Laubblätter an die Lichtstärke. *Biol. Zentralbl.* **19**. 1899.
- Stellung der Blüten zum Licht. *Ebenda* **21**. 1901.
- Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. *Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I.* **111**. 1902.
- Zur Laubfallfrage. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **24**. 1906.
- Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.
- Über aphotometrische, photometrische und pseudophotometrische Blätter. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* **29**. 1911.
- Studien über die Richtung heliotropischer und photometrischer Organe im Vergleiche zur Einfallsrichtung des wirksamen Lichtes. *Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I.* **121**. 1912.
- Über die Photometrie von Laubsprossen und Laubsproßsystemen. *Flora. N. F.* **5**. 1913.
- Wiggans, R. G.: Variations in the osmotic concentration of the guard cells during the opening and closing of stomata. *Americ. journ. of botany* **8**. 1921. (Ref. in *Zeitschr. f. Botanik* **13**, 601. 1921.)
- Wildt, W.: Über die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln und deren Ausbildung in verschiedenen Nährböden. *Bonner Diss.* Bonn 1906.
- Willaman, J. J.: Pectin relations of *Sclerotinia cinerea*. *Botan. gaz.* **70**. 1920. (Ref. in *Justs botan. Jahresber.* **48** (für 1920), 76. 1922.)

- Willstätter, R. u. Kuhn, R.: Über die spezifische Natur von Saccharase und Raffinase. Zeitschr. f. physiol. Chem. **115**, 1921.
- u. Sobotka, H.: Über auswählende Gärung mit galaktosegewöhnten Hefen. Ebenda **123**, 1922.
- Winkler, A.: Über den Einfluß von Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. Jahrb. f. wiss. Botanik. **52**, 1913.
- Winkler, H.: Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Teilung der Eier von *Cystosira barbata*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **18**, 1900.
- a) Über Polarität, Regeneration und Heteromorphose bei *Bryopsis*. Jahrb. f. wiss. Botanik **35**, 1900.
- Über die Regeneration der Blattspreite bei einigen *Cyclamen*-Arten. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **20**, 1902.
- Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica*. Ebenda **21**, 1903.
- Über regenerative Sproßbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von *Passiflora coerulea*. Ebenda **23**, 1905.
- Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ebenda. **25**, 1907.
- *Solanum tubingense*, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ebenda- **26a**, 1907.
- Über die Umwandlung des Blattstiels zum Stengel. Jahrb. f. wiss. Botanik **45**, 1908.
- Über das Wesen der Propfbastarde. Ber. d. D. bot. Ges. **28**, 1910.
- Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Pflanzen. Handwörterb. d. Naturwiss. **3**. Jena 1913.
- \*Wolff, Chr.: Vernünfftige Gedancken von Gott, der Welt und der Seele des Menschen, auch allen Dingen überhaupt. Halle 1719. (Zitiert nach der „Anderen, hin und wieder vermehrten Auflage“ von 1722.)
- \*— Vernünfftige Gedancken von den Würckungen der Natur. (Physik **1**.) Halle 1723. (Mir lag vor die „Neue Auflage“ von 1746.)
- \*— Vernünfftige Gedancken von den Absichten der natürlichen Dinge. (Physik **2**.) Halle 1723. (Zitiert nach der „Neuen Auflage“ von 1752.)
- \*— Vernünfftige Gedancken von dem Gebrauche der Theile in Menschen, Thieren und Pflantzen. (Physik **3**.) Halle 1725. (Zitiert nach der 4. Aufl. von 1743.)
- Wolff, G.: Entwicklungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entwicklunsmech. d. Organismen **1**, 1895.
- \*— Beiträge zur Kritik der Darwinschen Lehre. Leipzig 1898.
- \*— Mechanismus und Vitalismus. Leipzig. 2. Aufl. 1905.
- Wortmann, J.: Untersuchungen über das diastatische Ferment der Bakterien. Zeitschr. f. physiol. Chem. **6**, 1882.
- Der Thermotropismus der Plasmodien von *Fuligo varians*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **3**, 1885.
- Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Botan. Zeit. **45**, 1887.
- Wulff, E.: Über Heteromorphose bei *Dacycladus clavaeformis*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **28**, 1910.
- \*Wundt, W.: Naturwissenschaft und Psychologie. Sonderausgabe der Schlußbetrachtungen zur 5. Auflage der Physiologischen Psychologie. Leipzig 1903.

- \*Wundt, W.: System der Philosophie. 2 Bde. 3. Aufl. Leipzig 1907.
- Wurmser, R.: Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. (Trav. de l'inst. de physiol. gén. de la faculté des sciences de Strasbourg.) Paris 1921.
- Zabel, N.: Entwicklung der von der Achse abgetrennten Keimblätter. (Protocolle u. Ber. d. russ. Ges. d. Freunde d. Gartenbaus f. 1881.) Moskau 1882. (Russisch.) (Ref. in Just, Botan. Jahresber. **10**. 1882. Abt. 1. Berlin 1884.)
- Zalenski, W. v.: Über die Ausbildung der Nervation bei verschiedenen Pflanzen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **20**. 1902.
- Zaleski, W.: Bemerkungen zu Kostytschews Mitteilungen über die Atmung der Weizenkeime. Ber. d. dtsh. botan. Ges. **32**. 1914.
- u. Pjukow, D.: Über Elekion der Stickstoffverbindungen durch *Aspergillus*. Ebenda **32**. 1914.
- Zeidler, J.: Über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit und des Lichtes auf die Ausbildung der Dornen von *Ilex europaeus* L. Flora. N. F. **2**. 1911.
- Ziegenspeck, H.: Milchsäfte und Schleime. Botan. Arch. **7**. 1924.
- a) Über Sparstärke. Botan. Arch. **7**. 1924.
- Zimmermann, W.: Untersuchungen an *Sphacellaria fusca* Agh. Ein Beitrag zur Entwicklungsphysiologie der Zelle. Zeitschr. f. Botanik **15**. 1923.
- Untersuchungen über den plagiotropen Wuchs von Ausläufern. Jahrb. f. wiss. Botanik **63**. 1924.
- Zumstein, H.: Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. Jahrb. f. wiss. Bot. **34**. 1900.

