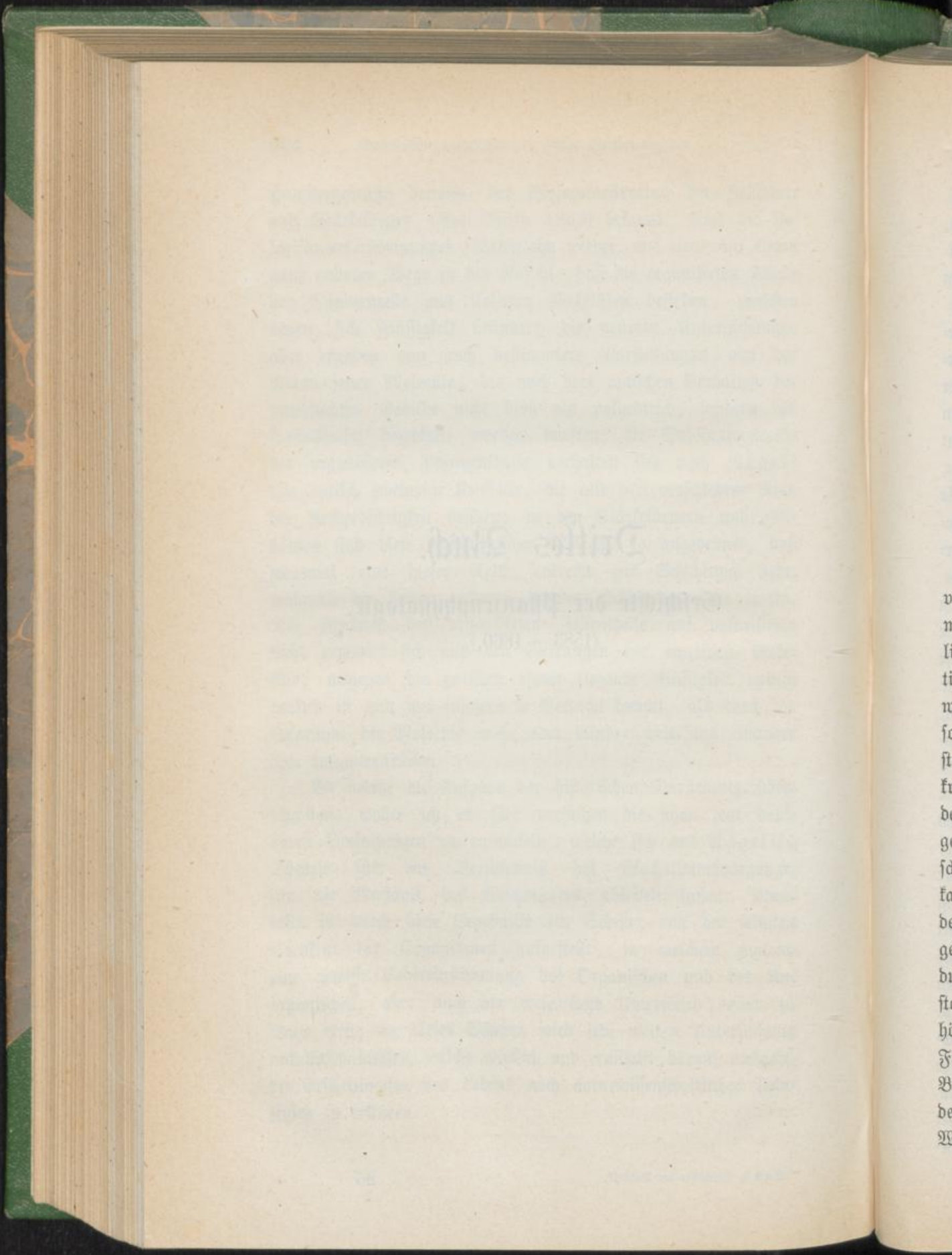


Drittes Buch.

Geschichte der Pflanzenphysiologie.

(1583 — 1860.)



de  
m  
li  
ti  
w  
fo  
sto  
fr  
de  
ge  
sch  
fa  
de  
ge  
du  
sto  
hö  
Fo  
Bl  
de  
23

## Einleitung.

Was man im 16. und im Anfange des 17. Jahrhunderts von den Lebenserscheinungen der Pflanzen wußte, war nicht viel mehr als das, was ohnehin schon seit den ältesten Zeiten menschlicher Cultur durch Landwirthschaft, Gärtnerei und andere praktische Beschäftigung mit Pflanzen bekannt geworden war. Man wußte, daß die Wurzeln nicht nur zur Befestigung im Boden, sondern auch zur Nahrungsaufnahme dienen, daß gewisse Düngestoffe z. B. Asche, unter Umständen auch Salz, die Vegetation kräftigen; daß ferner die Knospen auswachsen und Sprosse bilden, der Erzeugung von Samen und Früchten die Blüthen vorausgehen müssen und mancherlei unbedeutendere physiologische Erscheinungen, welche die Gartenkunst zu Tage förderte, waren bekannt. Dagegen hatte man von der physiologischen Bedeutung der Blätter für die Ernährung gar keine, von der der Staubgefäße für die Erzeugung fruchtbarer Samen nur eine ganz dunkle Ahnung; daß die aus der Erde aufgenommenen Nahrungstoffe innerhalb der Pflanze sich bewegen müssen, um auch die höher liegenden Theile zu ernähren, war eine nahe liegende Folgerung, die man auch zog und durch Vergleichung mit der Blutbewegung der Thiere zu verstehen suchte. Von der Bedeutung des Lichts und der Wärme für die Ernährung und das Wachsthum der Pflanzen berichten die Schriftsteller bis in die

legten Jahrzehnte des 17. Jahrhunderts so gut wie Nichts, wenn auch unzweifelhaft schon seit den ältesten Zeiten die Wirkungen dieser Agentien bei der Pflanzenkultur und verschiedenen sonstigen Gelegenheiten bekannt geworden sein müssen.

So dürftig war der Vorrath von Kenntnissen, den die Begründer der Pflanzenphysiologie in der letzten Hälfte des 17. Jahrhunderts vorfanden. Während die physiologische Bedeutung der verschiedenen Organe des menschlichen Körpers und der meisten Thiere wenigstens in ihren gröberer Zügen Jedermann bekannt war, mußte das Studium des vegetativen Lebens damit beginnen, mühsam zu entdecken, ob denn überhaupt die verschiedenen Theile der Pflanzen für die Erhaltung und Fortpflanzung des vegetativen Lebens nöthig sind, und welche Verrichtungen zum Vortheil des Ganzen man den einzelnen Theilen zuschreiben solle. Auch war es durchaus nicht leicht in dieser Beziehung nur einen ersten Schritt vorwärts zu thun; denn unmittelbar zu sehen, wie bei den Thieren, ist von den Verrichtungen der Pflanzentheile so gut wie Nichts und man braucht nur Cäsalpini und die Kräuterbücher des 16. Jahrhunderts zu lesen, um zu bemerken, wie rathlos man jedesmal der Frage nach der etwaigen physiologischen Bedeutung eines Pflanzenorgans gegenüberstand, wo es sich nicht gerade um die Wurzel als Ernährungsorgan und die Frucht und den Samen als den vermeintlich letzten Zweck des Pflanzenlebens handelte. Die physiologischen Verrichtungen der Pflanzenorgane fallen nicht in die Augen, sie müssen vielmehr aus gewissen Vorkommnissen erschlossen, oder aus dem Erfolg von Experimenten logisch abgeleitet werden. Dem Experiment aber muß die Aufstellung einer bestimmten Frage, gestützt auf eine Hypothese, vorausgehen; Fragen und Hypothesen aber können selbst wieder nur aus schon vorhandenen Kenntnissen entspringen. Einen ersten Anknüpfungspunct bot in dieser Beziehung die Vergleichung des pflanzlichen Lebens mit dem thierischen, welche schon Aristoteles, wenn auch mit geringem Glück, versucht hatte. Mit besseren botanischen und zoologischen Kenntnissen ausgerüstet hatte jedoch Cäsalpini bestimmtere Vorstellungen von der Be-

wegung der Nahrungssäfte in den Pflanzen zu gewinnen gesucht und nachdem im Anfang des 17. Jahrhunderts Harvey den Kreislauf des Blutes entdeckt hatte, tauchte auch bald der Gedanke auf, in den Pflanzen könne eine ähnliche Circulation des Saftes stattfinden. So war also eine erste Hypothese, eine bestimmte Frage gewonnen, welche man nun durch genauere Erwägung der gewöhnlichen Vegetationserscheinungen, besser aber durch Experimente zu entscheiden suchte. Führt nun auch eine fast hundert Jahre andauernde Polemik schließlich zu der Einsicht, daß ein der Blutcirculation entsprechender Kreislauf des Saftes in den Pflanzen nicht stattfindet, so war dieses Resultat doch eben durch jene Hypothese gewonnen, welche aus der Vergleichung der Thiere und Pflanzen entsprang. Gewissermaßen als Nebenprodukt der in diesem Sinne geführten Untersuchungen ergab sich aber auch die wichtige Entdeckung, daß die Blätter eine entscheidende Rolle bei der Ernährung der Pflanzen spielen, eine Entdeckung, welche derjenigen der Kohlensäurezersehung durch grüne Pflanzentheile um mehr als hundert Jahre vorausging. Um noch ein Beispiel hervorzuheben, konnte auch die Entdeckung der Sexualität bei den Pflanzen nur dadurch angebahnt werden, daß man gewisse Erscheinungen des vegetativen Lebens mit der Fortpflanzung der Thiere verglich; lange bevor Rudolph Jacob Camerarius seine entscheidenden Experimente (1691—1694) über die nothwendige Mitwirkung des Blüthenstaubes zur Erzeugung keimfähiger Samen anstellte, hegte man die, wenn auch höchst unbestimmte und durch allerlei Vorurtheile entstellte Vermuthung, daß bei den Pflanzen eine dem thierischen Geschlechtsverhältniß entsprechende Einrichtung bestehen möge. Das Interesse, welches die schon im 17. Jahrhundert bekannt gewordene Reizbarkeit der Mimosen und später ähnliche Bewegungsercheinungen an Pflanzen hervorriefen, entsprang ebenfalls wesentlich aus der hier so auffallend hervortretenden Ähnlichkeit zwischen Thier und Pflanze; und die ersten Untersuchungen darüber wurden selbstverständlich durch die Frage hervorgerufen, ob die Pflanzenbewegungen durch ähnliche Organisationsverhältnisse,

wie die der Thiere zu Stande kommen. In allen derartigen Fällen war es ganz gleichgültig, ob die vorausgesetzten Analogieen durch die fortgesetzten Untersuchungen endlich, wie bei der Sexualität, bestätigt, oder, wie bei der Saftcirculation, verneint wurden. Es handelte sich nicht um das Resultat, sondern darum, überhaupt nur Ausgangspuncte für die Untersuchung zu gewinnen. Zu diesem Zwecke genügte es, wenn, gestützt auf wirkliche oder nur scheinbare Analogieen zwischen Pflanzen und Thieren, den anscheinend ganz unthätigen Organen der Pflanze gewisse Functionen fragweise zugemuthet, gewissermaßen angedichtet wurden. Damit kam die wissenschaftliche Arbeit in Fluß, gleichgültig wie später das Resultat ausfallen würde. Ueberall wo es sich um Lebenserscheinungen handelt, ist eben unser eigenes Leben nicht nur der erste Ausgangspunct, sondern auch das Maaß des Begreifens; was das Lebendige im Gegensatz zum Leblosen sei, erkennen wir zuerst durch Vergleichung unseres eignen Wesens mit dem der verschiedenen Objecte. Von unseren Lebensregungen schließen wir auf diejenigen der höheren Thiere, welche wir aus dem Gebahren derselben ganz unmittelbar und instinktmäßig verstehen; von diesen ausgehend werden uns auch die der niederen Thiere verständlich und schließlich leiten uns weitere Analogieschlüsse bis hinüber zu den Pflanzen, deren Belebtheit uns eben nur auf diese Weise bekannt wird. Zudem so die Pflanzen als Lebendige Wesen schon im Alterthum den Thieren genähert wurden, bot sich von selbst dem weiteren Nachdenken die Annahme dar, daß man nun auch im Einzelnen die Lebenserscheinungen der Thiere bei den Pflanzen wiederfinden werde. Aus den botanischen Fragmenten des Aristoteles erfahren wir, daß auf diese Weise in der That die ersten Fragen der Pflanzenphysiologie entstanden sind; und wie schon erwähnt, nahmen dieselben bei Cäsalpini bereits eine bestimmtere Form an und die späteren Pflanzenphysiologen bedienten sich immer wieder ähnlicher Analogieschlüsse. Einen anderen Anfang konnte die Geschichte unserer Wissenschaft nicht nehmen, weil es psychologisch und historisch genommen, keinen anderen giebt. Wenn sich nun auch die vor-

ausgesetzten Analogieen zwischen Thieren und Pflanzen später oft als trügerisch erwiesen und vielfach Unfug mit ihnen getrieben wurde, so hat die fortgesetzte Untersuchung nach und nach andere viel wichtigere und wesentlichere Uebereinstimmungen beider Reiche zu Tage gefördert; immer deutlicher tritt namentlich in unserer Zeit hervor, daß die materiellen Grundlagen des vegetabilischen und animalischen Lebens in der Hauptsache identisch sind, daß die Vorgänge der Ernährung, Saftbewegung, geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Zeugung die überraschendsten Aehnlichkeiten in beiden Reichen darbieten.

