

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess

und

Dr. E. Selenka

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Jährlich 24 Nummern von je 2 Bogen. Preis des Jahrgangs 16 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

I. Jahrg.

30. Juni 1881.

Nr. 6.

Inhalt: **Darwin**, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. — **Adler**, Ueber den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen. — **Spengel**, Die Orthonectiden. — **Tornöe** und **Collett**, Die norwegische Nordmeer-Expedition 1876—1878. — **Rollett**, Ueber die Wirkung, welche Salze und Zucker auf die roten Blutkörperchen ausüben. — **Romiti**, Vorlesungen über Embryogenie. — **Rosenthal**, Altes und Neues über Atembewegungen (Fortsetzung). — **Smith**, Die Temperatur des gereizten Säugetiermuskels.

Charles Darwin (mit Unterstützung von **Francis Darwin**),
Das Bewegungsvermögen der Pflanzen.

Aus dem Englischen übersetzt von J. Victor Carus.

8^o. 506 S. mit 196 Holzschnitten. Stuttgart 1881. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E Koch).

Zu den rätselvollsten Vorgängen im Leben der Pflanzen gehörten bisher die geotropischen und die heliotropischen Erscheinungen; nicht als ob es an Arbeiten auf diesem schwierigen Gebiete der Pflanzenphysiologie gemangelt hätte: vielmehr haben gerade die bedeutendsten Kräfte — von neueren mögen nur Hofmeister, Sachs, Wiesner, Frank genannt sein — sich an diesen Problemen versucht; sondern das Unbefriedigende aller gewonnenen Ergebnisse lag in dem Umstande, dass ein gemeinsamer Gesichtspunkt nicht gefunden werden konnte, von dem aus die mannigfachen durch Heliotropismus und Geotropismus hervorgerufenen Bewegungen hätten erklärt werden können. Es war nicht möglich, die Gründe anzugeben für das nicht selten entgegengesetzte Verhalten verschiedener Pflanzen oder verschiedener Pflanzenteile, ja selbst der gleichnamigen Organe einer und derselben Pflanze in verschiedenen Entwicklungszuständen gegenüber der gleichen Einwirkung des Lichts oder der Gravitation. Es gelang nicht einmal, z. B. verschiedene geotropische Bewegungen, etwa das

Abwärtswachsen der Hauptwurzeln und das Aufwärtswachsen der Stengel als Modificationen eines und desselben Principis zu erkennen, viel weniger konnte man versuchen, Heliotropismus und Geotropismus auf eine gemeinsame Grundlage zurückzuführen.

Der Lösung dieser Aufgabe und im Anschluss daran einer ganzen Reihe anderer wichtiger und interessanter Fragen, bringt uns das vorliegende Buch um einen bedeutenden Schritt näher, das sich durch Scharfsinn und Sorgfalt in der Methode der Untersuchung, durch Fülle des beigebrachten Materials, Vorsicht der gezogenen Schlüsse und überzeugende Einfachheit in der Darstellung den früheren Leistungen Ch. Darwin's ebenbürtig anreicht. Das Werk hat zum Zweck, „mehrere große Gruppen von Bewegungserscheinungen, welche bei beinahe allen Pflanzen gemeinsam vorkommen, zu beschreiben und mit einander in Verbindung zu bringen“, insbesondere zu zeigen, dass diese Bewegungen nur Modificationen einer bei den Pflanzen allgemein verbreiteten Grundbewegung sind.

Die besprochenen Gruppen von Bewegungen sind: Nutation, Epinastie und Hyponastie, Winden von Stämmen und Ranken, die sogenannten Schlafbewegungen der Blätter, Heliotropismus und Geotropismus.