### Druckfehlerverzeichnis.

S. 155 Z. 2 v. u. sowie S. 156 Z. 4 und Z. 9/10 v. o. ist Drechsel statt Drexler zu lesen.

## Namenverzeichnis.

- Abramowicz, E. 286. 334.  
 Acqua, C. 186. 312.  
 Aderhold, R. 146. 312.  
 Afanassjewa, M. 271. 272. 332.  
 Ahrns, W. 138. 312.  
 Amar, M. 124. 312.  
 André, H. 165. 312.  
 Andrews, F. W. 176. 312.  
 Appel, O. 240. 281. 312.  
 Aristoteles 17. 49. 302. 303.  
 Arnbeck, O. 126. 312.  
 Asarnoy, S. 128. 320.  
 Askenasy, E. 113. 312.  
**Bach, A.** 130. 312.  
 Bachmann, E. 70. 312.  
 — F. 140. 313.  
 Bachrach, E. D. 283. 313.  
 Bächer, J. 138. 313.  
 Baer, C. E. v. XIV. 23. 27f. 61. 313.  
 Bäßler, Fr. 230. 313.  
 Ball, O. M. 248. 250. 313.  
 Bally, W. 215. 313.  
 Barfurth, D. 190.  
 Bannert, O. 159. 313.  
 Baranetzki, J. 92. 313.  
 Bartlett 278. 351.  
 Bary, A. de 190. 313.  
 Bateson, W. 58. 313.  
 Baur, E. 50. 72. 84. 313.  
 Becher, E. 67. 68. 313.  
 Behrens, J. 213. 313.  
 Beinling, E. 227. 239. 313.  
 Benecke, W. 124. 125. 132. 136. 149.  
 313f. 328.  
 Bernbeck, O. 109. 314.  
 Berthold, G. 100. 288. 314.  
 Bertrand, C. 73. 196. 314.  
 Bessenich, K. 57. 214. 229. 314.  
 Beyjerinck, S. 225. 314.  
 Biedermann, W. 139. 314.  
 Biedl, A. 57. 314.  
 Bierberg, W. 162. 284. 314.  
 Bloch, E. 249. 314.  
 Blum, G. 131. 137. 138. 140. 277. 352.  
 Boehm, J. 239. 314.  
 Böning, K. 115. 314.  
 Boerha(a)ve, A. 12.  
 Boirivant, A. 209. 219. 230. 260.  
 265. 314.  
 Bolte, E. 150. 290. 314.  
 Bonnier, G. 244. 314.  
 Bordet, J. 151. 314.  
 Boresch, K. 133. 134. 314.  
 Borge, O. 102. 314.  
 Boysen-Jensen, P. 155. 314f.  
 Brandis, J. D. 226. 315.  
 Branscheidt, P. 258. 315.  
 Braun, K. 266. 315.  
 Brauner, L. 156. 315.  
 Brefeld, O. 88. 174. 189. 190. 228. 315.  
 Bremekamp, C. E. B. 290. 315.  
 Brefeld, Freih. v., 95. 96. 239. 242.  
 315.  
 Brieger, Fr. 95. 120. 282. 315.  
 Brilliant, W. 271. 331.  
 Brown, H. T. 130. 315.  
 Bruchmann, H. 185. 204. 224. 315.  
 Bruck, W. F. 230. 315.  
 Bruhn, W. 102. 103. 315.  
 Brunchorst, J. 285. 315.  
 Buchner, E. 272.  
 Buder, J. 72. 73. 146. 148. 149. 150.  
 164. 240. 287. 315f.  
 Bücher, H. 250. 316.  
 Büsgen, M. 102. 316.  
 Bütschli, O. 32. 316.  
 Burgeff, H. 71. 316.  
 Burgerstein, A. 106. 134. 136. 141.  
 316.  
 Burri, R. 129. 316.  
 Butkewitsch, Wl. 125. 127. 269f. 316.  
 McCallum, W. B. 216. 316.

- Cannon, W. A. 110. 112. 316.  
 Cartesius (s. Descartes).  
 Cholodny, N. 234. 316.  
 Ciesielski, Th. 182. 317.  
 Colin, M. H. 74. 317.  
 Collander, R. 151. 317.  
 Combes, R. 143. 144. 317.  
 Correns, C. 191, 214. 222f. 317.  
 Coßmann, P. N. 22, 317.  
 Costantin, J. 113. 241. 317.  
 Coster, Ch. 165. 317.  
 Cremer, H. 166. 167. 292. 317.  
 Crüger, H. 199. 281. 317.  
 Cuvier, G. 55.  
 Czapek, F. 92. 317.  
 Daniel, L. 73. 74. 317.  
 Danilow, A. N. 69. 318.  
 Darwin, Ch. 17. 95. 102. 161. 163.  
 165. 285. 303. 318.  
 Davis, A. R. 131. 280. 326.  
 Decandolle, A. P. 4.  
 Delage, Y. 78.  
 Descartes, R. 1. 6.  
 Detto, C. 39. 53. 282. 318.  
 Diels, L. 241. 318.  
 Dieudonné, A. 282. 318.  
 Dopuscheg-Uhlár, J. 220. 256. 318.  
 Dostál, R. 121. 266. 267. 318.  
 Mac Dougal, D. T. 234. 318.  
 Drechsel, O. 155. 156. 349 (im Text  
 versehentlich Drexler).  
 Driesch, H. V. VI. X. 17. 23—31  
 (bes. 23f. 27). 37. 39. 43. 45.  
 46. 49. 52. 54. 61. 74. 75. 77. 79.  
 80. 81. 82. 85. 86. 87. 92. 114.  
 116. 157. 171. 173. 176. 184. 189.  
 196. 207. 225. 299. 306. 318f.  
 Dufour, L. 104. 319.  
 Ehrenberg, R. 33. 319.  
 Eichler, A. W. 78. 319.  
 Eisler, R. 20. 319.  
 Elfving, Fr. 124. 250. 319.  
 Eliasberg, P. 271. 331.  
 Engelmann, W. 134. 149. 150. 287. 319  
 Erban, M. 168. 319.  
 Errera, L. 216. 319.  
 Eschenhagen, Fr. 274. 319.  
 Euler, H. v. 128. 129. 272. 320.  
 Ewart, A. J. 115. 320.  
 Faber, F. C. v. 108. 275. 276. 320.  
 Fahrenheit, H. 111. 320.  
 Famintzin, A. 148. 320.  
 Farmer, J. B. 111. 320.  
 Fechner, R. 287. 320.  
 Féher, D. 97. 320.  
 Fernandes, D. S. 273. 320.  
 Figdor, W. 186. 187. 191. 193. 203.  
 240. 320.  
 Fischer, A. 169. 321.  
 Fitting, H. XII. 40. 63. 90. 92. 93. 96.  
 108. 118. 130. 140. 141. 155. 156.  
 159. 162. 243. 276. 278. 279. 284.  
 321.  
 Flaskämper, P. 245. 248. 261. 321.  
 Flieg, O. 270. 321.  
 Francé, R. H. 44. 163. 171. 231. 321.  
 Frank, B. 57. 71. 162. 321f.  
 Freeman, L. 190. 322.  
 Freundlich, F. H. 256. 265. 322.  
 Fruwirth, C. 143. 322.  
 Fuchs, J. 96. 338.  
 Fuhrmann, F. 164. 322.  
 Funke, G. L. 128. 322.  
 Gaidukov, N. 132f. 281. 322.  
 Gain, E. 115. 322.  
 Gaßner, G. 165. 285. 322.  
 Gauchery, P. 245. 322.  
 Geiger, Fr. 165. 322.  
 Geitler, L. 134. 322.  
 Glück, H. 113. 322.  
 Godlewski, E. 270. 323.  
 Goebel, K. 44. 56. 57. 62. 64. 77.  
 87. 89. 90. 99. 101. 102. 104.  
 109. 113. 114. 115. 117. 118. 122.  
 123. 161. 168. 171. 179. 185. 190.  
 191. 193. 202. 204. 207. 211. 212.  
 213. 214. 215. 216. 217. 218. 219.  
 222. 223. 224. 225. 226. 227. 228.  
 229. 236. 244. 285. 303. 323.  
 Goetze, H. 103. 228. 323.  
 Goos, H. 251. 260. 323.  
 Gottschalk, A. 271. 338.  
 Goumy, E. 117. 323.  
 Goy, P. 125. 323.  
 Gradmann, H. 107. 109. 155. 323.  
 Gräser, K. 39. 323.