Wenn die ersten Begründer der wissenschaftlichen Pflanzenphysiologie sich ganz und gar teleologischen Anschauungen hingaben, so war dieß nicht nur in den Zeitverhältnissen begründet, sondern auch für die ersten Fortschritte unserer Wissenschaft von großem Nutzen. Man brauchte im 17. und 18. Jahrhundert nicht Aristoteliker zu sein, um bei physiologischen Untersuchungen überall Zwecke und zweckmäßige Einrichtungen vorauszusetzen. Dieser Standpunct ist ohnehin überall und zu jeder Zeit der ursprüngliche und jeder Philosophie vorausgehende; vielmehr ist es Aufgabe der fortgeschrittenen Wissenschaft, diesen Standpunct zu verlassen, und schon im 17. Jahrhundert wurde von Seiten der Philosophen die Teleologie als ein unwissenschaftliches Verfahren erkannt. Allein die ersten Pflanzenphysiologen waren eben nicht Philosophen im engeren Sinne des Wortes und wenn sie an ihre Untersuchung gingen, war die teleologische Auffassung der organischen Natur schon deshalb außer Frage, weil es sich gewissermassen von selbst verstand, daß jedes Organ, absichtlich und genau so geschaffen worden sein müsse, daß es die zum Bestand des Ganzen nöthigen Functionen auszuführen im Stande ist. Diese Auffassung entsprach nicht nur den herrschenden Anschauungen, sondern sie hatte noch den Vorzug großer Bequemlichkeit, und bei den ersten Anfängen unserer Wissenschaft war es sogar ganz gut, wenn man voraussetzte, daß jeder Theil der Pflanze, auch der unscheinbarste, für die Erhaltung ihres Lebens ausdrücklich erdacht und geschaffen worden sei, denn darin lag

ein Antrieb, die Einrichtungen der Pflanzenorgane sorgfältig zu betrachten, worauf es doch zunächst allein ankam. So finden wir es auch in der That bei Malpighi, Grew, Gales und weiter unten werden wir sehen, wie selbst noch am Ende des vorigen Jahrhunderts Konrad Sprengel in strenger Durchführung seines teleologischen Standpunctes die glänzendsten Entdeckungen über die Beziehungen des Blütenbaues zur Insektenwelt u. s. w. machte. Dem Fortschritt der Morphologie war die teleologische Auffassung von vornherein schädlich, obgleich die Geschichte der Systematik zeigt, wie schwer es den Botanikern wurde, sich von derartigen Ansichten zu trennen. Ganz anders verhielt es sich bei der Physiologie; hier erwies sich die Teleologie wenigstens als heuristisches Princip in hohem Grade nützlich, wenn es sich darum handelte die Funktionen der Organe zu entdecken, den Zusammenhang der Lebenserscheinungen zu verstehen. Etwas ganz anderes freilich war es, als es darauf ankam, die Ursachen derselben aufzuzuchen, die Vegetationserscheinungen in ihrem causalen Zusammenhang aufzufassen. Da genügte die teleologische Auffassung nicht mehr, ja sie mußte als ein Hinderniß beseitigt werden, wenn sich auch immerhin die Schwierigkeit ergab, wie denn nun ohne den teleologischen Standpunct die zweckmäßigen Einrichtungen der Organismen zu verstehen sind. Es bedarf hier nur des Hinweises, daß diese Schwierigkeit durch die Selectionstheorie in befriedigender Weise gehoben wurde. Sie ist für die Physiologie in dieser Beziehung ganz ebenso wichtig geworden, wie die Descendenztheorie überhaupt für die Systematik und Morphologie. Wenn die Descendenztheorie die morphologische Behandlung der Organismen endlich von dem Einfluß der Scholastik befreite, so hat nicht weniger die Physiologie speciell durch die Selectionstheorie erst die Möglichkeit gewonnen, sich von teleologischen Deutungen ganz frei zu machen. Nur ein völliges Mißverstehen der Darwin'schen Lehre kann dieser den Vorwurf zuziehen, sie falle in die Teleologie zurück, während ihr größtes Verdienst darin besteht, die Teleologie auch da als überflüssig erscheinen zu lassen, wo sie den Naturforschern



früher trotz aller Gegengründe der Philosophie ganz unentbehrlich schien.

Wenn die Vergleichung der Pflanzen mit den Thieren und ebenso die teleologische Auffassung der Organismen den ersten Anfang pflanzenphysiologischer Forschung überhaupt ermöglichten, so waren dagegen andere Momente von entscheidender Bedeutung, als es sich später darum handelte, die wenigstens in ihren gröberem Zügen erkannten Functionen der Pflanzenorgane ursächlich zu begreifen und zu erklären. Vor Allen kam hier die Phytotomie in Betracht. In dem Grade wie die innere Struktur der Pflanzen näher bekannt, die verschiedenen Gewebeformen unterschieden wurden, gelang es auch, die bereits durch Experimente entdeckten Functionen der Organe mit ihrer mikroskopischen Struktur in Zusammenhang zu bringen; die Phytotomie zerlegte die lebende Maschine in ihre einzelnen Bestandtheile und konnte es nun der Physiologie überlassen, aus der Struktur und dem Inhalt der Gewebeformen zu erkennen, in wie weit dieselben geeignet sind, bestimmten Functionen zu dienen. Dieß war selbstverständlich erst dann möglich, wenn die Vegetationserrscheinungen vorher an der lebenden Pflanze selbst studirt worden waren. So konnte z. B. die mikroskopische Untersuchung der bei der Befruchtung stattfindenden Vorgänge erst dann zu weiteren Aufschlüssen führen, wenn vorher durch Experimente die Sexualität selbst, die Nothwendigkeit des Pollens zur Erzeugung keimfähiger Samen constatirt war; ebenso die anatomische Untersuchung des Holzes erst dann zur Erklärung der Art und Weise, wie das Wasser in ihm emporsteigt, Anhaltspuncte darbieten, wenn vorher experimentell festgestellt war, daß dieses überhaupt nur im Holzkörper geschieht u. s. w.

Zu ganz ähnlichen Erwägungen veranlaßt uns das Verhältniß der Physiologie zur Physik und Chemie, worüber hier schon deßhalb einige orientirende Bemerkungen vorausgeschickt werden sollen, weil man nicht selten, und gerade in neuester Zeit der Ansicht begegnet, die Pflanzenphysiologie sei wesentlich nichts Anderes als angewandte Physik und Chemie, als ob man

die Vegetationserrscheinungen einfach aus physikalischen und chemischen Lehren ableiten könnte. Das wäre ja vielleicht möglich, wenn Physik und Chemie auf ihren Gebieten keine Frage mehr zu lösen hätten; thatsächlich aber sind beide von diesem Ziel noch ebensoweit entfernt, wie die Pflanzenphysiologie von dem ihrigen. Es ist ja gewiß, daß die heutige Pflanzenphysiologie ohne die heutige Physik und Chemie undenkbar wäre, daß ebenso die erstere auch früher auf den jeweiligen Stand der Physik und Chemie sich stützen mußte, wenn es darauf ankam, schon constatirte Vegetationsercheinungen als Wirkungen bekannter Ursachen aufzufassen. Ebenso gewiß aber ist, daß alle Fortschritte, welche Physik und Chemie bisher gemacht haben, für sich allein keine Pflanzenphysiologie hervorgebracht haben würden, auch nicht in Verbindung mit der Phytotomie; die Geschichte zeigt, daß man im 17. und 18. Jahrhundert schon eine Reihe von Lebenserscheinungen der Pflanzen kennen gelernt hatte, zu einer Zeit, wo die Physik und Chemie selbst noch wenig zu bieten hatten und gänzlich außer Stande waren, den Physiologen irgend welche Erklärungsgründe darzubieten. Die wahre Grundlage aller Physiologie ist eben die unmittelbare Beobachtung der Lebenserscheinungen selbst, welche durch Experimente hervorgerufen oder verändert, erst in ihrem Zusammenhang studirt werden müssen, bevor man daran denken kann, sie auf physikalische und chemische Ursachen zurückzuführen. Es ist daher wohl möglich, daß die Pflanzenphysiologie einen gewissen Grad von Ausbildung erreicht, auch ohne physikalische und chemische Erklärung der Vegetationsercheinungen, ja sogar trotz irrthümlicher Theorieen auf diesen Gebieten. Was Malpighi, Gales, zum Theil Du Hamel leisteten, war doch gewiß Pflanzenphysiologie und zwar bessere, als manche Neuere glauben; was sie aber wußten, hatten sie aus Beobachtungen an der lebenden Pflanze, und keineswegs aus den chemischen und physikalischen Theorieen ihrer Zeit abgeleitet. Selbst die Feststellung der wichtigen Thatsache, daß die grünen Blätter allein im Stande sind, solche Nahrungsstoffe zu bilden, welche geeignet sind, das Wachsthum und die Bildung

neuer Organe zu bewirken, wurde mehr als hundert Jahre früher entdeckt, als die Kohlensäurezersehung durch grüne Pflanzentheile, zu einer Zeit, wo die Chemie von Kohlensäure und Sauerstoff noch Nichts wußte. Es läßt sich sogar eine Reihe von physiologischen Entdeckungen anführen, welche in scharfen Gegensatz zu chemischen und physikalischen Theorien traten und selbst zur Berichtigung derselben beitrugen. So z. B. die Feststellung der Thatsache, daß die Wurzeln Wasser und Nahrungstoffe aufnehmen, ohne dafür Etwas an die Umgebung abzutreten, was nach der früheren physikalischen Theorie vom endosmotischen Aequivalent durchaus unbegreiflich schien; daß ferner die sogenannten chemischen Strahlen der Physiker gerade bei der Assimilation der Pflanzen von ganz untergeordneter Bedeutung sind, während die gelben und benachbarten Theile des Spectrum's im strengsten Gegensatz zu den herrschenden Ansichten der Physiker und Chemiker die Zersehung der Kohlensäure lebhaft bewirken. Und aus welchen Lehrsätzen der Physik hätte irgend Jemand folgern können, daß das Wachsthum der Wurzeln abwärts, der Stämme aufwärts, von der Schwerkraft bewirkt werde, was Knight 1806 durch Experimente mit lebenden Pflanzen bewies; oder konnte die Optik voraussehen, daß das Wachsthum der Pflanzen durch das Licht verlangsamt wird und daß wachsende Theile unter feinen Einfluß sich krümmen. Ueberhaupt das Beste, was wir vom Leben der Pflanze wissen, ist durch directe Beobachtung derselben gewonnen, aber nicht aus chemischen und physikalischen Theorien deducirt worden. Nach diesen Bemerkungen mögen nun die wichtigeren Fortschritte der Pflanzenphysiologie in raschem Ueberblick vorgeführt werden.

1) Daß die ersten Anfänge der Pflanzenphysiologie ungefähr in denselben Zeitraum fallen, wo auch die Chemie und Physik anfangen, sich als ächte Naturwissenschaften zu etabliren, beweist keineswegs, daß diese es waren, welche die Pflanzenphysiologie hervorgerufen haben. Sie verdankte vielmehr ihre Entstehung ebenso wie die Physiologie, die Mineralogie, die Astronomie, Geographie u. s. w. dem Auftreten des neuen Forschungstriebes

im 16. und 17. Jahrhundert, welcher, indem er die Leerheit der Scholastik empfand, nach allen Richtungen hin darauf ausging, durch Beobachtung werthvolle Kenntnisse zu sammeln. Bekanntlich war es die zweite Hälfte des 17. Jahrhunderts, wo in diesem Sinne und im Gegensatz zur Scholastik in Italien, England, Deutschland, Frankreich naturwissenschaftliche Gesellschaften oder Akademien gegründet wurden; in ihren Verhandlungen spielen die ersten pflanzenphysiologischen Schriften eine ganz hervorragende Rolle: von Unbedeutenderem abgesehen, war es die londoner Royal society, welche die epochemachenden Werke von Malpighi und Grew in den siebziger und achtziger Jahren des 17. Jahrhunderts herausgab; ebenso erschienen die für die Sexualitätslehre epochemachenden ersten Mittheilungen des Camerarius in den Ephemeriden der deutschen Academia naturae curiosorum und auch die französische Akademie ließ es sich um diese Zeit angelegen sein, unter Dodart's Leitung pflanzenphysiologische Untersuchungen förmlich zu organisiren, wenn auch freilich das Resultat dem Streben nicht entsprach. In diesen Zeitraum, wo es auf allen Gebieten der Wissenschaft sich regte, wo die großen Entdeckungen mit wunderbarer Eile einander folgten, fallen auch die ersten bedeutenden Anfänge unserer Wissenschaft: die ersten Untersuchungen über den sogenannten auf- und absteigenden Saft, zumal in England, Malpighi's Theorie, welche die Blätter als Ernährungsorgane in Anspruch nimmt, Ray's erste Mittheilungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Färbung der Pflanzen, vor Allem aber des Camerarius' Experimente, durch welche die befruchtende Kraft des Pollens erwiesen wurde. Es war die Zeit der ersten Entdeckungen: die Erklärungsversuche waren allerdings noch schwach; die eben erst begründete Phytotomie wurde jedoch sofort auch für die Physiologie fruchtbar, während Physik und Chemie noch wenig zu bieten hatten. Dagegen trug die im Zeitalter Newton's herrschende Vorliebe für Mechanik und mechanische Erklärung organischer Vorgänge auch auf dem Gebiet der Pflanzenphysiologie eine schöne Frucht in Hales'

Untersuchungen über die Saftbewegung der Pflanzen; seine *Statical essays* 1727 schließen sich den vorhin genannten grundlegenden Werken an und zugleich erreicht mit dieser bedeutenden Leistung die erste Periode unserer Wissenschaft einen scharf markirten Abschluß.

Auf diese Zeit schwunghaften Fortschrittes folgten jedoch einige Decennien, in welchen nichts Erhebliches geleistet, entdeckt und gedacht wurde, wo vielmehr unfruchtbare Zweifel an dem bereits Bewiesenen sich regten, ohne daß dieselben jedoch zu einer tieferen Fassung der Fragen oder zu neuen experimentellen Entscheidungen führten.

2) Um 1760 jedoch beginnt es auf den verschiedensten Gebieten der Pflanzenphysiologie wieder sich zu regen. Nachdem durch Du Hamel's *Physique des arbres* 1758 nicht nur alles Frühere übersichtlich zusammengefaßt und durch zahlreiche neue Beobachtungen bereichert worden war, begann nunmehr abermals eine Reihe der wichtigsten Entdeckungen bis zum Anfang unseres Jahrhunderts. Die Lehre von der sexuellen Fortpflanzung, seit Camerarius kaum gefördert und durch die Evolutionstheorie verunstaltet, fand in Koelreuter einen Beobachter ersten Ranges, der im Anfang der sechziger Jahre einen tieferen Blick in das Wesen der Sexualität eröffnete, indem er die ersten Bastarde künstlich erzeugte, auch die Bestäubungseinrichtungen der Blüthe zuerst sorgfältig studirte und die merkwürdigen Beziehungen derselben zur Biologie der Insecten hervorhob. Viel ausführlicher wurden diese Beziehungen später von Conrad Sprengel untersucht (1793), der dabei zu so überraschenden und weit aussehenden Resultaten gelangte, daß dieselben von seinen Zeitgenossen und lange nachher nicht einmal verstanden wurden, bis sie erst in neuester Zeit wieder im Interesse der Descendenztheorie ihre verdiente Würdigung fanden.