Die allgemein verbreitete Grundbewegung der Organe höherer Pflanzen wird von den Verff. Circumnutation genannt, und ist dasselbe, was Sachs für die bis dahin beobachteten Fälle als rotierende oder revolute Nutation bezeichnete¹⁾. Der erste Teil des Werks beschäftigt sich nun mit dem Nachweise, dass die Circumnutation bei den verschiedensten Pflanzen und an deren verschiedensten Organen zur Geltung kommt, allerdings oft in sehr unmerklicher Weise, so dass es besonderer, hier nicht näher zu beschreibender Methoden zu ihrer Beobachtung bedurfte. Es wird im 1. und 2. Kapitel der Beweis erbracht, dass Wurzeln, epikotyle und hypokotyle Glieder, sowie die Kotyledonen von Keimpflanzen circumnutirende Bewegungen zeigen. Eine Reihe interessanter Beobachtungen findet sich über die Circumnutation der Hypokotyle resp. Epikotyle dikotyledoner Keimlinge, bei welchen diese Organe bekanntlich bogenförmig ge-

1) Es ist die Eigentümlichkeit wachsender Pflanzenteile, dass innerhalb kürzerer Zeiträume das Wachstum in der wachsenden Zone nicht gleichmäßig an allen Punkten fortschreitet, sondern immer parallel der Wachstumsaxe eine Partie des stärksten Wachstums vorhanden ist, welche aber nach und nach alle Seiten der wachsenden Zone einmal einnimmt. Bei wachsenden Stengeln bringt in Folge dessen der jedesmal im stärksten Wachstum begriffene Längsstreifen eine Krümmung der Spitze nach der entgegengesetzten Seite zu Stande, und wegen des Fortrückens jenes im stärksten Wachstum begriffenen Längsstreifens beschreibt die Spitze eine Anzahl von Kreisen, oder genauer eine Spirale von unregelmäßig elliptischem oder ovalem Querschnitt. Diese Art zu wachsen wird Circumnutation genannt.

krümmt, das Knöspchen nach unten gewandt, den Erdboden durchbrechen; es wird gezeigt, wie das Hervorbrechen aus der Erde durch diese und einige andere näher beschriebene Einrichtungen wesentlich gefördert wird. Ganz besonders interessant ist die im 3. Kapitel besprochene Tatsache, dass die äusserste Spitze der Wurzel in einer Länge von etwa 1—1,5 mm. gegen Berührung, Aetzmittel und Unterschiede in der Feuchtigkeit der Umgebung empfindlich, und den empfangenen Reiz auf ältere Partien zu übertragen im Stande ist, in welchen sodann eine entsprechende Krümmung eintritt. Wenn die Wurzelspitze durch die Berührung eines harten Gegenstands einen Reiz erfährt, so führt die oberhalb gelegene krümmungsfähige Zone der Wurzel eine Krümmung in der Richtung von diesem Gegenstande hinweg aus; die Wurzel ist auf diese Weise in der Lage, Hindernissen aus dem Wege zu gehen, ja sogar, wie Versuche ergaben, zwischen zwei Gegenständen von größerer und geringerer Härte zu unterscheiden; sie ist somit ausgerüstet, indem sie bei der Circumnutation gewissermaßen umhertastet, im Erdboden den Weg des geringsten Widerstands ausfindig zu machen. Aeltere, aber noch im Wachstum begriffene Partien der Wurzel reagiren bei Berührung entgegengesetzt, indem sie sich nach dem berührenden Gegenstande hin krümmen. Nimmt die Wurzelspitze einen Ueberschuss von Feuchtigkeit wahr, so wird eine obere Region veranlasst, sich nach dieser Seite hin zu biegen.

Die Circumnutation ist nicht auf die Organe der Keimpflanze beschränkt, sondern sämtliche Teile an jeder Pflanze sind, solange sie zu wachsen fortfahren, — einige Teile, welche mit Polstern versehen sind, auch nachdem sie zu wachsen aufgehört haben —, in fortwährender circumnutirender Bewegung. Dies ist im 4. Kapitel für Stämme, Ausläufer, Blütenstengel und Blätter nachgewiesen; die letzteren bewegen sich hauptsächlich in einer senkrechten Ebene, ihre Spitzen beschreiben schmale Ellipsen. Im Allgemeinen erheben sich die Blätter am Abend und senken sich am Morgen (hierbei ist indessen die eigentliche Schlafbewegung nicht mit in Betracht gezogen).