- Grüß, J. 130. 323.  
 Günthart, A. 46. 324.  
 Gürtler, Fr. 241. 324.  
 Gurwitsch, A. 88. 324.  
 Guttenberg, H. v. 148. 256. 290. 324.  
 Haberlandt, G. 40f. 54. 78. 100. 101.  
 118—121. 130. 193. 199. 202.  
 237. 240. 241. 242. 284. 324f.  
 Haehn, H. 272. 325.  
 Hagen, F. 137. 140. 325.  
 Hansen, A. 90. 198. 199. 202. 217.  
 218. 226. 325.  
 Hansteen-Cranner, B. 111. 116. 325.  
 Hanstein, J. v. 75. 186. 325.  
 Harder, R. 105. 133. 134. 142. 143.  
 287. 325.  
 Harper, R. A. 88. 174. 325.  
 Hartig, R. 115. 196. 205. 325.  
 — Th. 207. 215. 220. 325.  
 Hartmann, E. v. 15. 21. 22. 34. 325.  
 Hauptfleisch, P. 162. 325.  
 Hayduck, F. 272. 325.  
 Hegler, R. 248. 325.  
 Heinricher, E. 102. 223. 246. 283.  
 325f.  
 Heinzius, O., vgl. Mayenburg.  
 Henrici, E. 105. 140. 142. 143. 326.  
 Herbst, C. 57. 99. 146. 187. 326.  
 Hering, F. 208. 326.  
 Hesse, R. 28. 326.  
 Hibbard, R. F. 249. 326.  
 Hildebrand, Fr. 168. 228. 326.  
 Hill, A. W. 237. 326.  
 Hiltner, L. 69. 283. 326.  
 Hoagland, D. R. 131. 280. 326.  
 Höfler, K. 277. 279. 326.  
 Höhnel, F. v. 97. 135. 326f.  
 Hof(f)mann, Fr. 12.  
 Hoffmann, R. 199. 327.  
 Holtermann, C. 234. 235. 327.  
 Hooker, H. D. 151. 327.  
 Horn, T. 138. 327. 346.  
 Hosseus, C. 164. 327.  
 Hoyt, W. D. 153. 327.  
 Huber, Br. 106. 107. 108. 111. 135.  
 141. 327.  
 Iljin, W. S. 106. 107. 108. 132. 137.  
 138. 139. 140. 277. 327.  
 Isaburo-Nagai 224. 327.  
 Iwanoff, L. 140. 271. 327.  
 Jaccard, P. 115. 328.  
 Janse, J. M. 75. 93. 186. 227. 265.  
 328.  
 Jennings, H. S. 103. 147. 149. 153.  
 287. 328.  
 Jodin, H. 117. 328.  
 Johannsen, W. 50. 84. 165. 328.  
 Johansson, D. 320.  
 Jost, L. 38. 52. 57. 93. 99. 117. 118.  
 146. 148. 158. 179. 206. 245. 249.  
 274. 314. 328.  
 Kabus, Br. 240. 281. 328.  
 Kahho, H. 132. 279. 280. 328.  
 Kamering, Z. 106. 328.  
 Kant, J. V. XIV. 1. 8. 9—18. 19. 21.  
 22. 29. 297. 299. 300. 301. 304.  
 305. 329.  
 Karsten, G. 57. 165. 329.  
 Karzel, R. 185. 192. 195. 197. 329.  
 Kaßner, P. 192. 197. 238. 329.  
 Katz, J. 127. 128. 329.  
 Keller, H. 248. 329.  
 Killian, K. 188. 329.  
 Klebs, G. X. 35—44. 47f. 50. 52.  
 53. 74. 76. 81. 84. 88. 101. 102.  
 103. 122. 164. 165. 175. 186. 212.  
 217. 224. 225. 228. 236. 246. 266.  
 267. 274. 291. 303. 329f.  
 Klein, G. 239. 330.  
 — L. 171. 330.  
 Klemm, P. 186. 330.  
 Kniep, H. 100. 143. 165. 166. 188.  
 330. 350.  
 Knight, T. A. 209. 330.  
 Knudson, L. 129. 330.  
 Kny, L. 191. 192. 204. 205. 239. 240.  
 330f.  
 Koch, A. 129. 331.  
 Köhler, P. 189. 190. 228. 237. 331.  
 — Wo. 27. 331.  
 Kohl, G. 57. 115. 331.  
 Kohler, D. 143. 317.  
 Kohnstamm, O. 39. 331.  
 Kolkwitz, R. 144. 331.  
 Kosinski, J. 272. 273. 331.  
 Kostytschew, S. 271. 272. 331f.