Nicht minder groß waren die Fortschritte auf dem Gebiet der Ernährungslehre: in den achtziger Jahren bewies Ingen Hous, daß die grünen Pflanzentheile unter dem Einfluß des Lichts Kohlensäure aufnehmen, den Sauerstoff abscheiden und so

den Kohlenstoff gewinnen, den die Pflanzen in Form organischer Verbindung in sich anhäufen; daß aber auch alle Pflanzentheile zu jeder Zeit kleinere Quantitäten von Sauerstoff aufnehmen, Kohlenäure aushauchen und so einen Athmungsproceß vollbringen, der dem thierischen durchaus entspricht. Ihm folgte bald Theodore de Saussure mit viel gründlicheren Untersuchungen derselben Vorgänge und mit dem Nachweis, daß die Aschenbestandtheile des Pflanzenkörpers nicht zufällige oder bedeutungslose Beimengungen ihrer Nahrung sind, wie man bis dahin vielfach geglaubt hatte (1804). Auch die Einwirkung der allgemeinen physischen Kräfte auf die Vegetation wurde in einigen Hauptpunkten constatirt, wenn auch noch nicht eingehend untersucht. So zeigte Senebier in den achtziger Jahren, welch' großen Einfluß das Licht auf das Wachsthum und die grüne Färbung der Pflanzen ausübt, und später erkannte De Candolle die Einwirkung desselben auf die periodisch beweglichen Blätter und Blüthen. Noch viel bedeutungsvoller war Knight's 1806 gemachte Entdeckung, daß der aufrechte Wuchs der Stämme ebenso wie der abwärts gerichtete der Hauptwurzeln durch die Schwerkraft bestimmt wird.

3) Auch auf diese zweite Periode wichtiger Entdeckungen folgte wieder ein Rückschlag; auch diesmal wieder regten sich Zweifel an der Richtigkeit gerade der am besten constatirten Thatsachen; es waren vorgefaßte Meinungen, denen zu Liebe man wohl constatirte Thatsachen zu entkräften oder zu ignoriren suchte, um an ihre Stelle scheinbar philosophische Theorien zu setzen; die sogenannte Naturphilosophie, die auch der Morphologie sich lange als großes Hinderniß entgegenstellte, verfehlte nicht, der Pflanzenphysiologie in gleicher Weise zu schaden; namentlich war es die Lehre von der Lebenskraft, welche jedem Versuch, die Lebenserscheinungen in ihre elementaren Vorgänge aufzulösen, sie als eine Kette von Ursachen und Wirkungen zu erkennen, hindernd in den Weg trat. Man ließ sogar die Aschenbestandtheile der Pflanzen, ja selbst den Kohlenstoff derselben durch die Lebenskraft in den Pflanzen selbst entstehen, verschwommene Vor-

stellungen, die man mit dem Worte Polarität verband, mußten die Richtung des Wachsthum's und vieles Andere erklären. Nicht minder richtete sich der jede gesunde Logik vernichtende Einfluß der Naturphilosophie gegen die bisher gewonnenen Resultate der Sexualtheorie; abermals wurde selbst nach den Untersuchungen Koelreuters die Sexualität der Pflanzen geradezu geleugnet. Das dauerte so bis in die zwanziger Jahre hinein, dann aber begann es sich abermals zu bessern. L. C. Treviranus wies die Verirrungen von Schelwer und Henschel durch sorgfältige Kritik 1822 zurück, in England lieferte Herbert 1837 neue sehr werthvolle Untersuchungen über die Hybridation und schon in dieser Periode machte Carl Friedrich Gärtner seine mehr als zwanzig Jahre fortgesetzten Studien und Experimente über die normale Befruchtung und Bastardbildung, welche allerdings erst 1844 und 1849 in umfangreichen Werken publicirt wurden und die wichtigeren Fragen auf dem Gebiet der Sexualtheorie gerade um die Zeit zu einem gewissen Abschluß auf dem Wege des Experiments führten, wo auch die mikroskopische Embryologie der Phanerogamen durch Hofmeister zuerst ein festes Fundament erhielt.

Auch andere Theile der Pflanzenphysiologie erfuhren manche bedeutende Förderung, schon lange vor 1840: Theodore de Saufure beobachtete 1822 die Selbsterwärmung der Blüthen und die Abhängigkeit derselben von der Athmung; zehn Jahre später constatirte Göppert die Selbsterwärmung keimender und vegetirender Pflanzen. In den verschiedensten Richtungen anregend wirkte in den zwanziger und dreißiger Jahren Dutrochet, namentlich aber war es die von ihm zuerst versuchte Anwendung der diosmotischen Erscheinungen zur Erklärung der Saftbewegung in den Pflanzen, welche nachhaltig auf die ferneren Fortschritte der Pflanzenphysiologie einwirkte. Weniger erfolgreich waren die chemischen Untersuchungen, durch welche jedoch ein namhaftes Material von Einzelkenntnissen sich anhäufte, die später theoretisch verwerthet werden konnten.

Den Schluß dieser mit unfruchtbaren Zweifeln beginnenden

Periode, in der aber Vieles sich vorbereitete, was nach 1840 weiter ausgebaut wurde, bildeten einige wichtige Sammelwerke, in denen alles bisher in der Pflanzenphysiologie Geleistete im Zusammenhang dargestellt wurde; außer Dutrochet's gesammelten Schriften (1837) erschienen drei umfassende Compendien der Pflanzenphysiologie, eines von De Candolle, welches von Röper in's Deutsche übersetzt, vielfach verbessert und bereichert 1833 und 1835 herauskam; ihm folgte zunächst die Physiologie der Gewächse von L. C. Treviranus 1835 — 1838, und Meyen's neues System der Pflanzenphysiologie schloß sich 1837 bis 1839 an. In diesen Werken tritt das Charakteristische dieser Periode zumal darin deutlich hervor, daß die Physiologie bis dahin noch keine kräftige Stütze an der Phytotomie findet, während gleichzeitig die alten Ansichten von der Lebenskraft genaueren physikalisch chemischen Erklärungen der Vegetationsvorgänge sich entgegenstellen.

4) Es wurde früher gezeigt, welche überraschenden Aufschwung die Morphologie und Phytotomie, die Embryologie und die Zellenlehre mit dem Beginn der vierziger Jahre nahm, und wie dies vorwiegend darin seine nächste Begründung fand, daß man nunmehr auch die letzten Nachwehen der Naturphilosophie und namentlich auch die Lebenskraft beseitigte, statt naturphilosophischer Speculationen, strenge Beobachtung und methodisch durchgeführte Induktion verlangte und wie in dieser Beziehung Schleiden's Grundzüge im Beginn der vierziger Jahre die Forderungen der neueren Zeit energisch vertraten, ohne jedoch in gleichem Maße durch positive Ergebnisse zu befriedigen. Für die Pflanzenphysiologie erwies sich vor Allem die rasche Förderung günstig, welche zunächst die Phytotomie und Zellenlehre durch Mohl und Nägeli erfuhr; durch sie wurde es nunmehr möglich, auch die Befruchtungsvorgänge im Inneren der Samenknospen zu verfolgen. Schon lange vor 1840 hatte man die Entstehung der Pollenschläuche aus den Pollenkörnern beobachtet und Schleiden hatte 1837 die Theorie aufgestellt, daß der Embryo der Phanerogamen im Ende des Pollenschlauches selbst



durch freie Zellbildung entstehe, nachdem dasselbe bis in den Embryosack hineingewachsen sei. Aber schon 1846 zeigte Amici und 1849 Hofmeister das Irthümliche dieser Auffassung, indem sie nachwiesen, daß die Keimanlage innerhalb des Embryosackes bereits vor der Ankunft des Pollenschlauches vorhanden ist, durch dessen Eintreffen aber erst zu weiterer Entwicklung, zur Bildung des Embryos angeregt wird. Ebenso ließen Hofmeisters weitere Beobachtungen über die Embryologie der Gefäßkryptogamen und Moose keinen Zweifel, daß die zum Theil bereits von Unger und Nägeli entdeckten Spermatozoiden dieser Pflanzengruppen dazu dienen, eine in dem weiblichen Organ vorgebildete Keimanlage, die Eizelle zu befruchten und zu weiterer Entwicklung anzuregen (1849, 1851). Bald darauf wurde auch der Sexualakt bei verschiedenen Algen aufgefunden und hier war es, wo die beste Gelegenheit sich bot, auf mikroskopischem Wege die von den experimentellen Ergebnissen noch offen gelassenen Fragen ihrer Lösung entgegenzuführen. Thuret zeigte 1854, wie die großen Eizellen der Fucusarten von Spermatozoiden umschwärmt und befruchtet werden, es gelang ihm sogar Bastardirungen durch Vermischung der Spermatozoiden einer Art mit den Eiern einer anderen herbeizuführen; doch blieb auch hier die Frage noch offen, ob eine bloße Berührung der männlichen und weiblichen Organe genüge, oder ob die Befruchtung durch die Verschmelzung der Substanz des Spermatozoids und der Eizelle stattfindet; diese Frage wurde 1855 von Pringsheim entschieden, indem er bei einer Süßwasseralge die männlichen Befruchtungskörper in die Substanz der Eizelle eindringen und in derselben sich auflösen sah, ein Vorgang, der später auch bei höheren Kryptogamen beobachtet wurde und in seiner einfachsten Form in dem Sexualakt der Conjugaten sich darstellt, den De Bary 1858 ausführlich beschrieb und, wie Vaucher bereits gethan hatte, als einen sexuellen Vorgang auffaßte.

Wenn man bedenkt, wie sehr durch die schwierigen und zeitraubenden Beobachtungen über die feinere Anatomie der Pflanzen, über die Zellbildung, die Embryologie und Entwicklungsgeschichte der Organe die Zeit und Arbeitskraft gerade der hervorragend-

sten Botaniker nach 1840 in Anspruch genommen wurde, so kann es nicht Wunder nehmen, daß die übrigen Theile der Pflanzenphysiologie, welche Experimente und Vegetationsversuche erfordern, nur wenig und nebenbei kultivirt wurden; doch gewann auch diese Richtung eine festere Grundlage durch die Fortschritte der Phytotomie, welche dem Physiologen nunmehr ein bestimmteres Bild des Apparates vorführten, an welchem sich die vegetativen Lebenserscheinungen vollziehen.

Von den eigentlich physiologischen Disziplinen war es neben der Sexualtheorie nur noch die Lehre von dem Chemismus der Pflanzenernährung, welche in dem Zeitraum von 1840—1860 continuirlich und mit namhaften Erfolg kultivirt wurde; dieß geschah aber nicht oder nur ganz nebenbei von den Botanikern, sondern vorwiegend von Chemikern, welche an die Resultate *Sau-  
fure's* anknüpfend die Ernährungsvorgänge untersuchten. Namentlich waren es die Fragen nach der Unentbehrlichkeit aller oder gewisser Aschenbestandtheile für die Ernährung, die Herkunft derselben und die daran sich knüpfenden Erwägungen über die Erschöpfung des Ackerlandes durch die Pflanzenkultur und die entsprechende Abhilfe durch geeignete Düngung, welche die Agrikulturchemiker bis gegen 1860 hin bearbeiteten. In Frankreich hatte schon vor 1840 *Boussingault* experimentelle und analytische Untersuchungen in dieser Richtung unternommen und auch im Lauf der folgenden zwanzig Jahre war er es, der die physiologisch werthvollsten Thatsachen zu Tage förderte, unter denen als eine der wichtigsten die zu nennen ist, daß die Pflanzen den freien atmosphärischen Stickstoff zu ihrer Ernährung nicht benötigen, daß sie dazu vielmehr Stickstoffverbindungen aufnehmen müssen. In Deutschland gewann die Bearbeitung derartiger Fragen ein erhöhtes Interesse dadurch, daß *Justus Liebig* aus dem bis 1840 Bekannten das principiell Wichtige von dem Nebensächlichen und Unbedeutenden scharf absonderte und auf die große praktische Wichtigkeit der Theorie der Pflanzenernährung für die Land- und Forstwirthschaft hinwies; bald wurden daher auch beträchtliche öffentliche Mittel für derartige Untersuchungen

zur Verfügung gestellt, die jedoch ebendeshalb, weil sie in den Dienst praktischer Interessen traten und dabei den inneren Zusammenhang aller Vegetationserscheinungen vielfach außer Acht ließen, nicht selten auf Abwege geriethen. Indes wurde doch ein großes Material von Thatsachen angehäuft, welches bei sorgfältiger Sichtung späterhin auch rein wissenschaftlichen Interessen dienen konnte. Einzelne der hervorragendsten Agrikulturchemiker erwarben sich übrigens das Verdienst, neben den praktischen Gesichtspuncten auch die rein wissenschaftlichen zur Geltung zu bringen und in umfangreichen Werken die gesammte Ernährungslehre der Pflanzen, soweit es sich ohne tieferes Eingehen auf die Organisation derselben thun ließ, vorzutragen; so namentlich Boussingault und bei uns Emil Wolff und Franz Schulze. Aber auch jetzt noch blieben diejenigen Fragen der Ernährung unentschieden, welche die chemischen Vorgänge im Innern der Pflanze selbst betreffen, die Vorgänge der Assimilation und des Stoffwechsels, obwohl auch in dieser Beziehung manche werthvolle Vorarbeiten stattfanden.

Im Vergleich mit den bedeutenden Fortschritten der Sexualtheorie und der Ernährungslehre wurde in den übrigen Theilen der Pflanzenphysiologie nur wenig und dies Wenige nur unzusammenhängend und bruchstückweise zu Tage gefördert; verschiedene Beobachter constatirten den Zusammenhang der vegetabilischen Eigenwärme mit der Sauerstoffathmung; es wurden einzelne neue Thatsachen bezüglich der Abwärtskrümmung der Wurzeln bekannt, Brücke lieferte 1848 eine ausgezeichnete Untersuchung über die Reizbewegungen der Mimosenblätter und Hofmeister zeigte 1857, daß das sogenannte Bluten der Weinrebe und einiger Bäume, bei denen man diese Erscheinung bisher allein kannte, bei allen Holzpflanzen, und nicht bloß im Frühjahr, sondern zu jeder Zeit stattfindet, wenn die geeigneten Bedingungen hergestellt werden. Alle diese und zahlreiche andere vereinzelte Wahrnehmungen waren für die Zukunft sehr werthvoll, wurden aber einseitigen noch nicht zur Ausbildung umfassender Theorien benutzt, da sich Niemand derartigen Fragen ausschließlich und mit der-

jenigen Ausdauer widmete, welche allein auf diesen schwierigen Gebieten zu sicheren Resultaten und zu einer tieferen Einsicht in den inneren Zusammenhang der Erscheinungen führen kann. Ueberraschend gering war der Zuwachs an Kenntnissen betreffs der Saftbewegung in den Pflanzen und noch geringer das, was man über die äußeren Bedingungen der Wachstumsvorgänge und die damit verbundenen Bewegungen zu Tage förderte. Die für die Pflanzenphysiologie so höchst wichtige Abhängigkeit der Vegetationserscheinungen von der Temperatur, wurden zwar nicht ganz vernachlässigt; man gerieth aber auf einen Abweg, indem man sich die Sache leicht machte und die gesammte Vegetationszeit einer Pflanze mit der mittleren Tagestemperatur während derselben multiplicirte, um in diesem Produkt einen Ausdruck für das gesammte Wärmebedürfniß einer gegebenen Pflanze zu finden; ein Mißgriff, durch welchen namentlich die Pflanzengeographie irre geführt wurde.