Ist sonach die allgemeine Verbreitung der circumnutirenden Bewegung nachgewiesen (deren tiefere Ursachen wir allerdings nicht kennen), so beschäftigt sich der zweite Hauptteil des Werkes damit, die Modificationen dieser Bewegung zu studiren. Dieselben können in zwei Unterklassen abgeteilt werden; in der einen derselben hängt die Modification von inneren oder constitutionellen, uns unbekanntem Ursachen ab, und ist von äußeren Bedingungen unabhängig, in der zweiten hängt sie in großer Ausdehnung von äußeren Einflüssen ab, so von täglichen Aenderungen des Lichts und der Dunkelheit, oder des Lichts allein, der Temperatur oder der Anziehung der Schwerkraft. Es ist bei der Besprechung der hieher gehörigen Erscheinungen immer das Hauptgewicht auf den Nachweis gelegt, dass die betreffende Bewegung wirklich aus Circumnutation hervorgeht und

von ihr nicht wesentlich verschieden ist. Dieser Beweis wird dadurch geliefert, dass die Verff. zeigen, wie die betreffenden besondern Bewegungen allmählich in gewöhnliche Circumnutation übergehen, wenn die Ursache, welche die besondere Bewegung hervorruft, in schwächerem Grade wirkt.

Zu den Modificationen der Circumnutation aus inneren Ursachen gehört die Bewegung der kletternden Pflanzen, die Epinastie und die Hyponastie. Die Bewegungen der Kletterpflanzen und der Ranken, die durch Ch. Darwin und andere schon früher genauer studirt worden sind, unterscheiden sich von der gewöhnlichen Circumnutation nur durch Regelmäßigkeit und größere Amplitude der Schwingungen. Die Epinastie (d. i. stärkeres Längenwachstum der oberen Seite eines Organs aus inneren Ursachen, wodurch dasselbe veranlasst wird, sich abwärts zu biegen) und Hyponastie (der umgekehrte Vorgang) sind das Resultat einer modificirten Form der Circumnutation, denn es bewegt sich ein Organ unter dem Einfluss der Epinastie nicht allgemein in einer geraden Linie abwärts, oder unter dem Einfluss der Hyponastie gradlinig aufwärts, sondern es bewegt sich aufwärts und abwärts mit etwas seitlicher Schwankung. Epinastie, die schon früher z. B. bei den sich entfaltenden Blättern der Knospen beobachtet wurde, und Hyponastie scheinen sehr häufige Erscheinungen zu sein.

Von Modificationen aus äußeren Ursachen werden ausführlich behandelt die Schlafbewegungen der Blätter (hier nyktitropische Bewegungen genannt), ferner der Heliotropismus und der Geotropismus.

Unter Nyktitropismus verstehen die Verff. diejenigen Bewegungen von Blättern oder Blättchen, bei denen sich letztere in der Nacht vertical aufwärts oder abwärts stellen, oder wenigstens 60° über oder unter den Horizont zu stehen kommen. Nyktitropische Bewegungen kommen an Kotyledonen und Laubblättern vor und werden entweder durch Vermittlung von Polstern ausgeführt, welche, wie Pfeffer gezeigt hat, abwechselnd auf entgegengesetzten Seiten stärker turgesciren, oder durch vermehrtes Wachstum der einen Seite des Blatts oder der Mittelrippe entlang, und dann auf der entgegengesetzten Seite, wie dies Batalin bewies. Da aber auch dem vermehrten Wachstum eine erhöhte Turgescenz der Zellen vorausgeht, so sind diese beiden Fälle nicht wesentlich von einander verschieden.

Im allgemeinen scheint die Erscheinung des Nyktitropismus an Kotyledonen häufiger vorzukommen, als an Laubblättern; bei letzteren wurde sie in 69 Gattungen wahrgenommen und zwar trat bei 37 derselben nachts Erhebung, bei 32 eine Senkung der Spreiten ein. Von den untersuchten Kotyledonen schliefen solche von Arten aus 30 verschiedenen Gattungen. Die Schlafbewegungen der Laubblätter sind oft äußerst complicirt, indem sie nicht nur in Hebungen, resp.