- Kotte, W. 120. 152. 332.  
 Krabbe, G. 93. 346.  
 Kraus, K. 207. 258. 332.  
 Kreh, L. 222. 332.  
 Krehl, L. 57. 332.  
 Krieg, A. 205. 262. 332.  
 Kroner, R. 29. 332.  
 Kühn, O. 165. 332.  
 Kümmler, A. 139. 332.  
 Küster, E. IX. 58. 60. 64. 67. 68.  
 72. 80. 98. 104. 118. 171. 179.  
 180. 186. 191. 199. 202. 237. 238.  
 239. 240. 241. 243. 244. 245. 256.  
 332.  
 Kuhn, R. 129. 355.  
 Kullberg, S. 272. 320.  
 Kupper, W. 220. 332.  
 Kusano, S. 153. 332.  
 Kylin, H. 128. 332.  
 Lakon, G. 162. 165. 258. 333.  
 Lamarck, J. B. de 44.  
 Lamprecht, W. 119. 120. 333.  
 Lange, Fr. A. 49. 333.  
 Lapidique, L. 280. 333.  
 Laurin, J. 320.  
 Lebedincev, E. 111. 116. 335.  
 Lee, B. 109. 333.  
 Legrain, E. 68. 353.  
 Leibniz, G. W. v. 1. 5. 8. 9.  
 Leitgeb, H. 100. 137. 140. 333.  
 Lengerken, A. v. 102. 333.  
 Leonhardt, W. 245. 333.  
 Lepeschkin, W. W. 140. 281. 333.  
 Lidforss, B. 152. 333.  
 Liebmann, O. 20. 28. 36. 87. 91. 333.  
 Liese, J. 145. 333f.  
 Lieske, R. 74. 334.  
 Lindemuth, H. 259. 334.  
 Linsbauer, K. 46. 122. 136. 139. 185.  
 192. 194. 203. 205. 286. 334.  
 Livingston, B. E. 112. 137. 334.  
 Lloyd, F. E. 136. 137. 334.  
 Loeb, J. 187. 195. 334.  
 Löffler, Br. 102. 152. 217. 334.  
 Löhr, Th. 210. 252. 259. 334.  
 Loftfield, J. V. G. 137. 334.  
 Lohse, R. 239. 334.  
 Lopriore, G. 182. 185. 188. 192. 334f.
- Lothelier, A. 113. 335.  
 Lotze, H. 21. 36. 335.  
 Ludwigs, K. 122. 335.  
 Lundegårdh, H. 105. 335.  
 MacCallum, W. B., vgl. Callum.  
 MacDougal, vgl. Dougal.  
 MacNab, vgl. Nab.  
 Mäule, C. 206. 282. 335.  
 Magnus, W. 68. 133. 173. 174. 189.  
 238. 241. 246. 281. 335.  
 Maheu, J. 223. 335.  
 Marneli, E. 70. 335.  
 Mann, Br. 186. 213. 335.  
 Markgraf, Fr. 96. 335.  
 Marks, L. H. 283. 335.  
 Maschhaupt, J. G. 132. 278. 335.  
 Mason-Jones, A. J. 115. 320.  
 Massart, J. 78. 95. 186. 187. 188.  
 190. 191. 192. 200. 204. 222. 223.  
 231. 238. 239. 240. 243. 281. 287.  
 335.  
 Mast, S. O. 149. 156. 335.  
 Mathuse, O. 210. 217. 258. 259. 336.  
 Maximow, N. A. 106. 107. 108. 111.  
 116. 132. 277. 336.  
 Mayenburg, O. Heinzius v. 274.  
 336.  
 Mayer, H. 241. 336.  
 Meijere, J. C. H. de 58. 336.  
 Meißner, R. 93. 336.  
 Melchior, H. 95. 98. 336.  
 Mer, E. 104. 336.  
 Metschnikoff, E. 67.  
 Metzner, P. 146. 154. 164. 288. 336.  
 Meurer, R. 130. 278. 279. 336.  
 Meyer, A. 73. 144. 336.  
 — H. 320.  
 Mische, H. 57. 175. 176. 238. 336.  
 Mirande, R. 186. 337.  
 Miyoshi, M. 152. 153. 289. 337.  
 Mohl, H. v. 95. 102. 135. 151. 337.  
 Molisch, H. 138. 144. 152. 154. 165.  
 238. 337.  
 Molliard 102.  
 Montemartini, L. 117. 337.  
 Montfort, C. 108. 337.  
 Morávek, V. 121. 267. 318.  
 Morris, G. H. 130. 315.