Was sich von werthvolleren Kenntnissen bis 1851 angesammelt hatte, stellte Mohl in seiner oft erwähnten Schrift über die vegetabilische Zelle ebenso übersichtlich, wie kurz und präcis zusammen, nicht ohne die bestehenden Ansichten kritisch zu beleuchten; ausführlicher, doch weniger kritisch gesichtet, wurde die gesammte Pflanzenphysiologie in dem ebenfalls schon erwähnten Lehrbuch Ungers von 1855 dargestellt und diese beiden Bücher waren es vorwiegend, welche bis in die sechziger Jahre hinein zur Verbreitung der Pflanzenphysiologie beitrugen und diese Aufgabe ehrenvoll lösten; was dagegen in Schacht's Büchern seit 1852 unter dem Namen Pflanzenphysiologie behandelt wurde, beruhte auf so mangelhafter Einsicht, daß dadurch dem Ansehen unserer Wissenschaft eher geschadet, als genützt wurde.

---

Indem ich nun nach dieser vorläufigen Uebersicht zu einer ausführlicheren Darstellung übergehe, finde ich mich veranlaßt die Geschichte der Sexualtheorie von der der übrigen Pflanzen-

physiologie abgefordert vorzutragen. Zu diesem Verfahren fordert der Umstand heraus, daß in der That die Begründung und weitere Verfolgung der Sexualtheorie in ihren entscheidenden Momenten sich ganz unabhängig von den übrigen physiologischen Disziplinen entwickelt hat, so daß die geschichtliche Continuität unterbrochen, die Darstellung unklar werden müßte, wenn man die Entwicklung der Sexualtheorie an die der übrigen physiologischen Disciplinen chronologisch anschließen wollte. Ebenso hat sich auch die Lehre von der Ernährung und Saftbewegung der Pflanzen unabhängig von anderen physiologischen Disciplinen continuirlich weiter entwickelt und wird es sich deshalb empfehlen auch ihr ein besonderes Capitel zu widmen.

Was in früherer Zeit über die Bewegungen der Pflanzentheile und die Mechanik des Wachsthums gedacht worden ist, soll in einem dritten Capitel kurz zusammengestellt werden.

## Erstes Capitel.

### Geschichte der Sexualtheorie.

#### 1.

Von Aristoteles bis auf N. J. Camerarius.

Zu einer richtigen Würdigung dessen, was am Ende des 17. Jahrhunderts durch Rudolph Jakob Camerarius und später durch seine Nachfolger über die Geschlechtsverhältnisse der Pflanzen entdeckt worden ist, wird es beitragen, wenn wir uns darüber unterrichten, was man seit Aristoteles in dieser Beziehung zu Tage gefördert hatte; wir werden dabei zugleich erfahren, wie äußerst unfruchtbar die auf oberflächliche Beobachtung gestützte ältere Philosophie auf einem Gebiet sich erwies, wo nur die inductive Forschung zu Resultaten führen konnte.

Daß Aristoteles <sup>1)</sup> wie viele Spätere die sexuelle Befruchtung zu den Ernährungsvorgängen rechnete und auf diese Weise gerade das specifisch Eigenthümliche der letzteren verkannte, ersieht man deutlich genug aus seiner Aeußerung: dieselbe Kraft der Seele sei die ernährende und die erzeugende. Zu dieser auf ungenauer Erwägung beruhenden Subsumption gefellte sich bei Aristoteles noch außerdem ein auf sehr mangelhafter Erfahrung beruhender Irrthum, insofern er die Sexualität der Organismen in eine causale Beziehung zu ihrer Ortsbewegung setzte. „Bei allen Thieren, heißt es in seinen botanischen Fragmenten, welche Ortsbewegung haben, ist das Weibliche vom Männlichen getrennt, und ein Thier weiblich, das andere männlich, beide jedoch

<sup>1)</sup> Vergl. Ernst Meyer's Gesch. d. Bot. Bd. 1 pag. 98 ff.

gleicher Art, wie beiderlei Menschen. Bei den Pflanzen dagegen sind diese Kräfte vermischt und das Männliche vom Weiblichen nicht unterschieden, daher sie auch aus sich selbst zeugen und keinen Befruchtungstoff ausstoßen“, worauf es weiterhin heißt: „Bei den nicht schreitenden Thieren, wie bei den Schalthieren und denen, welche angewachsen leben, indem sie ein den Pflanzen ähnliches Leben haben, fehlt, wie bei diesen, das Weiblich-Männliche. Gleichwohl werden sie nach der Aehnlichkeit und Analogie männlich und weiblich genannt; denn einen gewissen geringen Unterschied haben sie allerdings. Auch unter den Bäumen tragen einige Frucht, andere keine Frucht; unterstützen aber die fruchtbaren bei dem Garmachen der Früchte, wie dieß der Fall ist bei der Feige und dem Caprificus (der wilden Feige).“

Im Vergleich mit diesen Ansichten des Aristoteles erscheinen die seines Schülers Theophrastos<sup>1)</sup> schon einigermaßen geklärt und auf eine etwas reichhaltigere Erfahrung gestützt. Aber freilich ist auch bei ihm von eigener Beobachtung im Interesse der Frage Nichts zu merken; denn bei Gelegenheit der Angabe, daß unter den Blüthen des medizinischen Apfels (*mali Medicae*) einige fruchtbar, andere nicht fruchtbar seien, sagt er, es sei nöthig nachzusehen, ob etwas Aehnliches auch bei anderen Pflanzen stattfinde, was er selbst in seinem Garten leicht hätte thun können. Uebrigens kommt es ihm mehr darauf an, das ihm Bekannte logisch zu ordnen, als die Frage zu beantworten, ob bei den Pflanzen ein Geschlechtsverhältniß existire. Daß von den Pflanzen gleicher Gattung, sagt er, einige blühen, andere aber sich keiner Blüthe erfreuen, das werde versichert; so solle die männliche Palme blühen, die weibliche nicht, dafür aber Früchte bringen.<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Ich benutze hier Gottlob Schneider's: *Theophrasti Eresii, quae supersunt opera*, Leipzig 1818. Man vergl. daselbst außer dem oben Gesagten die Sätze: *De causis* l. I. c. 13, 4, l. IV. c. 4 und *Historia plantarum* l. II. c. 8.

<sup>2)</sup> Es ist hier zu beachten, daß nicht nur von Theophrast, sondern auch von den Botanikern des 16. und 17. Jahrhunderts, wie bereits in der Geschichte der Systematik gezeigt wurde, die Fruchtanlage überhaupt nicht

Das, so schließt er diesen Satz, sind die Differenzen der Pflanzen und derer, welche keine Frucht zu Stande bringen: woraus fattsam einleuchte, wie groß die Verschiedenheit der Blüthe sei. Im dritten Buch *De causis* (c. 15,3) heißt es: die *Terebinthe* sei theils männlich, theils weiblich, jene sei steril und werde ebendeshalb männlich genannt. Daß *Theophrast* in diesen Dingen sich ganz auf die Erzählung anderer verließ, zeigt eine Stelle in demselben Buch (c. 18,1), wo es heißt: Was man sich erzählt, daß die Frucht der weiblichen *Dattelpalme* nicht ausdauere, wenn man nicht die Blüthe der männlichen mit ihrem Staub über ihr ausschüttelt, ist in der That sonderbar, doch ähnlich der *Caprification* der *Feige*, woraus man fast schließen könnte, daß die weibliche zur Vollendung des Fötus sich selbst nicht genüge; allein dieß müßte nicht bei einer Gattung oder zweien, sondern entweder bei allen oder vielen stattfinden. Man sieht an dieser Stelle recht deutlich, wie vornehm der griechische Philosoph diese wichtige Frage abthut, ohne sich im Entferntesten zu einer eigenen Beobachtung herabzulassen.

Es scheint, daß bis auf *Plinius'* Zeiten, wenn auch nicht bei den Schriftstellern, so doch bei Personen, die sich selbst mit der Natur beschäftigten, die Annahme einer sexuellen Differenz der Pflanzen sich mehr ausgebildet und befestigt habe; denn *Plinius* sagt in seiner *Historia mundi*, wo er das Verhältniß der männlichen und weiblichen *Dattelpalme* beschreibt und namentlich den Blüthenstaub als das Befruchtungsmittel bezeichnet, die Naturkundigen erzählen, alle Bäume und selbst Kräuter besäßen beiderlei Geschlecht.<sup>1)</sup>

Wenn dieses Thema der Naturgeschichte den Philosophen nur wenig Stoff zum Nachdenken bot, so ermangelte es desto weniger, die Phantasie der Dichter anzuregen. *De Candolle*

zur Blüthe gerechnet wird, was *Meyer* *Geschichte* I. p. 164 übersehen zu haben scheint.

<sup>1)</sup> Die ganze betreffende Stelle ist in *De Candolle's* *Pflanzenphysiologie* 1835 II. p. 44 wörtlich citirt und betreffs des Pollens heißt es daselbst: *Ipsa et pulvere etiam foeminas maritare.*



citirt ausführlich die darauf bezüglichen Verse des Ovid, des Claudian und mit selbstverständlicher Uebergang des gesammten Mittelalters die lebhaft poetische Schilderung des Jovianus Pontanus vom Jahr 1505, welche sich auf zwei Dattelpalmen verschiedenen Geschlechts in Brindisi und Otranto bezieht. Für die Naturwissenschaft war damit freilich Nichts gewonnen.

Wie es um die Kenntniß der Sexualität bei den deutschen und niederländischen Botanikern des 16. Jahrhunderts stand, hat bereits Treviranus (Phys. d. Gew. 1838 II p. 371) treffend ausgesprochen: „Was man als männliches Geschlecht bei den Pflanzen bezeichnete, z. B. Abrotanum, Asphodelus, Filix, Polygonum Mas et Femina, gründete sich nur auf eine Verschiedenheit des Habitus, ohne daß man die wesentlich dazu erforderlichen Theile berücksichtigte. Es ist jedoch zu bemerken, daß die minder gelehrteren unter den älteren Botanikern z. B. Fuchs, Mattioli, Tabernaemontanus sich dieser Bezeichnungsart der Pflanzen häufiger bedienen; die gelehrten aber z. B. Konrad Gesner, Clusius, J. Bauhin seltener und nur, um eine bereits bekannte Pflanze anzudeuten. Clusius merkt zwar in der Beschreibung von ihm aufgesundener Gewächse häufig die Form und Farbe, auch wohl die Zahl der Staubfäden an — — — auch nennt er von Carica Papaya das Individuum mit Staubfadenblüthen das männliche, das mit Fruchtblüthen das weibliche, indem er sie, obwohl der nämlichen Gattung, doch einem verschiedenen Geschlechte angehörig hält. Allein er begnügt sich zu sagen: Man behaupte, sie seien einander so befreundet, daß der weibliche Baum keine Frucht bringe, wenn der männliche nicht in seiner Nähe, sondern durch einen weiten Raum von ihm getrennt sei (Cur. poster. 42).“

Bei den hier genannten Botanikern haben wir es mit einfacher Unkenntniß der Sache zu thun; bei dem botanischen Philosophen Caesalpin dagegen ist es die Consequenz des aristotelischen Systems, welche ihn veranlaßt, die Annahme getrennter Geschlechtsorgane bei den Pflanzen als ihrer Natur widersprechend ausdrücklich zurückzuweisen. Es ist schwer begreiflich, wie De

Candolle l. c. p. 48 sagen konnte, Caesalpin habe das Vorhandensein der Geschlechter bei Pflanzen bereits erkannt. Schon seine Auffassung der vegetabilischen Samenkörner als Analagon des männlichen Samens der Thiere, mußte ihm das Verständniß der Sexualität bei den Pflanzen unmöglich machen. Dasselbe beweist auch seine Annahme, daß der Same der Pflanzen aus dem Mark als dem Lebensprincip der Pflanze entspringe und in Zusammenhang hiermit heißt es im ersten seiner sechzehn Bücher p. 11: *Non fuit autem necesse, in plantis genituram aliquam distinctam a materia secerni, ut in animalibus, quae mare et femina distinguuntur.* Die den Fruchtknoten umgebenden oder von ihm getrennten Blüthentheile sammt den Staubgefäßen betrachtete er nur als Hüllen des Fötus und wenn er auch, wie schon gezeigt wurde, sehr wohl wußte, daß bei manchen Pflanzen, wie bei der Haselnuß, Kastanie, dem Ricinus, Taxus, Mercurialis, Urtica, Cannabis, Mais, die Blüthen von den Fruchtanlagen getrennt sind und sogar anführt, daß man die sterilen Individuen Männchen, die fruchtbaren Weibchen nenne, so faßte er dieß doch nur als eine populäre Bezeichnung auf, ohne ein Geschlechtsverhältniß wirklich zuzulassen; bezüglich der Ausdrücke *mas et foemina* heißt es p. 15: *Quod ideo fieri videtur, quia foeminae materia temperatior sit, maris autem calidior; quod enim in fructum transire debuisset, ob superfluum caliditatem evanuit in flores, in eo tamen genere foeminas melius provenire et foecundiores fieri ajunt, si juxta mares serantur, ut in palma est animadversum, quasi halitus quidam ex mare efflans debilem foeminae calorem expleat ad fructificandum.*

Vom Pollen ist dabei keine Rede, noch weniger von einer Verallgemeinerung des bei den getrenntgeschlechtigen Blüthen Wahrgenommenen auf die gewöhnlichen, wo Blüthe und Fruchtanlage im Sinne Caesalpin's vereinigt sind. Auch das in unserem ersten Buch p. 51 über seine Ansicht von dem Verhältniß zwischen Samen und Sproß Citirte zeigt, daß ihm die Samenbildung nur eine edlere Art der Fortpflanzung, als die

durch Knospen sei, nicht aber wesentlich verschieden davon. So wie sich Caesalpin einmal die aristotelische Lehre zurecht gelegt hatte, konnte ihm überhaupt die Annahme der Sexualität der Pflanzen nicht passen.

Was Prosper Alpin 1592 über die Bestäubung der Dattelpalme sagt, enthält nichts Neues, außer, daß er in Aegypten es selbst gesehen hatte. (De Candolle l. c. p. 47).