Senkungen, sondern oft auch in Vorwärts- oder Rückwärtsbewegungen und Rotationen der Blätter und Blättchen um die eigene Axe bestehen. Rechnet man dazu die große Mannigfaltigkeit der nyktitropischen Bewegungen selbst bei nahe verwandten Pflanzen, so kann man kaum daran zweifeln, dass so eigentümliche Einrichtungen für die Pflanze von Nutzen sein müssen. In der Tat wiesen die Verff. nach, dass in kühlen Nächten solche Blätter normal schlafender Gewächse, die künstlich am Schlafen verhindert waren, mehr durch die Strahlung litten, als diejenigen Blätter derselben Pflanze, denen das Schlafen gestattet wurde; daraus geht hervor, dass der Zweck der nyktitropischen Bewegungen der ist, die Blätter, und zwar vor allem deren Oberseiten, vor der Strahlung während der Nacht zu schützen; es wird durch jene Bewegungen der Blätter, Blättchen und Blattstiele die der Strahlung ausgesetzte Oberfläche der Pflanze bedeutend verkleinert und nicht selten das ganze Aussehen der Pflanze in merkwürdiger Weise verändert.

Als eine Abänderung der Circumnutation, die in ihrer Periode und Weite durch den Wechsel von Licht und Dunkelheit regulirt wird, gibt sich der Nyktitropismus dadurch zu erkennen, dass die Bewegung der des Schlafs fähigen Blätter nicht blos abends und morgens erfolgt, sondern dieselben circumnutiren den ganzen Tag über, sogar während der Nachtstellung, und bewegen sich während 24 Stunden meistens mehrere Male auf und nieder. Die eine von den während 24 Stunden beschriebenen Ellipsen, nämlich die, welche gegen Abend begonnen wird, unterscheidet sich von den andern nur durch sehr bedeutende Größe, und sie ist es, welche zur Nachtstellung führt. Hierdurch wird es erklärlich, dass einmal die nyktitropischen Bewegungen in so verschiedener Weise zu Stande kommen, und ferner dass schlafende Pflanzen durch das ganze System verteilt sind, denn es handelt sich eben nur um eine nach einer bestimmten nützlichen Richtung hin abgeänderte, der Grundlage nach aber bereits vorhandene Bewegung.

Die durch das Licht angeregten Bewegungen der Pflanzen lassen sich unter 4 verschiedene Kategorien unterordnen: Heliotropismus (= positiver Heliotropismus bei Sachs), das Hinbiegen zur Lichtquelle; Apheliotropismus (= negativer Heliotropismus bei Sachs), Wachstum in der Richtung des einfallenden Lichtstrahls von der Lichtquelle ab; Diaheliotropismus (= Transversalheliotropismus bei Frank), unter dessen Einfluss sich Pflanzenteile mehr oder weniger quer zu der Richtung des einfallenden Lichts stellen, so dass sie von ihm voll beleuchtet werden; Paraheliotropismus (= Tagesschlaf), Drehung einiger Blätter bei intensivem Lichte in einer solchen Weise, dass sie weniger intensiv beleuchtet werden.

Im 8. Kapitel wird der Nachweis erbracht, dass auch alle diese heliotropischen Bewegungen in modificirter Circumnutation bestehen. Durch die Einwirkung des (positiven) Heliotropismus biegt sich ein

seitlich beleuchteter Pflanzenteil zwar bei hellem Lichte nach diesem in grader Linie hin, aber wenn das Licht bedeutend abgeschwächt ist, so wird der eingeschlagene Weg zur Lichtquelle deutlich zickzackförmig, sodass also Heliotropismus und gewöhnliche Circumnutation allmählich in einander übergehen. Ein analoges Verhältniss ist bei den Bewegungen der, wie es scheint seltenen, apheliotropischen, ferner der dia- und paraheliotropischen Organe zu beobachten.