- Müller, Arno 105. 337.  
 — Fr. 147. 337.  
 — Fritz 95.  
 — K. 191. 337.  
 — K. O. 152. 157. 337.  
 — N. J. C. 148. 338.  
 — W. 125. 338.  
 Muenscher, W. C. 107. 111. 116. 338.  
 Munk, M. 164. 338.  
 McNab 95.  
 Nadson, G. 134. 338.  
 Naegeli, C. v. 36.  
 Nakano, H. 199. 202. 205. 240. 338.  
 Nathansohn, A. 122. 130. 277. 278.  
 279. 280. 338.  
 Naudin 102.  
 Necker, M. de 222. 338.  
 Neeff, Fr. 88. 205. 206. 254. 255. 256.  
 263. 264. 265. 291. 338.  
 Neger, F. W. 96. 230. 262. 338.  
 Němec, B. 61. 64. 183. 184. 185. 191.  
 193. 204. 230. 231. 243. 267. 284.  
 285. 338.  
 Nestler, A. 284. 338.  
 Neuberg, C. 271. 338.  
 Neubert, L. 250. 338.  
 Nienburg, W. 69. 71. 100. 287. 338.  
 Nikitinsky, J. 125. 339.  
 Niklewski, B. 278. 339.  
 Nilsson-Ehle, H. 58. 339.  
 Noack, K. 72. 127. 129. 160. 161.  
 247. 271. 273. 339.  
 Noll, Fr. 44. 45. 46. 87. 93. 100. 101.  
 121f. 157. 186. 229. 290. 339.  
 Nordhausen, M. 57. 104. 105. 230.  
 285. 339.  
 Obaton, F. 245. 339.  
 Oehlkers, Fr. 159. 160. 340.  
 Oelsner, A. 129. 331.  
 Oger, A. 115. 340.  
 Ohno, N. 92. 340.  
 Oken, L. 61. 303.  
 Olive 87. 174.  
 Oltmanns, Fr. 134. 146. 147. 148.  
 149. 151. 156. 288. 289. 340.  
 Olufsen, L. 281. 340.  
 Oparin, A. 130. 312.  
 Osterhout, W. J. V. 131. 132. 280. 340.  
 Otto, H. 126. 340.  
 Paál, A. 155. 340.  
 Palla, E. 186. 340.  
 Palladin, W. 271. 340.  
 Pantanelli, E. 131. 278. 279. 280. 340.  
 Paracelsus, Th. 8.  
 Pascher, A. 134. 340.  
 Pasteur, L. 271.  
 Patschovsky, N. 125. 244. 340.  
 Pauli, A. 44. 340.  
 Peirce, G. J. 102. 340.  
 Peters, L. 185. 192. 238. 239. 341.  
 Pethybridge, G. H. 245. 341.  
 Du Petit-Thouars 220. 341.  
 Petrashevsky, L. 271. 272. 341.  
 Petterson, A. 320.  
 Pfeffer, W. 34. 35. 50. 59. 66. 80.  
 89. 99. 122. 123. 124. 126. 146.  
 148. 152. 153. 161. 163. 164. 166.  
 167. 168. 169. 170. 171. 179. 213.  
 250. 270. 278. 287. 292. 293. 341.  
 Pfeiffer, H. 96. 341.  
 Pflüger, E. F. W. 44. 341.  
 Pischinger, F. 193. 208. 341.  
 Pjukow, D. 127. 356.  
 Plett, W. 265. 341.  
 Poirault 224.  
 Potts, D. 226.  
 — G. 88. 174. 341.  
 Prantl, K. 182. 183. 341.  
 Prát, S. 107. 341.  
 Prein, R. 249. 342.  
 Prianischnikow, D. 132. 342.  
 Priestley, J. H. 109. 120. 333. 342.  
 Pringsheim, E. 133. 146. 147. 149.  
 153. 154. 155. 156. 157. 229. 243.  
 246. 275. 276. 287. 288. 342.  
 — N. 200. 342.  
 Prowazek, S. 46. 174. 176. 186. 284.  
 342.  
 Prunet, A. 117. 342.  
 Pulst, C. 282. 342.  
 Puriewitsch, K. 272. 342.  
 Raciborski, M. 212. 274. 342.  
 Rádl, E. 15. 56. 342.  
 Rahn, O. 125. 342.  
 Ramann, E. 143. 342.  
 Rasch, W. 112. 342.



- Rechinger, C. 199. 342.  
 Reed, E. 195. 343.  
 Regel, F. 226. 343.  
 Reiche, H. 242. 343.  
 Reichert, K. 164. 343.  
 Reimarus, H. S. 5. 8. 9. 12. 343.  
 Reinke, J. 15. 34. 47f. 52. 95. 343.  
 Renner, O. 108. 343.  
 Reuber, A. 185. 198. 343.  
 Rexhausen, L. 71. 343.  
 Rhea, M. W. 106. 343.  
 Richter, A. 222. 229. 244. 274. 243.  
 — A. v. 133. 343.  
 — O. 119. 343.  
 Ricôme, H. 229. 343.  
 Riede, W. 45. 114. 226. 343.  
 Riehm, E. 217. 227. 259. 344.  
 Ringel-Suessenguth, M. 247. 344.  
 Rippel, A. 109. 110. 111. 116. 144. 344.  
 Ritter, G. 284. 344.  
 Rohrer, G. 208. 344.  
 Romell, L. G. 165. 344.  
 Rosing, M. 137. 344.  
 Rothe, G. 265. 344.  
 Rothert, W. 153. 155. 157. 344.  
 Roux, W. 28. 32. 51f. 54. 76. 82—85.  
 305f. 344.  
 Rudan, B. 240. 344.  
 Rübel, E. 106. 111. 344.  
 Ruge, G. 244. 344.  
 Ruhland, W. XVII. 132. 136. 140.  
 276. 278. 345.  
 Sachs, J. 75. 89. 103. 134. 205. 213.  
 219. 220. 230. 345.  
 Sande Bakhuisen, H. L. vande 93. 345.  
 Saunders, E. 58. 345.  
 Sauvageau, C. 134. 241. 345.  
 Schaxel, J. 29. 345.  
 Schelling, Fr. W. v. 303.  
 Scheloumow, A. 271. 331.  
 Schenck, H. 113. 151. 233. 345.  
 Schilberszky, K. 253. 345.  
 Schilling, E. 197. 242. 345.  
 Schindler, B. 133. 281. 335. 345.  
 Schleiden, M. J. 124.  
 Schlumberger, O. 203. 251. 253. 345.  
 Schmid, G. 287. 346.  
 Schmidt, Alfr. 134f. 346.  
 Schmidt, Arn. 134. 135. 346.  
 — E. 73. 336.  
 Schmitt, E. M. 159. 160. 346.  
 Schopenhauer, A. 15. 26. 346.  
 Schostakowitsch, W. 214. 222. 223.  
 346.  
 Schramm, R. 104. 346.  
 Schröder, H. 138. 346.  
 Schulte, W. 259. 346.  
 Schultz, J. 23. 32. 39. 346.  
 Schulz, H. 159. 160. 346.  
 Schumacher, M. 57. 346.  
 Schuster, W. 104. 105. 111. 249. 255.  
 256. 259. 346.  
 Schwarz, M. 216. 346.  
 Schweidler, E. 166. 167. 292. 346.  
 Schwendener, S. 93. 135. 346.  
 Schwieker, F. 160. 346.  
 Scücs, J. 132. 346.  
 Seidel, K. 152. 347.  
 Sella 280.  
 Semon, R. 169. 347.  
 Senn, G. 147. 148. 153. 286. 347.  
 Setchell, W. A. 188. 347.  
 Seubert, E. 155. 347.  
 Severini 280.  
 Shibata, K. 68. 152. 287. 347.  
 Shoemaker 192. 347.  
 Shreve, E. B. 112. 136. 347.  
 Shull, G. H. 58. 347.  
 Sierp, H. 93. 151. 347.  
 Sigwart, Chr. 19. 20. 35. 37. 347.  
 Simon, S. 72. 90. 92. 165. 183. 184.  
 199. 200. 201. 203. 210. 211. 240.  
 255. 256. 258. 262. 265. 291. 347f.  
 Snell, K. 117. 348.  
 Snow, R. 155. 348.  
 Sobotka, H. 129. 355.  
 Söding, H. 121. 348.  
 Sonntag, P. 115. 348.  
 Sorauer, P. 255. 348.  
 Späth, H. 165. 348.  
 Spalding, V. M. 285. 348.  
 Sperlich, A. 166. 167. 290. 292. 346. 348.  
 Staehelin, M. 125. 348.  
 Stahl, E. 71. 100. 114. 124. 126.  
 143. 146. 147. 168. 169. 200. 244.  
 286. 288. 290. 291. 348f.