Der Böhme Adam Zaluzianský<sup>1)</sup> suchte 1592 das bis dahin Ueberlieferte, ohne jedoch selbst Beobachtungen zu machen, zu einer Art Theorie zu verschmelzen. Der Foetus, sagt er, ist ein Theil der pflanzlichen Natur, den die Pflanze aus sich hervorbringt und unterscheidet sich also von dem Sproß, insofern dieser aus der Pflanze hervowächst, wie ein Theil aus dem Ganzen, jener dagegen, wie ein Ganzes aus einem Ganzen.

Fast wörtlich citirt er aus Plinius den Satz: die Naturbeobachter behaupteten, daß alle Pflanzen beiderlei Geschlecht besitzen, aber so, daß bei den einen die Geschlechter vermischt, bei den anderen vertheilt sind. Bei vielen Pflanzen sei das Männliche und Weibliche gemischt, weshalb sie die Fähigkeit haben, für sich allein zu zeugen, ähnlich wie manche androgynne Thiere; und er versteht nicht, deutlicher als Aristoteles, dies aus der mangelnden Ortsbewegung der Pflanzen zu erklären. So sei es bei der größten Mehrzahl der Pflanzen. Bei anderen jedoch, wie es namentlich bei der Palme feststeht, sei das Männliche und Weibliche getrennt und die weiblichen bringen ohne die männlichen keine Frucht und wo der Staub der letzteren nicht von selbst zu jenen gelangt, da könne der Mensch nachhelfen. Auch hier wie bei den anderen Schriftstellern blickt die Sorge durch, man möge Pflanzen von verschiedenem Geschlecht für verschiedene Arten halten. Auch nimmt Zaluzianský Bezug auf

<sup>1)</sup> Seine *Methodus herbaria* soll schon 1592 herausgekommen sein; mir ist sie jedoch unbekannt; das oben Mitgetheilte stützt sich auf ein langes wörtliches Citat Koeper's (in seiner Uebersetzung von De Candolle's Physiologie. II. p. 49) der eine Auflage von 1604 vor sich hatte.

die landläufige Unterscheidung vieler Pflanzen in männliche und weibliche nach gewissen äußerlichen Verschiedenheiten.

Gewiß hat auch Jungius die damals bekannten Thatfachen und Ansichten ebenfalls gekannt; das Studium seiner botanischen Schriften jedoch zeigt Nichts, was auf eine Annahme wirklicher Sexualität bei den Pflanzen, auf die Nothwendigkeit des Zusammenwirkens zweierlei Geschlechter zum Zweck der Fortpflanzung sich deuten ließe. Fast möchte man glauben, daß gerade die gelehrtesten und ernstesten Männer, wie Caesalpin und Jungius, die Annahme der Sexualität bei den Pflanzen als eine Absurdität betrachteten, mit der man sich nicht gerne befaßt. Diesen Eindruck macht auch die Lectüre von Malpighi's Pflanzenanatomie. Er war es, der die erste sorgfältige Entwicklungsgeschichte des Samens gab und sogar die früheren Entwicklungsstufen des Embryos im Embryosack studirte und dennoch sagt er bei dieser Gelegenheit Nichts über die Mitwirkung des in den Antheren enthaltenen Staubes zur Embryobildung, ja er erwähnt nicht einmal der Ansichten früherer Schriftsteller darüber. Auch Malpighi betrachtete wie Caesalpin die Samenbildung nur als eine andere Form der gewöhnlichen Knospenbildung, wie überhaupt die Fortpflanzung nur als eine andere Form der Ernährung. Daß man die Pflanzen mit unfruchtbaren Blüthen als männliche bezeichnet, wird nur nebenbei als Volksmeinung mit erwähnt (p. 52) und zum Schluß die Theorie aufgestellt, daß die Staubgefäße ebenso wie die Blumenblätter einen Theil des Saftes aus der Blüthe entfernen, um so einen reineren Saft zur Bildung der Samen zu gewinnen (p. 56).

In allen die Geschichte der Sexualität betreffenden Nachrichten wird ein in der Geschichte der Botanik sonst Unbekannter Sir Thomas Millington als derjenige bezeichnet, der zuerst die Staubgefäße als männliche Geschlechtsorgane in Anspruch genommen habe. Die einzige Nachricht darüber beschränkt sich jedoch auf folgende Mittheilung Grew's, in dessen *Anatomy of plants* 1682 p. 171 ch. 5. §. 3. „In Unterredung hierüber (nämlich über die Bedeutung der von Grew mit dem Worte

attire Schmuß<sup>1)</sup> bezeichneten Staubfäden für die Samenbildung) mit unserem gelehrten Savilian Professor Sir Thomas Millington, sagte mir derselbe, er sei der Meinung, daß das attire als männliches Organ zur Erzeugung des Samens diene. Ich erwiderte sogleich, daß ich derselben Meinung, sei, gab ihm einige Gründe dafür an und beantwortete einige Einwürfe, welche derselben entgegenstehen könnten.“ Dann fährt Grew fort (p. 172), die Summe seiner diesen Gegenstand betreffenden Gedanken<sup>2)</sup> sei Folgendes: Zunächst schein es, daß das attire dazu diene, gewisse überflüssige Theile des Saftes abzuscheiden, zur Vorbereitung der Erzeugung des Samens. Sowie die Blütenblätter (foliature) dazu dienen, die flüchtigen salinischen Schwefeltheile wegzuschaffen, so dient das attire zur Verminderung und Adjustirung der luftartigen; damit der Same desto öligter werden könne und seine Principien besser fixirt werden. Wir befinden uns hier nämlich auf dem Boden der damaligen Chemie, wo Schwefel, Salz und Del die Hauptsache war. Dem entsprechend, fährt Grew fort, habe die Blume gewöhnlich einen stärkeren Geruch als das attire, weil der salinische Schwefel stärker ist, als der luftartige, welcher zu subtil ist, um den Sinn zu afficiren u. s. w. Mit engem Anschluß an Malpighi's Ansicht betrachtet er nun diese Abscheidungen ähnlich den menses als solche, durch welche der Saft im Fruchtknoten für die herannahende Entstehung des Samens qualificirt wird. Und so wie das junge attire bevor es sich öffnet, den weiblichen menses entspreche, sei es wahrscheinlich, daß später, wenn es sich öffnet, es die Function des Männchens erfülle, wie sich aus der Form (!) dieser Theile schließen lasse. Wie verwirrt es aber auch in dieser Beziehung noch bei Grew steht, zeigt folgender Satz, (p. 152 § 6), den ich mit den Worten des Dri-

<sup>1)</sup> Bei den Compositen bezeichnet Grew jedoch die einzelnen Blüten als florid attire (p. 37).

<sup>2)</sup> Man vergl. damit p. 38 und 39 des ersten 1671 erschienenen Theils dieses Werkes Gesagte, wo Grew noch keine fernelle Bedeutung der Staubfäden annahm.

ginals hier folgen lasse: for in the florid attire (in den einzelnen Blüthen der Compositenköpfe) the blade (Griffel und Narbe) doth not unaptly resemble a small penis, with the sheath upon it, as its praeputium. And in the seedlike attire the several thecae are, like so many little testikles. And the globulets and other small partikles upon the blade or penis and in the thecae, are as the vegetable sperme. Wich as soon, as the penis is exserted or the testikles come to break, falls down upon the seedease or wombe and so touthes it with a prolific virtue.

Dem Bedenken, daß demnach dieselbe Pflanze männlich und weiblich sein müsse, tritt er mit der Thatsache entgegen, daß Schnecken und andere Thiere sich ebenso verhalten. Daß aber die Pollenkörner nur dadurch, daß sie auf den Fruchtknoten (uterus) fallen, diesem oder seinem Saft eine prolific virtue ertheilen, sei um so wahrscheinlicher, wenn man den Befruchtungsvorgang bei manchen Thieren damit vergleicht (wobei Grew sonderbare Dinge zur Lage fördert). Der ganze Abschnitt schließt mit der Bemerkung, wenn man eine vollständige Aehnlichkeit zwischen Thieren und Pflanzen in dieser Beziehung fordern wollte, so hieße das, verlangen, die Pflanze solle nicht einem Thiere ähnlich, sondern selbst ein Thier sein.

Fragt man sich nun, was etwa Millington und Grew wirklich geleistet haben, so besteht es in der Vermuthung, daß die Staubgefäße den männlichen Befruchtungstoff erzeugen, eine Ansicht, die hier aber mit den wunderlichsten chemischen Theorieen und thierischen Analogieen eng verknüpft auftritt. Merkwürdig wie krumm die Wege sind, auf denen die Wissenschaft zuweilen fortschreitet; Grew, wenn er einmal irgend Sexualität bei den Pflanzen annehmen wollte, hätte einfach an Theophrast's Angabe anknüpfen können, daß man zur Befruchtung weiblicher Palmen den Blütenstaub der männlichen über ihnen ausschüttle und da Grew ebenso wie Malpighi den Blütenstaub in den Staubgefäßen vorfand, konnten diese letzteren ohne

Weiteres und noch dazu auf ein Jahrtausende altes Experiment gestützt als die männlichen Organe in Anspruch genommen werden. Der älteren Ansichten und Erfahrungen jedoch erwähnt Grew mit keinem Wort. Irgend ein Experiment zur Beantwortung der Frage hat auch er ebensowenig gemacht, wie irgend ein anderer Schriftsteller vor Camerarius. Es war schon ein Fortschritt, daß Ray in seiner *Historia plantarum* (1693. I. Cap. 10. p. 17. II. p. 1250) diesen so äußerst unklaren Gedankengang Grew's durch Hinweis auf die diöcischen Pflanzen und auf die alten Erfahrungen an der Dattelpalme, klärte und mehr in's richtige Geleise brachte, ohne jedoch auch seinerseits durch Experimente der Frage näher zu treten. Zudem war der eigentliche Entdecker der Sexualität, Camerarius, schon zwei Jahre vor dem Erscheinen der *Historia plantarum* Ray's mit der experimentellen Lösung des Problems beschäftigt. Auch was Ray 1694 in der Vorrede zu seinem *Sylloge stirpium* sagt, ist eben nur eine Behauptung, die sich auf kein Experiment stützt. Aber selbst wenn man den Aeußerungen Grew's und Ray's einen größeren Werth beilegen wollte, so würde doch die Vergleichung der Art und Weise, wie Camerarius die Sache angriff, ohne Weiteres zeigen, daß er es gewesen ist, der zunächst die Frage theoretisch soweit geklärt hat, daß sie einer experimentellen Behandlung zugänglich wurde und daß er unzweifelhaft der Erste war, der nicht nur Experimente überhaupt in dieser Richtung unternahm, sondern diese auch mit großem Geschick durchführte, wie wir im Folgenden sehen werden. Linné traf das Richtige, wenn er (*Amoenitates* I 1749 p. 62) sagt, Camerarius habe zuerst das Geschlecht und die Erzeugung der Pflanzen deutlich bewiesen (*perspicue demonstravit*).

## 2.

Begründung der Lehre von der Sexualität der Pflanzen durch Rudolph  
Jacob Camerarius  
1691 — 1694.

Was man bis zum Jahre 1691 über die Sexualität der Pflanzen wußte, waren also die schon von Theophrast erzählten Thatsachen betreffs der Dattelpalme, der Terebinthe und des medischen Apfels, ferner die Vermuthungen Millington's Grew's und Ray's, denen jedoch die Ansicht Malpighi's als ebenso berechtigt entgegenstand. Zu einer wissenschaftlich festgestellten Thatsache konnte die Sexualität der Pflanzen nur auf einem einzigen Weg, dem des Experiments, erhoben werden; es mußte gezeigt werden, daß ohne die Mitwirkung des Blüthenstaubes keimfähige Samen nicht entstehen. Nach allen vorliegenden historischen Documenten war N. J. Camerarius der Erste, welcher einen derartigen Versuch zur Lösung der Frage machte und demselben zahlreiche andere Experimente folgen ließ. Eine ganz andere Frage ist es, wie der Befruchtungsstoff zu den befruchtungsfähigen Samenanlagen gelangt und diese konnte erst dann einen Sinn haben, wenn durch Experimente festgestellt war, daß der Pollen überhaupt zur Befruchtung des Samens unentbehrlich ist.

J. Ch. Mikán, Professor der Botanik in Prag, hat sich das Verdienst erworben, die sehr zerstreuten, daher wenig bekannt gewordenen Schriften des Rudolph Jakob Camerarius<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Rudolph Jacob Camerarius geboren zu Tübingen 1665 starb daselbst 1721. Nachdem er Philosophie und Medicin studirt, durchreiste er von 1685 bis 1687 Deutschland, Holland, England, Frankreich und Italien; 1688 wurde er Prof. extraord. und Director des botan. Gartens in Tübingen, 1689 Professor der Physik bis 1695 und zuletzt, als Nachfolger seines Vaters Elias Rudolph Camerarius, erster Professor der Universität; sein Sohn Alexander, eines seiner zehn Kinder, wurde später sein Nachfolger in dieser Stellung. (Nach einem Artikel der Biographie universelle von Du Petit-Thouars). Auch die anderen, nicht das Ge-



in Verbindung mit einigen solchen Koelreuter's zu sammeln und unter dem Titel R. J. Camerarii opuscula botanici argumenti 1797 (Pragae) herauszugeben. Ich werde mich hier ganz vorwiegend an dieses, wie es scheint, nur wenig bekannte Buch halten. Die kleinen vorläufigen Mittheilungen des Camerarius sind daselbst aus dem neunten und zehnten Jahrgang der zweiten und aus dem fünften und sechsten Jahrgang der dritten Dekurie der Ephemeriden der Leopoldina wörtlich abgedruckt; der uns später beschäftigende Brief an Valentin nach J. G. Smelin's Ausgabe von 1749 wiedergegeben; ebenso ein Auszug desselben und eine Antwort des Valentin.

Camerarius hatte beobachtet, daß ein weiblicher Maulbeerbaum einmal Frucht trug, obwohl kein männlicher Baum (amentaceis floribus) in der Nähe war, daß aber die Beeren nur taube, hohle Samen enthielten, welche er mit den unfruchteten Windeiern der Vögel verglich. Durch diese Beobachtung aufmerksam geworden, machte er nun das erste Experiment mit einer anderen zweihäufigen Pflanze, dem Bingelkraut (*Mercurialis annua*); er nahm von den freiwachsenden Pflanzen Ende Mai zwei weibliche Exemplare (die man früher als männliche bezeichnete, die er jedoch als die weiblichen erkannte), setzte sie in Töpfe und sonderte sie von anderen ab. Die Pflanzen gediehen vortrefflich, die Früchte schollen zahlreich an, halb reif aber begannen sie zu vertrocknen und nicht eine brachte vollen Samen; seine Mittheilung darüber ist vom 28. Dezember 1691 datirt. In der dritten Dekurie der Ephemeriden annus V erzählt er, daß er in einer Ausfaat von Spinat neben diöcischen Pflanzen auch monöcische gefunden habe, daselbe habe Ray bei *Urtica romana* beobachtet, was Camerarius an drei anderen Arten bestätigt fand. Die Nichtbeachtung dieser Thatsache hat später vielfach irrige Deutung der Experimente und Zweifel an der Sexualität veranlaßt.

schlecht der Pflanzen betreffenden Abhandlungen des Camerarius zeichnen sich vor denen ihrer Zeit durch geistvolle Auffassung und klare Darstellung aus.