Durch besonders reichhaltigen Inhalt zeichnet sich wieder das 9. Kapitel aus, welches die Empfindlichkeit der Pflanzen gegen das Licht und die fortgeleiteten Wirkungen des Lichts behandelt. Diese Untersuchungen ergaben folgende hauptsächlich Resultate: Die Scheidenblätter (Kotyledonen) von *Phalaris canariensis* und *Avena sativa* reagiren auf Beleuchtungsunterschiede, die das menschliche Auge nicht wahrzunehmen im Stande ist; Lichtstrahlen von ausserordentlicher Dünne (0,1 mm. breit und 0,4 mm. lang) reichten hin, um heliotropische Krümmungen hervorzurufen. Hieraus geht hervor, dass im Erdboden durchbrechende Keimlinge in den Stand gesetzt sind, beim Aufwärtswachsen selbst sehr kleine Risse und Spalten aufzufinden. Die Zeit, in welcher ein Pflanzenteil durch die heliotropische Bewegung auf Beleuchtung reagirt, wurde bei *Phalaris* unter dem Mikroskope beim Licht einer Paraffinlampe auf 6—9 Minuten, die Dauer der heliotropischen Nachwirkung auf $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunden festgestellt. Versuche bei verschiedenen Lichtintensitäten ergaben, dass die veranlasste heliotropische Krümmung durchaus nicht in einem graden Verhältniss zur Intensität des einwirkenden Lichts steht, und daraus zogen die Verff. den Schluss, dass das Licht nicht direkt auf die Zellen und Zellwandungen wirkt, welche durch ihre Zusammenziehung und Ausdehnung die Krümmung veranlassen, sondern dass es vielmehr wie ein Reiz, ungefähr in der Art und Weise wirkt, wie auf das Nervensystem der Tiere. Mit dieser Ansicht setzen sich die Verff. in Widerspruch zu der bisher in Geltung gewesenen Anschauung; denn man nahm immer an, dass die positiv heliotropischen Bewegungen einfach das Resultat eines vermehrten Wachstums auf der beschatteten Seite seien, oder dass vermindertes Licht die Turgescenz der Zellen auf der beschatteten Seite vermehre, und dadurch beschleunigtes Wachstum bedinge; jedenfalls aber meinte man, dass das Licht direkt auf den Teil wirke, welcher sich biegt¹⁾. Hier stellen nun die Verff. die höchst überraschende Tatsache fest, dass (zunächst bei den vier untersuchten Arten aus den Familien der *Gramineen*, *Cruciferen* und *Chenopodiaceen*, aber wohl allgemein geltend) die Beleuchtung des oberen Theiles eines Keimlings die Krümmung des

1) Vgl. jedoch Sachs in Arb. d. bot. Instit. in Würzburg, II, 2, S. 282, woselbst bereits die geotropischen und heliotropischen Krümmungen mit den Reizbewegungen in Parallele gestellt werden.

unteren bis in Tiefen des Erdbodens hinab, die für das Licht unzugänglich sind, bestimmt. Wenn man an Sämlingen ihre unteren noch im Wachstum begriffenen Hälften hell beleuchtet, und zugleich die oberen in der Länge von 4—6 mm. mit für Licht undurchdringlichen Kappen bedeckt, so tritt eine heliotropische Krümmung nicht ein. Der obere Teil ist also der allein für Licht empfindliche, er überträgt den empfangenen Reiz auf den unteren, woselbst die Krümmung vor sich geht.

Ein eben so großes Interesse wie die Abschnitte über den Heliotropismus beanspruchen die im 10. und 11. Kapitel enthaltenen über den Geotropismus. Die geotropischen Erscheinungen werden entsprechend den heliotropischen in Geotropismus, Apogeotropismus und Diageotropismus unterschieden, und zunächst wird wieder gezeigt, dass, wenn man die durch Gravitation beeinflussten Krümmungen künstlich, z. B. durch eine bestimmte Stellung der betreffenden Pflanzenteile zu der Richtung der Schwerkraft oder durch gleichzeitige Einwirkung des Heliotropismus in entgegengesetztem Sinne, verlangsamt, diese geotropischen Bewegungen allmählich in gewöhnliche Circumnutation übergehen, und lediglich Modifikationen derselben sind. Ausser den schon früher zum Teil besprochenen Bewegungen der Wurzeln ist dies für den Geotropismus an solchen Fruchtstielen gezeigt, welche abwärts in den Boden wachsen, um daselbst die Früchte zu vergraben (*Trifolium subterraneum*, *Arachis*, *Amphicarpaea*), für den Apogeotropismus an verschiedenen Stengeln. Ausgehend von der durch Andere bereits festgestellten Tatsache, dass Wurzeln, die ihrer Spitze beraubt sind, gegen die Gravitation so lange unempfindlich sind, bis die Wurzelspitze sich regenerirt hat, stellten die Verff. eine Reihe von Versuchen in derselben Richtung, und namentlich durch Cauterisiren der Wurzelspitze mit Höllenstein an, welche zu dem merkwürdigen Ergebniss führten, dass die Spitze des Würzelchens etwa in der Länge von 1—1,5 mm. allein für den Geotropismus empfindlich ist, und dass, wenn sie in dieser Weise gereizt wird, sie es verursacht, dass die benachbarten Teile sich biegen. Dass eine solche Fortleitung irgend eines Einflusses von der Spitze aus vorhanden sein muss, geht auch daraus hervor, dass, wenn ein Würzelchen horizontal 1 oder 1½ Stunden ausgestreckt gelassen, und dann die Spitze abgeschnitten wurde, das Würzelchen sich später in der bezüglichen Richtung bog, obwohl es senkrecht gestellt wurde.