- Stahl, G. E. 8. 12.  
 Stälfelt, M. G. 105. 112. 165. 349.  
 Stark, P. 151. 155. 156. 285. 349.  
 Starling, E. H. 57. 118. 349.  
 Steinberger, A.-L. 137. 138. 141. 349.  
 Stiles, W. 131, 280. 349.  
 Stingl, G. 203. 227. 349.  
 Stocker, O. 106. 108. 109. 110. 113. 350.  
 Stoll, R. 199. 350.  
 Stoppel, R. 50. 166. 167. 168. 169.  
 170. 292. 294. 350.  
 Strasburger, E. 146. 147. 148. 151.  
 287. 350.  
 Swart, N. 143. 350.  
 Tangl, E. 284. 350.  
 Thomas, J. 245. 350.  
 Van Tieghem, Ph. 88. 174. 228. 350.  
 Thielmann, M. 140. 327.  
 Tittmann, H. 75. 197. 199. 237. 239. 350.  
 Tobler, F. 69. 70. 175. 176. 188. 237. 350f.  
 Tollens, B. 143. 351.  
 Tomita, M. 129. 351.  
 Townsend, Ch. O. 186. 351.  
 Treboux, O. 69. 351.  
 Trécul, A. 218. 351.  
 Treitel, O. 151. 351.  
 Treviranus, G. R. 287. 351.  
 Tröndle, A. 140. 156. 281. 351.  
 Troll, W. 63. 161. 351.  
 True 278. 351.  
 Trülzsch, O. 250. 351.  
 Trumpf, C. 294. 350.  
 Tucker, G. M. 143. 351.  
 Turesson, G. 104. 351.  
 Turner, Th. W. 116. 351.  
 Uexküll, J. v. 28. 38. 41. 351.  
 Ugglas, B. af 272. 320.  
 Uhlehl, Vl. 164. 287. 352.  
 Ungerer, E. 15. 23. 37. 42. 56. 305. 352.  
 Ursprung, A. 131, 137. 138. 140.  
 165. 277. 352.  
 Vesque 104. 352.  
 Vöchting, H. 54. 56. 66. 67. 71. 72.  
 73. 88. 89. 90. 95. 98. 99. 102.  
 103. 118. 159. 196. 197. 202. 205.  
 209. 210f. 213. 216. 218. 219. 222.  
 224. 225. 230. 236. 239. 240. 242.  
 243. 247. 248. 249. 251. 252. 253.  
 Vöchting, H. 256. 257. 258. 259. 261.  
 264. 265. 291. 352.  
 Volkens, G. 50. 113. 165. 353.  
 Voß, W. 205. 353.  
 Vrgoč, A. 96. 353.  
 Vries, H. de 162. 217. 238. 353.  
 Vuillemin, P. 68. 353.  
 Wacker, H. 96. 353.  
 Wagner, A. 44. 195. 208. 217. 353.  
 Wakker, J. H. 217. 227. 236. 353.  
 Walter, H. 279. 353.  
 Weber, Fr. 119. 120. 136. 139. 165.  
 242. 253.  
 Wehmer, C. 124. 143. 268. 354.  
 Weir, J. R. 189. 228. 354.  
 Went, F. A. F. C. 127. 354.  
 Westerdijk, J. 223. 354.  
 Wettstein, R. v. 44. 354.  
 Weyland, H. 71. 354.  
 Wiedersheim, W. 248. 354.  
 Wiesner, J. v. 101. 104. 148f. 159.  
 243. 289. 354.  
 Wiggans, R. G. 138. 354.  
 Wildt, W. 248. 354.  
 Willmann, J. J. 127. 354.  
 Willstätter, R. 129. 355.  
 Winkler, A. 282. 355.  
 — H. 72. 78. 80. 87. 99. 100. 102.  
 117. 171. 179. 180. 186. 187. 203.  
 210. 227. 228. 252. 253. 259. 355.  
 Wißmann, H. 158. 328.  
 Wolff, Casp. Fr. 33.  
 — Chr. 1—5. 8. 9. 355.  
 — G. 28. 44. 355.  
 Wortmann, J. 126. 250. 288. 355.  
 Wulff, E. 100. 187. 355.  
 Wundt, W. 20. 355f.  
 Wurmser, R. 132. 356.  
 Zabel, N. 217. 356.  
 Zалenski, W. 110. 356.  
 Zaleski, W. 127. 271. 356.  
 Zeidler, J. 113. 356.  
 Ziegenspeck, H. 123. 238. 356.  
 Zielstorff, W. 143. 322.  
 Zimmermann, W. 90. 100. 158. 188.  
 222. 242. 290. 356.  
 Zumstein, H. 130. 356.

**Monographien aus dem Gesamtgebiet  
der Physiologie der Pflanzen und der Tiere**

Herausgegeben von **M. Gildemeister**, Leipzig; **R. Goldschmidt**, Berlin;  
**C. Neuberg**, Berlin; **J. Parnas**, Lemberg; **W. Ruhland**, Leipzig