Das Hauptwerk des Camerarius über die Sexualität der Pflanzen ist jedoch seine vielgenannte, aber wie es scheint, von sehr Wenigen gelesene *De sexu plantarum expistola*, die er am 25. August 1694 an Valentin Professor in Gießen richtete. Dieser Brief ist das umfangreichste, was bis dahin und selbst bis in die Mitte des vorigen Jahrhunderts über die Sexualität der Pflanzen geschrieben wurde; er enthält aber auch das bei Weitem Gründlichste in dieser Richtung vor Koelreuter. Die Darstellungsweise weicht sehr zu ihrem Vortheil von der jener Zeit weit ab und ist durchaus im modern naturwissenschaftlichen Sinn gehalten: eine vollständige Kenntniß der einschlägigen Literatur wird hier mit sorgfältiger Kritik gehandhabt; der Blüthenbau klarer als jemals vorher und lange nach ihm dargestellt und zwar ausdrücklich in der Absicht, den Sinn seiner Experimente über die Sexualität verständlich zu machen. Man sieht es der ganzen Haltung des Briefes an, daß Camerarius von der außerordentlichen Wichtigkeit der Frage durchdrungen war und daß es ihm darauf ankam, die Existenz der Sexualität auf jede mögliche Weise festzustellen.

Nach der ausführlichen Betrachtung der Blüthenheile, der Antheren mit ihrem Pollen, des Verhaltens der befruchteten und unbefruchteten Samenanlagen, der Erscheinungen an gefüllten Blumen u. dgl., woraus er mit vieler Umsicht die Bedeutung der Antheren (apices) ableitet, geht er nun zum directen Beweis über: „In der zweiten Abtheilung von Pflanzen sagt er, bei welcher die männlichen Blüthen von den weiblichen auf derselben Pflanze getrennt sind, habe ich auch zwei Beispiele davon kennen gelernt, welch' schlimme Wirkung die Entfernung der Antheren ausübt. Als ich nämlich zunächst von dem *Ricinus* die männlichen Blüthen (globulos), bevor die Antheren sich ausbreiteten, wegnahm und das Auftreten jüngerer verhinderte, während ich zugleich die vorhandenen Fruchtstände schonte, erhielt ich niemals vollständigen Samen, sondern ich sah leere Blasen, welche endlich erschöpft und vertrocknet zu Grunde gingen. Ebenso wurden von dem Mais die bereits herabhängenden Narben

(coma) geschickt abgeschnitten, worauf die beiden Kolben völlig ohne Samen blieben, obgleich die Zahl der tauben Schalen (vesicularum) sehr groß war.“ Betreffs der diöcischen Pflanzen *Morus* und *Mercurialis* verweist er auf seine früheren Mittheilungen in den Ephemeriden und auch der Spinat habe diese Resultate bestätigt. Nach dem Hinweis auf ähnliche Verhältnisse bei den Thieren fährt er fort: „Im Pflanzenreich findet keine Erzeugung durch Samen, dieses vollkommenste Geschenk der Natur, dieses allgemeine Mittel zur Erhaltung der Species statt, wenn nicht vorher die Antheren, die in dem Samen enthaltene junge Pflanze vorbereitet haben (nisi praecedanei florum apices prius ipsam plantam debite praeparaverint). Es scheint daher gerechtfertigt, jenen apices einen edleren Namen beizulegen und die Bedeutung von männlichen Geschlechtsorganen, da die Kapseln derselben Behälter sind, in welchen der Same selbst, nämlich jenes Pulver, der subtilste Theil der Pflanze, secernirt und gesammelt wird, um von hier aus später abgegeben zu werden. Ebenso leuchtet ein, daß der Fruchtknoten mit seinem Griffel (seminale vasculum cum sua plumula sive stilo) das weibliche Geschlechtsorgan der Pflanze darstellt.“ Weiterhin geht er auf des Aristoteles Theorie der vermischten Geschlechter der Pflanzen ein und führt Swammerdam's Entdeckung des Hermaphroditismus der Schnecken an, was bei Thieren Ausnahme, bei den Pflanzen aber Regel sei. Ein Irrthum, der aber erst hundert Jahre später durch Konrad Sprengel erkannt und endlich in neuester Zeit vollkommen widerlegt worden ist, war es allerdings, wenn Camerarius glaubte, daß die hermaphroditischen Blüthen sich selbst befruchten, was er im Vergleich mit den Schnecken sehr sonderbar findet, was aber die meisten Botaniker trotz Koelreuter und Sprengel bis auf die neueste Zeit nicht sonderbar gefunden haben. Daß man am Schluß des 17. Jahrhunderts die Sexualität der Pflanzen höchstens im bildlichen Sinne gelten ließ (wobei Ray ausgenommen werden muß), daß aber Camerarius dieselbe ganz in demselben Sinne, wie bei den Thieren auffaßte, und diese Auffassung zur

Geltung zu bringen suchte, erkennt man an den starken Ausdrücken, welche er braucht, um zu zeigen, daß bei den Diöcisten der Unterschied von männlicher und weiblicher Pflanze nicht bloß bildlich zu verstehen sei. Sowie bei den Thieren entstehe auch bei den Pflanzen der neue Fötus, das im Samen enthaltene Pflänzchen, erst nach dem Abblühen innerhalb der Samenhaut. Bezeichnend ist es dabei für die in jener Zeit noch immer geltende Autorität der Alten, daß Camerarius es für nöthig hält, ausdrücklich hervorzuheben, daß die Ansichten des Aristoteles, Empedokles und Theophrast seiner eigenen Sexualtheorie nicht im Wege stehen. Der ächte Naturforscher und kritische Geist macht sich aber darin bei Camerarius geltend, daß er den für die Thiere schon damals erhobenen Streit, ob das Ei oder das Spermatozoid (vermis) den Fötus erzeuge, auf sich beruhen läßt, da es einstweilen nur darauf ankomme, die sexuelle Differenz zu konstatiren, aber nicht die Art der Zeugung; wünschenswerth sei ihm allerdings, daß man untersuche, was die Pollenkörner enthalten, wie weit sie in die weiblichen Theile eindringen, ob sie unverletzt bis zu den empfangenden Samen vorrücken, oder was sie entlassen, wenn sie etwa vorher zerspringen. Den Verdiensten Grew's um die Kenntniß des Pollens und seiner Bedeutung läßt er volle Gerechtigkeit widerfahren.

Dem naturwissenschaftlichen Sinn des Camerarius macht es alle Ehre, daß er selbst eine Reihe von Einwänden gegen seine Sexualtheorie hervorhebt; zu diesen gehört, daß die Lycopodien und Equiseten aus ihrem Staub, wie er glaubt, keine jungen Pflanzen erzeugen; er vermuthete daher, daß ihnen die Samen fehlen. Es ist aber zu beachten, daß die Keimung der Equiseten und Lycopodien überhaupt erst in unserem Jahrhundert beobachtet worden ist. Ein für jene Zeit wichtigerer Einwand lag darin, daß ein dritter Kolben einer kastrierten Maispflanze elf befruchtete Samen enthielt, über deren Entstehung er keine Rechenschaft zu geben wußte. Noch ärgerlicher war ihm, daß drei aus dem Feld genommene Hanspflanzen, im Garten

kultivirt, dennoch fruchtbare Samen brachten, was er durch verschiedene Annahmen über unbemerkte Bestäubung zu erklären sucht. Auch dieß veranlaßte ihn zu einem neuen Versuch; im nächsten Jahr brachte er nämlich einen Topf mit Hanfskeimpflanzen in einen abgeschlossenen Raum; es entstanden drei männliche und drei weibliche Pflanzen; die drei männlichen wurden (nicht von ihm selbst) bevor sie ihre Blüthen öffneten, abgeschnitten; es entstanden zwar sehr viele taube Samen, aber auch ziemlich viel fruchtbare. Wie es zu gehen pflegt, klammerten sich die Neider und diejenigen, welche sich selbst das Verdienst des Camerarius anzueignen suchten, an diese mißlungenen Versuche, ohne freilich irgend eine Erklärung der gelungenen Versuche geben zu können. Für uns ist die Angabe seiner mißlungenen Versuche vielmehr der Beweis der Genauigkeit seiner Beobachtungen, denn wir kennen jetzt die Ursache des Mißlingen, die Camerarius selbst eigentlich schon beobachtet, aber nicht zur Erklärung benutzt hatte. Man darf wohl annehmen, daß er in ruhigerer Zeit seine ohnehin ausgezeichnete Untersuchung auch in dieser Beziehung abgerundet haben würde, denn am Schluß des Briefes beklagte er sich über die Unbill des herrschenden Krieges; es war die Zeit der Raubzüge Ludwig's XIV. Am Schluß des Briefes findet sich eine aus 26 vierzeiligen Strophen bestehende lateinische Ode, welche von einem Unbekannten, wahrscheinlich einem Schüler des Camerarius, gedichtet worden ist; ähnlich wie Goethe's bekanntes Gedicht den Inhalt seiner Metamorphosenlehre, so enthält diese, allerdings nicht göthische Ode im Wesentlichen den Inhalt der *epistola de sexu plantarum*; sie beginnt mit den Worten:

Novi canamus regna cupidinis,  
 Novos amores, gaudia non prius  
 Audita plantarum, latentes  
 Igniculos, veneremque miram.

## 3.

Verbreitung der neuen Lehre, ihre Anhänger und Gegner.

1700 — 1760.

Kein Theil der Botanik ist so oft historisch behandelt worden, wie die Lehre von der Sexualität der Pflanzen. Da jedoch die Mehrzahl der Berichtersteller die Quellen nicht aufsuchten, so sind die Verdienste der wirklichen Begründer und Förderer der Lehre vielfach zum Vortheil Anderer verdunkelt worden; selbst deutsche Botaniker haben das Verdienst des *Cam er a r i u s*, weil sie dessen Schriften nicht kannten oder kein Urtheil über die Frage und ihre Lösung hatten, Franzosen und Engländern zugeschrieben. Ich habe es mir angelegen sein lassen, die Literatur des 18. Jahrhunderts in dieser Beziehung sorgfältig zu durchforschen und werde hier zu zeigen versuchen, in wie weit vor *Koelreuter* noch irgend Jemand zur Gründung der Sexualtheorie thatsächlich Etwas beigetragen hat. Wie es bei großen Neuerungen in der Wissenschaft immer zu gehen pflegt, fanden sich solche, welche die neue Theorie einfach leugneten, Viele, die sie ohne Verständniß des Fragepunctes annahmen, Andere, welche sie von herrschenden Vorurtheilen durchdrungen schief auffaßten und entstellten, Manche, die es versuchten, das Verdienst des Entdeckers sich selbst zuzuschreiben und nur sehr Wenige, welche mit richtigem Verständniß der Frage durch neue Untersuchungen die Sache förderten.

Von denen, welche durch eigene Beobachtungen zur Lösung der Frage beizutragen suchten, sind aber zwei Abtheilungen zu unterscheiden; zuerst diejenigen, denen die Frage, ob überhaupt der Pollen zur Samenbildung nöthig sei, die Hauptsache war. In diese Abtheilung gehören *Bradley*, *Logan*, *Müller*, *Gleditsch*. Andere nahmen dagegen die Sexualität überhaupt als erwiesen an und suchten zu zeigen, auf welche Weise der Pollen die Befruchtung des Samens bewirke; dahin gehören *Geoffroy* und *Morland*. Eine zweite Classe der hier in

Betracht kommenden Schriftsteller sind diejenigen, welche die Frage ohne eigene Beobachtungen und Experimente glaubten behandeln zu können, und aus allgemeinen Gründen das von den Beobachtern Festgestellte entweder einfach acceptirten wie Leibniz, Burckhard und Baillant, oder aus philosophischen Gründen von Neuem zu beweisen suchten, wie Linné und seine Schüler, oder endlich die Sexualität einfach verwarfen, wie Tournefort und Pontedera. Endlich wäre Patrick Blair zu nennen, der selbst nichts leistete, sondern einfach die gesammten Resultate des Camerarius sich aneignete und zum Lohn dafür sogar von deutschen späteren Schriftstellern auch als einer der Begründer der Sexualtheorie angeführt wird.<sup>1)</sup>

Sehen wir zunächst, was durch weitere Experimente und Beobachtung wirklich zu Tage gefördert wurde. Der Erste, welcher Experimente mit hermaphroditen Blüthen anstellte, um die Sexualität der Pflanzen überhaupt zu erweisen, scheint Bradley (*New improvements in gardening* 1717 I p. 20) gewesen zu sein. Er pflanzte zwölf Tulpen auf einen von anderen Tulpen abgelegenen Platz des Gartens und nahm ihnen, sobald sie sich zu öffnen anfingen, die Antheren weg; der Erfolg war, daß nicht eine derselben Samen hervorbrachte, während an einer anderen Stelle desselben Gartens 400 Tulpen massenhaft Samen lieferten.

Wieder vergehen zwei Jahrzehnte, bis ein neues Experiment gemacht wird. James Logan,<sup>2)</sup> Gouverneur von Pennsylvanien, ein geborner Irländer, hatte in jeder Ecke seines Gartens, der vierzig Fuß breit und ungefähr achtzig lang war,

<sup>1)</sup> Man vergl. P. Blair's: *Botanik essays in two parts* 1720 p. 242 bis 276; das unverschämte Plagiat an Camerarius erstreckt sich sogar bis auf die erwähnte Ode.