So finden wir denn die Wurzel mit einer Reihe wunderbarer Fähigkeiten ausgestattet; die beim Vordringen im Erdboden voranschreitende Spitze ist für Geotropismus empfindlich und bestimmt dadurch den Verlauf der ganzen Wurzel; sobald sie auf ein Hinderniss stößt, überträgt sie auf obere Teile einen Reiz, welcher diese veranlasst, sich von dem Hinderniss weg zu biegen und in der Richtung des geringsten Widerstands zu wachsen. Ist die Grenze eines Hindernisses er-

reicht, so wirkt einerseits der Geotropismus, andererseits die Fähigkeit der krümmungsfähigen Zone der Wurzel, sich nach einem harten Gegenstande hin zu biegen, dahin, dass das Hinderniss auf dem kürzesten Wege umwachsen und die ursprüngliche senkrechte Richtung wieder aufgenommen wird. Es ist endlich wiederum die Spitze, welche für Feuchtigkeit empfindlich ist, und das Würzelchen veranlasst, sich nach der Quelle derselben hinzubiegen.

Den Schluss des Werkes bildet eine Zusammenfassung des ganzen Inhalts, in welcher noch einmal der Nutzen der besprochenen Bewegungen für die Pflanze und die Entstehung dieser Bewegungen aus der gemeinschaftlichen Grundlage der Circumnutation betont wird. Endlich wird auf die Aehnlichkeit dieser Bewegungen mit vielen unbewusst von niederen Tieren ausgeführten Handlungen aufmerksam gemacht, insbesondere die Wurzelspitze mit ihren verschiedenen Arten von Empfindlichkeit mit dem Gehirn eines niederen Tiers verglichen. In der Tat tragen ja die vorstehend mitgetheilten Untersuchungen, so glänzend ihre Resultate sind, auf der andern Seite doch in hohem Grade dazu bei, uns die Complicirtheit der Lebensvorgänge auch bei den Pflanzen wieder vor Augen zu stellen, und uns zu zeigen, wie weit die Pflanzenphysiologie noch davon entfernt ist, die Lebensäußerungen der Pflanze, und im weiteren Verfolg die Lebensäußerungen des individualisirten „Bewohners“ einer Pflanzenzelle, des Protoplasten, auf physikalische Gesetze zurückführen zu können.

Kirchner (Hohenheim).

H. Adler, Ueber den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen.

Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, XXXV. Bd. 2. Heft 1881 pg. 152—246.
Taf. X—XII.

Die oft lebhaft gefärbten und besonders früher technisch nicht unwichtigen Gallen der Eichen haben schon seit lange das Interesse der Beobachter erregt. Schon Swammerdam wusste, dass sie die Brutstätte von Wespen wären und beschrieb genau ihre Beschaffenheit, den in ihnen hausenden „Wurm“ und die „Fliege“, die sich aus ihm entwickelt.

Später sah man mit Erstaunen und ohne eine genügende Erklärung dafür geben zu können, dass manche und zwar nicht wenige Gallwespenarten im weiblichen Geschlechte so überaus häufig waren, während es nicht gelingen wollte, die dazu gehörigen Männchen aufzufinden; man hielt diese, indem man logisch richtig von Bekanntem ausging, für ausserordentlich selten oder für höchst versteckt lebend.

Hartig erkannte im Anfang der vierziger Jahre durch eingehende