- Erster Band: **Die Wasserstoffionen-Konzentration**, ihre Bedeutung für die Biologie und die Methoden ihrer Messung. Von Dr. **Leonor Michaelis**, a. o. Professor an der Universität Berlin. Zweite, völlig umgearbeitete Auflage. In drei Teilen.  
Teil I: **Die theoretischen Grundlagen**. Mit 32 Textabbildungen. XI, 262 Seiten. 1922. Unveränderter Neudruck. 1923. Gebunden RM 11.—  
Teil II: **Methodik**. In Vorbereitung  
Teil III: **Physiologie**. In Vorbereitung
- Zweiter Band: **Die Narkose** in ihrer Bedeutung für die allgemeine Physiologie. Von **Hans Winterstein**, Professor der Physiologie und Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Rostock. Zweite, umgearbeitete Auflage. Mit 8 Abbildungen. X, 474 Seiten. 1926. RM 28.50; gebunden RM 29.70
- Dritter Band: **Die biogenen Amine** und ihre Bedeutung für die Physiologie und Pathologie des pflanzlichen und tierischen Stoffwechsels. Von **M. Guggenheim**. Zweite, umgearbeitete und vermehrte Auflage. VIII, 474 Seiten. 1924. RM 20.—; gebunden RM 21.—
- Vierter Band: **Elektrophysiologie der Pflanzen**. Von Dr. **Kurt Stern** in Frankfurt a. M. Mit 32 Abbildungen. VII, 219 Seiten. 1924. RM 11.—; gebunden RM 12.—
- Fünfter Band: **Anatomie und Physiologie der Capillaren**. Von **August Krogh**, Professor der Zoophysiologie an der Universität Kopenhagen. In deutscher Übersetzung von Prof. Dr. **U. Ebbecke** in Göttingen. Mit 51 Abbildungen. XII, 232 Seiten. 1924. RM 12.—
- Sechster Band: **Körperstellung**. Experimentell-physiologische Untersuchungen über die einzelnen bei der Körperstellung in Tätigkeit tretenden Reflexe, über ihr Zusammenwirken und ihre Störungen. Von **R. Magnus**, Professor an der Reichsuniversität Utrecht. Mit 263 Abbildungen. XIII, 740 Seiten. 1924. RM 27.—; gebunden RM 28.50
- Siebenter Band: **Kolloidchemie des Protoplasmas**. Von Dr. **W. Lepeschkin**, früher Professor der Pflanzenphysiologie an der Universität Kasan, jetzt Professor in Prag. Mit 22 Abbildungen. XI, 228 Seiten. 1924. RM 9.—
- Achter Band: **Pflanzenatmung**. Von Dr. **S. Kostytschew**, ord. Mitglied der Russischen Akademie der Wissenschaften, Professor der Universität Leningrad. Mit 10 Abbildungen. VI, 152 Seiten. 1924. RM 6.60; gebunden RM 7.50
- Neunter Band: **Körper- und Keimzellen**. Von **Jürgen W. Harms**, Professor an der Universität Tübingen. Mit 309 darunter auch farbigen Abbildungen. Erster Teil: X, 516 Seiten. Zweiter Teil: IV, 508 Seiten. 1926. Jeder Teil RM 33.—; gebunden RM 34.50  
Beide Teile werden nur zusammen abgegeben.
- Elfter Band: **Das Problem der Zellteilung, physiologisch betrachtet**. Von **Alexander Gurwitsch**, Professor der Histologie an der Ersten Universität in Moskau. Unter Mitwirkung von **Lydia Gurwitsch**. Mit 74 Abbildungen. VIII, 222 Seiten. 1926. RM 16.50; gebunden RM 18.—

**Synthese der Zellbausteine in Pflanze und Tier.** Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Wechselbeziehungen der gesamten Organismenwelt. Von **Emil Abderhalden**, o. ö. Professor und Direktor des Physiologischen Institutes der Universität Halle a. S. Zweite, vollständig neu verfaßte Auflage. V, 61 Seiten. 1924. RM 2.40

---

**Allgemeine Physiologie.** Eine systematische Darstellung der Grundlagen sowie der allgemeinen Ergebnisse und Probleme der Lehre vom tierischen und pflanzlichen Leben. Von **A. von Tschermak**.

Erster Band: **Grundlagen der allgemeinen Physiologie.**

1. Teil: Allgemeine Charakteristik des Lebens, physikalische und chemische Beschaffenheit der lebenden Substanz. Mit 12 Textabbildungen. IX, 281 Seiten. 1916. (*Dieser 1. Teil ist einzeln nicht mehr lieferbar.*)

2. Teil: Morphologische Eigenschaften der lebenden Substanz und Zellularphysiologie. Mit 109 Textabbildungen. XIV, 515 Seiten. 1924. RM 30.—

(*Für diese beiden Teile ist eine Einbanddecke hergestellt, die zum Preise von RM 2.— vom Verlag bezogen werden kann.*)

*Gleichzeitig sind die noch vorhandenen Exemplare des 1. Teiles des ersten Bandes mit dem 2. Teile zu einem gebundenen Bande vereinigt unter dem Titel:*

Erster Band: **Grundlagen der allgemeinen Physiologie.** Mit 122 Textabbildungen. XIV, 796 Seiten. 1924. Gebunden RM 48.—

---

**Lehrbuch der Pflanzenphysiologie.** Von Dr. **S. Kostytschew**, ordentliches Mitglied der Russischen Akademie der Wissenschaften, Professor der Universität Leningrad. Erster Band: **Chemische Physiologie.** Mit 44 Textabbildungen. VIII, 568 Seiten. 1925.

RM 27.—; gebunden RM 28.50

---

**Lehrbuch der Pflanzenphysiologie** auf physikalisch-chemischer Grundlage. Von Dr. **W. Lepeschkin**, früher o. ö. Professor der Pflanzenphysiologie an der Universität Kasan, jetzt Professor in Prag. Mit 141 Abbildungen. VI, 297 Seiten. 1925. RM 15.—; gebunden RM 16.50

---

**Gesammelte Abhandlungen zur Vererbungswissenschaft aus periodischen Schriften 1899—1924.** Von **Carl Correns**. Mit 128 Textfiguren, 4 Tafeln und einem Bildnis nach einer Radierung von Hans Meid. (Zum 60. Geburtstag von Geheimrat Professor Dr. phil. et. med. C. E. Correns, herausgegeben von der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft.) IX, 1299 Seiten. 1924. RM 96.—

---

**Ergebnisse der Biologie.** Herausgegeben von **K. von Frisch**, München, **R. Goldschmidt**, Berlin-Dahlem, **W. Ruhland**, Leipzig, **H. Winterstein**, Rostock. Erster Band. Mit 130 zum Teil farbigen Abbildungen. VIII, 670 Seiten. 1926. RM 36.—; gebunden RM 38.40

Aus dem Inhalt:

W. Biedermann-Jena, Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. F. Bachmann-Leipzig, Das Saftsteigen der Pflanzen. H. Kaho-Dorpat, Das Verhalten der Pflanzenzellen gegen Salze. D. N. Prianischnikow-Moskau, Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen. D. Katz-Rostock, Sozialpsychologie der Vögel. H. Wachs-Rostock, Die Wanderungen der Vögel.

**Gregor Johann Mendel.** Leben, Werk und Wirkung. Von Dr. **Hugo Iltis** in Brünn. Herausgegeben mit Unterstützung des Ministeriums für Schulwesen und Volkskultur in Prag. Mit 59 Abbildungen im Text und 12 Tafeln. VII, 426 Seiten. 1924.

RM 15.— gebunden RM 16.80

---

**Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie.** Von Dr. **A. Meyer**, Privatdozent an der Universität Hamburg. Mit 3 Textabbildungen. VII, 290 Seiten. 1926.