<sup>2)</sup> Dieß nach Koelreuter's Bericht in dessen: *Historie der Versuche über das Geschlecht der Pflanzen in opuscula bot. argum.* von Rifan p. 188. Logan's Werk: *Experim. et meletemata de plant. generatione* ist mir unbekannt geblieben; nach Prißel erschien es 1739 in Haag Koelreuter citirt eine Londoner Ausgabe von 1747.

einige Maispflanzen gesetzt und verschiedene Maßregeln getroffen. Im October bemerkte er nun folgende Ergebnisse: die Kolben derjenigen Pflanzen, an denen er die männlichen Rispen, als bereits die Narben herabhingen, weggeschnitten hatte, schienen zwar ein ganz gutes Ansehen zu haben; nach genauerer Untersuchung waren sie jedoch sämmtlich unbefruchtet, ausgenommen einen, der nach jener Seite gerichtet war, von woher der Wind den Pollen anderer Maispflanzen zuwehen konnte. An denjenigen Kolben, die ihrer Narben zum Theil beraubt worden waren, fand er gerade so viel Körner als er Narben hatte stehen lassen. Ein noch vor Austritt der Narben in Mouffelin eingehüllter Kolben ergab nur unfruchtbare, leere Samenschalen.

Von besonderem Interesse sind die späteren Versuche Müller's von 1751, welche Koelreuter aus dem Gärtnerlexicon (II. Theil p. 543)<sup>1)</sup> mittheilt, insofern hier zum ersten Mal die Insectenhülse bei der Bestäubung beobachtet wurde. Müller pflanzte zwölf Tulpen in einer Entfernung von sechs bis sieben Ellen von einander und nahm ihnen sobald sie sich öffneten, ihre Staubfäden sorgfältig weg; er glaubte hierdurch die Befruchtung gänzlich verhindert zu haben; einige Tage später jedoch sah er Bienen in einem gewöhnlichen Tulpenbeet sich mit Pollen bedecken und zu seinen kastrierten Blumen hinfliegen. Als sie wieder fort waren, bemerkte er, daß sie eine zur Befruchtung hinreichende Menge von Blumenstaub auf den Narben zurückgelassen hatten und wirklich brachten auch diese Tulpen Samen. Müller sonderte auch männliche Spinatpflanzen von weiblichen ab und fand, daß die letzteren zwar große aber keimlose Samen trugen.

Professor Leditsch, Director des botanischen Gartens in Berlin, veröffentlichte in demselben Jahr (Hist. de l'acad. roy. des sc. et des lettres für das Jahr 1749, ausgegeben 1751, Berlin) einen Versuch über die künstliche Befruchtung der *Palma tactylifera folio flabelliformi*, was unzweifelhaft

<sup>1)</sup> Ich benutze hier Koelreuter's schon genannten Bericht in Mikán's citirter Sammlung.



unser *Chamerops humilis* ist, da er selbst p. 105 sagt, es sei Linné's *Chamerops* und Koelreuter die Pflanze in seinem Bericht ebenfalls so nennt. Diese Abhandlung ist durch ihre wissenschaftliche Haltung, durch die gelehrte Behandlung der Fragepunkte das Beste, was seit Camerarius bis auf Koelreuter in dieser Richtung geleistet wurde. Wir erfahren aus der Einleitung, daß es im Jahre 1749 nur noch Wenige gab, welche die Sexualität der Pflanzen in Zweifel zogen. Er selbst habe sich eine vollständige Ueberzeugung von der Sexualität durch mehrjährige Experimente mit Pflanzen der verschiedensten Art zu erwerben gesucht. Er habe besonders in den letzten Jahren vorwiegend die diöcischen Bäume zur Untersuchung gewählt, *Ceratonia*, *Therebinthus*, *Lentiscus* und diejenige Species der Dattelpalme, welche man gewöhnlich *Chamerops* nennt. Nachdem er über die Entstehung keimfähiger Samen der Terebinthe und des Mastixbaumes durch künstlich eingeleitete Bestäubung berichtet, wendet er sich zu dem *Chamerops*, von welcher Art Prinz Eugen wiederholt Exemplare von bedeutender Größe aus Afrika hatte kommen lassen; ein Exemplar habe bis zu hundert Pistolen gekostet; sie gingen jedoch zu Grunde, ohne zu blühen. Unsere Palme in Berlin, fährt er fort, die vielleicht achtzig Jahre alt sein mag, ist rein weiblich; sie habe nach der Behauptung des Gärtners niemals Früchte getragen und Glebitsch selbst fand in fünfzehn Jahren keinen fruchtbaren Samen an derselben. Da es in Berlin keinen männlichen Baum dieser Art gab, ließ Glebitsch den Pollen aus dem Garten des Caspar Bose in Leipzig kommen. Auf dem neuntägigen Transport war bereits der größte Theil des Pollens aus den Aetheren gefallen und Glebitsch fürchtete schon, er könne verdorben sein; aber die Nachricht des Leipziger Botanikers Ludwig, der in Algier und Tunis erfahren hatte, daß die Afrikaner gewöhnlich trockenen und einige Zeit aufbewahrten Pollen zur Befruchtung verwenden, ließ ihn auf Erfolg hoffen. Obgleich der weibliche Baum schon beinahe abgeblüht hatte, streute er den ausgefallenen Pollen dennoch auf dessen Blüthen

und befestigte den schon verschimmelten männlichen Blütenstand an einen nachträglich blühenden weiblichen Sproß. Das Resultat war, daß im folgenden Winter Früchte reiften, welche im Frühjahr 1750 keimten. Ein zweiter Versuch in ähnlicher Weise ausgeführt, ergab ein gleich günstiges Resultat.<sup>1)</sup>

Koelreuter, der in seiner „Historie der Versuche, welche vom Jahr 1691 bis auf 1752 über das Geschlecht der Pflanzen an gestellt worden sind“, das hier Vorgeführte ebenfalls mittheilt, beendigt seinen Bericht darüber mit den Worten: „Dies sind, soviel mir bekannt ist, alle Versuche, die von 1691 bis auf das Jahr 1752 in der Absicht, das Geschlecht der Pflanzen zu beweisen und zu bestätigen gemacht und beschrieben worden sind“; Koelreuter's Schrift war eben dem Nachweis gewidmet, daß wo es sich um die Constatirung der Sexualität im Pflanzenreich handelt, ausschließlich Experimente entscheiden können und daß eben außer Camerarius, Bradley, Logan, Müller, Gleditsch bis 1752 Niemand solche gemacht habe.

Während es sich bei den oben Genannten um die Frage handelte, ob überhaupt Sexualität im Pflanzenreich besteht, begegnen wir schon im Anfang des 18. Jahrhundert zweien Schriftstellern, welche die Sexualität als vorhanden betrachten, sich aber die Frage vorlegen, in welcher Weise der Pollen die Bildung des Embryos bewirke. Beide waren Anhänger der Evolutionstheorie, schlechte Beobachter und mit der Literatur nicht vertraut. Der Erste derselben ist Samuel Morland. In den *philosophical transactions* 1704 (für das Jahr 1702 und 1703 p. 1474) nennt derselbe Grew denjenigen, der bemerkt habe (observed), daß der Pollen dem männlichen Samen entspreche; auf Camerarius' Experimente, damals noch die einzigen,

<sup>1)</sup> Koelreuter, der ebenfalls über diese Versuche berichtet, sagt dabei er habe 1766 Pollen von *Chamerops* nach Petersburg und Berlin geschickt, wo er von Gleditsch und Gleditsch mit Erfolg zur Bestäubung benutzt wurde. Koelreuter wollte auf diese Art prüfen, wie lange der Pollen seine Wirksamkeit behält.

nimmt er keine Rücksicht. Er stellt aber die Annahme auf, die jungen Samen seien unbefruchteten Eiern vergleichbar, der Pollenstaub (farina) enthalte Samenpflänzchen, von denen je eines in jede Samenanlage (ovum) gelangen müsse, damit diese fruchtbar werde; demnach müsse der Stilus eine Röhre sein, durch welche jene Samenpflänzchen in ihre Brutnester hineingleiten. Bei der Kaiserkrone (*Fritillaria imperialis*) läßt er den Blüthenstaub sogar durch Wind und Regen von der Narbe aus durch den Griffelkanal hindurch in den Fruchtknoten gespült werden, ohne zu beachten, daß diese Bewegung in der hängenden Blüthe aufwärts stattfinden müßte. Wenn ich nachweisen könnte, sagt er, daß man in den unbefruchteten Samen niemals Embryonen findet, so würde der Beweis zur Demonstration werden; er aber sei nicht so glücklich gewesen, dies zu entscheiden; davon, daß Camerarius gerade dies bereits zehn Jahre früher geleistet hatte, erwähnt Morland Nichts. Statt dessen findet er nun den Hauptbeweis für seine Vermuthung darin, daß bei den Bohnen der Embryo nahe an dem Loche (der Mikropyle) der Samenschale liegt, woraus wir zugleich ersehen, daß Morland nicht einmal wußte, daß die beiden großen Körper in Bohnensamen (die Cotyledonen) zum Embryo gehören, worüber seine Landsleute Grew und Ray bereits das Nöthige publicirt hatten. Die Frage, auf welche Weise die Befruchtung stattfindet, hat also Morland in keiner Weise beantwortet; seine Abhandlung enthält Nichts als die Behauptung, daß die Embryonen bereits in den Pollenkörnern enthalten sind und durch einen hohlen Griffel in die Samen gelangen, wo sie ausgebrütet werden, eine durchaus irrige Vorstellung, die noch dazu nichts Originelles bietet, da sie sich ganz und gar an die damals herrschende Evolutionstheorie anschließt.

Geoffroy's Mittheilungen (*Hist. de l'acad. roy. d. sc. Paris 1714 p. 210*) sind ein wenig reicher an thatfächlichen Angaben; ohne Grew, Camerarius oder selbst nur Morland zu erwähnen, knüpfte er seine schon 1711 gemachten „Beobachtungen über die Structur und den Nutzen der wichtigeren

Blüthentheile“ an Tournefort an, der ein entschiedener Gegner der Sexualität der Pflanzen war. Die Blüthentheile werden flüchtig beschrieben, einige Formen der Pollenkörner abgebildet, die vorgefaßte Meinung, daß der Griffel eine Röhre sein müsse, durch einen einzigen Versuch, durch Wasserauffaugung mittelst des Griffels einer Lilie scheinbar bestätigt. Die Ansicht, daß der Pollen nicht, wie Tournefort gleich Malpighi behauptet hatte, ein Excrement sei, wird zum Theil durch ganz nichtsagende Beweise gestützt z. B. durch die falsche Behauptung, die Staubgefäße seien immer so gestellt, daß die Extremität der Pistills nothwendig ihren Staub aufnehmen müsse. Der einzige Beweis, daß die Samen unfruchtbar bleiben, wenn Blütenstaub nicht mitwirkt, wird durch sehr flüchtige Angaben über Versuche mit Mais und Mercurialis gegeben. Der Erfolg dieser Versuche ebenso wie gewisse sonstige Aeußerungen Geoffroy's erinnern mehr, als bloßer Zufall bewirken könnte, an den Text des Briefes von Camerarius. Sollte Geoffroy, was ich einigermassen bezweifle, wirklich selbst Versuche mit Mais und Mercurialis gemacht haben, so wären sie doch um fünfzehn Jahre jünger als die des Camerarius, der unter anderen auch diese Versuche gemacht und viel besser beschrieben hatte. Geoffroy sucht nun zu zeigen, auf welche Weise der Blütenstaub die Befruchtung bewirke und stellt darüber zweierlei Ansichten auf: 1) der Staub sei sehr schwefelhaltiger Natur, seine Theile lösen sich auf dem Pistill, die subtilsten dringen in den Fruchtknoten, wo sie durch eine von ihnen eingeleitete Fermentation die Entstehung des Embryos bewirken; oder 2) die Pollenkörner enthalten schon die Embryonen, die in den Samen gelangt daselbst ausgebrütet werden; also die bereits von Morland, der jedoch nicht erwähnt wird, gemachte Annahme. Dies hält er für den wahrscheinlicheren Fall, zunächst deßhalb, weil man vor der Befruchtung noch keinen Embryo im Samen erblicke und weil die Samen der Bohnen eine Oeffnung (die Mikropyle), besitzen; es entgeht ihm dabei, daß diese Thatfachen ebenso sehr für die erste, wie für die zweite Ansicht sprechen.

Es wird nur dieser Anführungen bedürfen, um zu zeigen, daß Morland und Geoffroy weder zur Constatirung der Sexualität überhaupt, noch zur Entscheidung der Frage, wie der Pollen die Befruchtung bewirkt, Etwas beigetragen haben.

Ich habe jedoch diese beiden zunächst deshalb hinter den eigentlichen Förderern der Sexualtheorie genannt, weil sie doch wenigstens auf empirischem Boden standen und Organisationsverhältnisse nachzuweisen suchten, welche das Wie der Befruchtung erläutern sollten, wenn ihnen dieß auch nicht gelang. Es sind nun aber noch eine Reihe von Männern zu nennen, die man gewöhnlich als Mitbegründer der Sexualtheorie angeführt findet; so Leibniz, Burckhard, Baillant, Linné, von denen sich aber nachweisen läßt, daß sie zur wissenschaftlichen Begründung dieser Lehre gar Nichts beigetragen haben. Was zunächst den Philosophen Leibniz betrifft, so sagt er 1701 in einem Briefe, aus welchem Jessen (Botanik der Gegenwart und Vorzeit 1864 p. 287) das Wesentlichste mittheilt: „Die Blüthen haben nun die genaueste Beziehung zur Fortpflanzung der Pflanzen, und in der Fortpflanzungsweise (principiis generationis) Unterschiede aufzufinden, ist von großem Nutzen u. s. w. ferner: „Einen neuen und äußerst wichtigen Vergleichungspunct werden auch in Zukunft die neuen Untersuchungen über das doppelte Geschlecht der Pflanzen darbieten.“ Nach Jessen's Referat nennt er als Beobachter N. J. Camerarius und Burckhard. Man wird von Leibniz nicht erwarten, daß er selbst Experimente gemacht habe und die citirten Aeußerungen weisen eben nur darauf hin, daß er die Blüthentheile, weil sie nach anderen Beobachtern die Fortpflanzung vermitteln, zur systematischen Eintheilung benutzt wissen wollte. Ganz dasselbe und in viel höherem Grade gilt von Burckhard, welcher in seinem schon oben p. 89 citirten Briefe vom Jahre 1702 den von Leibniz angedeuteten Gedanken weiter ausführte, indem auch er die Sexualität als solche für eine erwiesene und selbstverständliche Sache nahm. Die in den historischen Angaben früherer Botaniker häufig genannte Rede des Sebastian Baillant, womit

derselbe 1717 seine Vorlesung am Jardin de roy in Paris eröffnete, habe ich nicht zu Gesicht bekommen; De Candolle jedoch, der ihm eine ganz besondere Bedeutung für die Entwicklung der Sexualtheorie beimisst, sagt <sup>1)</sup>, daß er in dieser Rede „die Sexualität der Pflanzen auf das Höchlichste und als eine zu seiner Zeit bekannte Sache aufstellte“, und ferner „Baillant beschreibe sehr malerisch, auf welche Weise die Staubgefäße den Stempel befruchten,“ wobei wohl nicht viel Richtiges untergelaufen sein mag, da erst Koelreuter, Konrad Sprengel und die Botaniker der neuesten Zeit gerade über diesen letzten Punkt ins Reine gekommen sind. Baillant's Verdienst dürfte sich also auf eine rhetorische Schilderung des damals Bekannten beschränken. Dennoch fährt De Candolle fort „Baillant's Entdeckungen wurden u. s. w.“, sowie es auf der folgenden Seite daselbst heißt: „Linné bestätigte diese Entdeckungen im Jahre 1736 in seinen Fundamenta botanica und benutzte dieselbe im Jahre 1735 bei der Begründung seines Sexualsystems auf eine geschickte Weise.“ Welche Verwirrung der Begriffe diesen und vielen ähnlichen Angaben zu Grunde liegt, habe ich schon oben p. 88 gezeigt und wie es mit Linné's Verdiensten um die Constatirung der Sexualität ausah, wird man aus meiner Darstellung im 1. Buch p. 93—95 bereits zur Genüge entnommen haben. Linné's ganze geistige Anlage brachte es mit sich, daß er auf den experimentellen Nachweis einer Thatsache, auch wenn sie, wie die Sexualität, nur und ausschließlich experimentell bewiesen werden kann, doch nur unbedeutenden Werth legte; auf seinem scholastisch philosophischen Standpunct war es ihm viel wichtiger, die Existenz dieser Thatsache philosophisch, wie er meinte, aus dem Begriff der Pflanze oder aus der Vernunft abzuleiten und dabei verschiedene Analogieen von den Thieren herbeizuziehen; daher ließ er des Camerarius Verdienst zwar gelten, kümmerte sich jedoch wenig um die allein entscheidenden Experimente desselben, während er