RM 18.—

---

**Formen und Kräfte in der lebendigen Natur.** Beitrag VII zur synthetischen Morphologie. Von Prof. Dr. **Martin Heidenhain**, Vorstand des Anatomischen Instituts zu Tübingen. Mit 22 Abbildungen. („Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen“, herausgeg. von Wilh. Roux, Heft XXXII.) VI, 136 Seiten. 1923.

RM 5.60

---

**Begriff und Bedeutung des Zufalls im organischen Geschehen.** Von Dr. **Günther Just**, Privatdozent an der Universität Greifswald. Mit 3 Abbildungen. 26 Seiten. 1925.

RM 1.50

---

**Biologie und Philosophie.** Von **Max Hartmann**. (Öffentlicher Vortrag, gehalten in der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften, Berlin, am 17. Dezember 1924.) 53 Seiten. 1925.

RM 2.40

---

**Theoretische Biologie** vom Standpunkt der Irreversibilität des elementaren Lebensvorganges. Von Professor Dr. **Rudolf Ehrenberg**, Privatdozent für Physiologie an der Universität Göttingen. VI, 348 Seiten. 1923.

RM 9.—

---

**Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte.** Eine finale Erklärung embryonaler und verwandter Gebilde und Vorgänge. Von **Karl Peter**, Greifswald. Mit 55 Textfiguren. X, 323 Seiten. 1920.

RM 10.—

---

**Immanuel Kant** und seine Bedeutung für die Naturforschung der Gegenwart. Von **Johannes von Kries**, Professor der Physiologie zu Freiburg i. Br. IV, 127 Seiten. 1924.

RM 3.90

---

**Allgemeine Erkenntnislehre.** Von Dr. **Moritz Schlick**, o. ö. Professor der Philosophie, Vorsteher des Philosophischen Instituts der Universität Wien. Zweite Auflage. (»Naturwissenschaftliche Monographien und Lehrbücher«, herausgegeben von der Schriftleitung der »Naturwissenschaften«, Erster Band.) IX, 375 Seiten. 1925.

RM 18.—; gebunden RM 19.20

**Biologische Studienbücher.** Herausgegeben von Professor Dr. **Walther Schoenichen**, Berlin.

Band 1: **Praktische Übungen zur Vererbungslehre** für Studierende, Ärzte und Lehrer. In Anlehnung an den Lehrplan des Erbkundlichen Seminars von Professor Dr. Heinrich Poll. Von Dr. **Günther Just**, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem. Mit 37 Abbildungen im Text. 88 Seiten. 1923.

RM 3.50; gebunden RM 5.—

Band 2: **Biologie der Blütenpflanzen.** Eine Einführung an der Hand mikroskopischer Übungen. Von Professor Dr. **Walther Schoenichen**. Mit 306 Original-Abbildungen. 216 Seiten. 1924.

RM 6.60; gebunden RM 8.—

Band 3: **Biologie der Schmetterlinge.** Von Dr. **Martin Hering**, Vorsteher der Lepidopteren-Abteilung am Zoologischen Museum der Universität Berlin. Mit 82 Textabbildungen und 13 Tafeln. VI, 480 Seiten. 1926. RM. 18.—; gebunden RM. 19.50

Band 4: **Kleines Praktikum der Vegetationskunde.** Von Dr. **Friedrich Markgraf**, Assistent am Botanischen Museum Berlin Dahlem. Mit 31 Abbildungen VI, 64 Seiten. 1926.

Gebunden RM 5.40.

Weitere Bände sind in Vorbereitung bzw. unter der Presse.

**Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie.** Herausgegeben von

F. Baltzer-Bern, W. Benecke-Münster, A. Benninghoff-Kiel, P. Buchner-Greifswald, W. v. Buddenbrock-Kiel, C. Elze-Rostock, A. Ernst-Zürich, A. Fischel-Wien, K. v. Frisch-München, R. Goldschmidt-Berlin, H. v. Guttenberg-Rostock, V. Haecker-Halle a. S., W. Harms-Tübingen, M. Hartmann-Berlin, C. Heider-Berlin, C. Herbst-Heidelberg, R. v. Hertwig-München, R. Hesse-Bonn, R. Heymons-Berlin. H. Jordan-Utrecht, E. Kallius-Heidelberg, S. Kostytschew-Leningrad, A. Kühn-Göttingen, K. Linsbauer-Graz, H. Lohmann-Hamburg, W. v. Möllendorff-Kiel, J. Meisenheimer-Leipzig, K. Peter-Greifswald, H. Petersen-Würzburg, E. Pringsheim-Prag, L. Rhumbler-Hann.-Münden, B. Romeis-München, W. Ruhland-Leipzig, P. Schulze-Rostock, H. Spemann-Freiburg, A. Steuer-Innsbruck, G. Tischler-Kiel, O. Vogt-Berlin, W. Vogt-München, F. Wassermann-München, E. Weinland-Erlangen, F. v. Wettstein-Göttingen, H. Winkler-Hamburg, H. Winterstein-Rostock, R. Woltereck-Leipzig.

Abteilung A. **Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere.**

Redigiert von P. Buchner-Greifswald und P. Schulze-Rostock.

Abteilung B. **Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische**

**Anatomie.** Fortsetzung des Schultze-Waldeyer-Hertwigschen Archivs für mikroskopische Anatomie und der Zeitschrift für Zellen- und Gewebelehre. Redigiert von R. Goldschmidt-Berlin und W. von Möllendorff-Kiel.

Abteilung C. **Zeitschrift für vergleichende Physiologie.** Redigiert von K. v. Frisch-München und A. Kühn-Göttingen.

Abteilung D. **Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen,** Organ für die gesamte kausale Morphologie. Redigiert von H. Spemann-Freiburg i. B., W. Vogt-München und B. Romeis-München.

Abteilung E. **Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.** Unter Mitwirkung von W. Benecke-Münster, A. Ernst-Zürich, H. von Guttenberg-Rostock, S. Kostytschew-Leningrad, K. Linsbauer-Graz, E. Pringsheim-Prag, G. Tischler-Kiel, F. v. Wettstein-Göttingen. Herausgegeben von Wilhelm Ruhland-Leipzig und Hans Winkler-Hamburg.

*Jede Abteilung der Zeitschrift erscheint in zwanglosen, einzeln berechneten Heften, die zu Bänden von 40 bis 50 Bogen Umfang vereinigt werden.*

*Abnehmer von drei gleichzeitig bezogenen Abteilungen erhalten einen Nachlaß von 10%*