<sup>1)</sup> Pflanzenphysiologie übersetzt von Koeper II. 1835. p. 82.

lang und breit aus Vernunftgründen u. s. w. den Beweis für die Sexualität selbst zu führen unternimmt. Wie er dieß in den *Fundamenten* und in der *Philosophia botanica* that, wurde l. c. dargestellt; hier wollen wir noch kurz bei der häufig citirten Dissertation *Sponsalia plantarum* im ersten Band der *Amoenitates academicae* von 1749 verweilen. Dort werden die Ansichten von Millington, Grew, Camerarius u. s. w. mitgetheilt; dann aber läßt sich Linné p. 63 vom Promovenden Gustav Wahlboom sagen, er, Linné sei 1735 in den *Fundamenta botanica* mit unendlicher Mühe an diese Frage gegangen und habe daselbst §. 132—150 das Geschlecht der Pflanzen mit so großer Gewißheit demonstirt, daß Keiner zögern würde, auf dasselbe das weitläufige System der Pflanzen zu gründen. Wir haben also auch hier wieder die Gründung des sogenannten Sexualsystems Linné's in die Sexualitätsfrage hereingezogen, als ob dieselbe das Geringste mit der Constatirung der Sexualität selbst zu thun hätte, und was es mit der unendlichen Mühe (*infinito labore*), welche Linné der Sache gewidmet haben soll, auf sich hat, so enthalten die citirten Paragraphen der *Fundamenta* die von uns p. 93 bereits dargestellten scholastischen Kunststücke, aber keinen einzigen thatsächlich neuen Nachweis. Ganz in derselben Weise sind übrigens auch die Beweisführungen in der hier betrachteten Dissertation gehalten, welche überhaupt nur eine weitläufige Paraphrase der in den *Fundamenta botanica* aufgestellten Linné'schen Sätze unter Zuhilfenahme der von Anderen gemachten Experimente ist, mit einem äußerst spärlichen Zusatz nebensächlicher, zum Theil mißverständener Wahrnehmungen. So heißt es z. B. p. 101: Beinahe in allen Blüthen finde sich Nektar, von welchem Pontedera glaube, er werde von den Samen eingesogen, damit sie sich länger conserviren u. s. w.; man könne glauben, die Bienen seien den Blüthen schädlich, insofern sie den Nektar und den Pollen wegnehmen; doch wird gegen Pontedera bemerkt, daß die Bienen mehr Nutzen als Schaden stiften, da sie den Pollen auf das Pistill austreuen, obgleich noch nicht feststehe, was der Nektar in der

Physiologie der Blüthe zu bedeuten habe. Auch diese bald darauf von Müller besser konstairte Thatsache der Insectenhülfe wird hier nicht weiter verfolgt, denn p. 99 wird von den Kürbissen gesagt, sie bringen ihre Früchte hinter Fenstern deshalb nicht zur Ausbildung, weil der Wind die Bestäubung nicht mehr vermitteln könne.

Von Versuchen wird nur einer genannt, ohne daß man erfährt, wer ihn angestellt hat. Es heißt nämlich p. 99, daß im Jahre 1723 im Garten von Stenbrohuld ein Kürbis geblüht habe, welchem täglich die männlichen Blüthen genommen wurden, worauf nicht eine einzige Frucht sich gebildet habe. Nebenbei wird auch auf die Kunstgriffe der Gärtner hingewiesen, um Varietätbastarde von Tulpen und Kohl zu erzielen, die Sache aber mehr als eine angenehme Spielerei behandelt. — Im dritten Band der *Amoenitates* vom Jahr 1764, wo Koelreuter's erste Untersuchungen über Hybridation bereits publicirt waren, finden wir aber eine Dissertation von Haartman über hybride Pflanzen abgedruckt, welche allerdings schon 1751 geschrieben war. In dieser Abhandlung wird nun die Nothwendigkeit hybrider Formen aus philosophischen Gründen gerade so gefolgert, wie Linné früher aus solchen auch die Sexualität abgeleitet hatte; Experimente werden nicht gemacht, sondern beliebige Pflanzenformen als Bastarde in Anspruch genommen; bei einer *Veronica spuria*, im Garten von Upsala 1750 gesammelt, wird behauptet, sie stamme von der *Veronica maritima* als Mutter und von *Verbena officinalis* als Vater ab; dieser letzteren aber wird die Vaterschaft nur deshalb zugeschrieben, weil sie in der Nähe wuchs; ebenso finden wir hier ein *Delphinium hybridum* aus der Bestäubung von *Delphinium elatum* mit *Aconitum Napellus*, eine *Saponaria hybrida* aus der Bestäubung von *S. officinalis* mit dem Pollen einer *Gentiana*; wir erfahren unter Anderem, daß *Actaea spicata alba* aus *A. spicata nigra* mit dem Pollen von *Rhus toxicodendron* u. s. w. entstanden sei. Daß hier nicht von Beobachtung der entscheidenden Momente, sondern nur von Folgerungen aus



beliebig angenommenen Prämissen die Rede ist, leuchtet sofort ein.

Demnach haben Linné und seine Schüler in dem Zeitraum zwischen Camerarius' und Koelreuter's Arbeiten zur Begründung der Thatsache, daß es eine geschlechtliche Differenz bei den Pflanzen und eine Bastardirung verschiedener Arten gebe, keinen einzigen neuen oder stichhaltigen Beweis beigebracht und wenn dennoch zahlreiche spätere Botaniker Linné's große Verdienste um die Sexualtheorie gerühmt, ihn als den hervorragendsten Begründer derselben bezeichnet haben, so beruhte das zum Theil darauf, daß sie Linné's scholastische Deductionen von naturwissenschaftlichen Beweisen nicht zu unterscheiden vermochten, zum Theil auf der früher schon erwähnten Verwechslung der Begriffe Sexualität und der auf die Sexualorgane gegründeten Eintheilung der Pflanzen; auf eine solche laufen z. B. auch die Ansprüche hinaus, welche Renzi für Patrizi erhoben, Ernst Mayer jedoch bereits als auf diesem Irrthum beruhend zurückgewiesen hat (Mayer, Gesch. d. Bot. IV p. 420). Noch in unserm Jahrhundert wurde De Candolle von Johann Jacob Römer getadelt, daß er Linné nicht als den Begründer der Sexualtheorie habe gelten lassen.

Nun zum Schluß noch einige Worte über diejenigen Schriftsteller, welche nach des Camerarius Untersuchungen die Sexualität der Pflanzen noch leugneten, weil sie entweder die Literatur nicht kannten, oder unfähig waren, wissenschaftliche Beweise zu würdigen. Zunächst ist hier Tournefort zu nennen, der großen Autorität wegen, welche er unter den Botanikern in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts genoß. In seinen uns schon bekannten Institutiones rei herbariae vom Jahr 1700 (I. p. 69) handelt er von der physiologischen Bedeutung der Blüthentheile, wie es scheint, völlig ohne Kenntniß der Untersuchungen des Camerarius, aber jedenfalls mit Anlehnung an Malpighi's Ansichten. Die Blumenblätter sollen aus den Blüthenstielen Nahrung aufnehmen, welche sie wie Eingeweide weiter verarbeiten und der wachsenden Frucht darbieten, während

die ungeeigneten Bestandtheile des Saftes durch die Staubfäden in die Antheren übergehen und sich in den Loculamenten derselben ansammeln, um als Excrete ausgeworfen zu werden. Selbst die Nothwendigkeit der Bestäubung der weiblichen Dattelpalme bezweifelte Tournefort. Er kannte eben die Thatsache nicht hinreichend, und war durch Vorurtheile irre geführt. Ganz ähnlich verhielt es sich noch 1720 mit dem italienischen Botaniker Fontedera, der in seiner Anthologia noch einmal Malpighi's unglückliche Ansicht aufwärmte und zugleich den Nektar zur Ausbildung der Samen vom Fruchtknoten aufsaugen ließ; bei Pflanzen mit diklinischen Blüthen hielt er die männliche für eine unnütze That.

Valentin, an welchen Camerarius seine berühmte Epistel (De sexu plantarum 1694) gerichtet hatte, erwies diesem einen schlechten Dienst, indem er einen kurzen Auszug derselben veröffentlichte, welcher grobe Mißverständnisse bezüglich der Thatsachen enthielt.<sup>1)</sup> Auf diese falschen Angaben gestützt bestritt auch Alston sogar noch 1756 die Folgerungen des Camerarius, indem er zugleich aus ganz nichtssagenden Gründen die sexuelle Bedeutung der Staubfäden bezweifelte. Die besser begründeten Zweifel eines Herrn Möller in Deutschland, der weibliche Spinat- und Hanfpflanzen auch nach der Entfernung der männlichen noch Samen tragen sah, und sich auf die scheinbar ungeschlechtliche Fortpflanzung der Kryptogamen berief, wurden von Kästner in Göttingen mit dem Hinweis auf die Thatsache zurückgewiesen, daß diöcische Pflanzen zuweilen Zwitterblüthen bringen, wofür er die Weiden anführte. Diese Zweifel wären überhaupt ganz unmöglich gewesen, wenn die hier Genannten die Abhandlungen des Camerarius gelesen und verstanden, überhaupt die Literatur gekannt hätten.

<sup>1)</sup> Genauere Nachweisungen darüber gab Koelreuter in seiner Historie der Versuche u. s. w. Vergl. in opuscula botanici argumenti von Milan p. 180.

## 4.

## Evolutionstheorie und Epigenesis.

Dem Einfluß der Evolutionstheorie auf die Befruchtungslehre der Pflanzen begegneten wir schon oben bei Morland und Geoffroy. Ausführlicheres erfahren wir darüber in dem schon früher genannten Werk des Philosophen Christian Wolff „Vernünftige Gedanken von den Wirkungen der Natur“ (Magdeburg 1723), dessen betreffende Aeußerungen ich hier auch deßhalb citire, um zu zeigen, was selbst ein so gebildeter und belesener Mann im Vaterlande des Camerarius und 30 Jahre nach dessen Schrift über die Sexualität der Pflanzen wußte. Im 2. Capitel des 4. Theils, welches über Leben, Tod und Erzeugung der Pflanzen handelt, sagt Wolff: „Ordentlicher Weise werden die Pflanzen aus Samen erzeugt, denn der Same enthält nicht allein die Pflänzlein im Kleinen in sich, sondern auch zugleich die erste Nahrung.“ Ebenso natürlich sei die Fortpflanzung durch Augen, deren jedes einen Zweig im Kleinen enthält. „Man findet in der Blüthe inwendig allerlei Stengel rings herum, daran oben Etwas zu sehen so ganz staubig ist und den Staub auf den obern Theil des Behältnisses von den Samen fallen läßt, das einige mit dem Geburtsglied der Thiere und den Staub mit dem männlichen Samen vergleichen. Nach ihrer Meinung wird der Same durch den Staub fruchtbar gemacht und müssen demnach die kleinen Pflänzlein durch den Staub in das Samenbehältniß und darinnen in den Samen gebracht werden. Ich habe mir zwar vorgenommen gehabt, die Sache zu untersuchen, allein ich habe es immer wieder vergessen.“ — — „Da Dieses Alles, was bisher beigebracht worden, auch bei den Blumen zu finden, die aus Zwiebeln wachsen, und gleichwohl gewiß ist, daß die Blätter der Zwiebeln folgendes auch Pflänzlein in sich haben — — — so sieht man leicht, daß die jungen Pflänzlein (Embryonen) aus den Blättern der Zwiebeln kommen müssen. Weil sie nun daraus so leicht mit dem Saft in die Samenkörnlein können gebracht werden, als in den

Staub, der sich oben in der Blume erzeugt, so zweifle noch gar sehr, ob die Sache auch ihre Richtigkeit hat und mit der Erfahrung übereinstimmen wird. Es entsteht aber nun die Hauptfrage, woher die kleinen Pflänzchen in den Saft kommen: weil sie nicht bloß eine äußerliche Figur, sondern auch eine innerliche Struktur haben, so sieht man nicht, wie sie entweder durch bloße innere Bewegung des Saftes oder durch Absonderung gewisser Theile entstehen können. — Und dieses ist allerdings glaublicher, daß die kleinen Pflänzlein schon im Kleinen vorhanden gewesen, ehe sie in dem Saft und der Pflanze durch einige Veränderung in den Zustand gesetzt worden, wie sie im Samen und den Augen anzutreffen. Allein es ist nun ferner die Frage, wo sie denn vorher gewesen. Sie stecken demnach entweder in einer kleinen Gestalt in einander, wie in Sonderheit Malbranche behauptet oder werden aus der Luft und Erde mit dem Nahrungsaft in die Pflanze gebracht, wie Honoratus Fabri vorgegeben und Perrault und Sturm nach ihm weiter ausgeführt. Nach der ersten Meinung muß das erste Samentörnlein Alles in sich enthalten haben, was bis auf diese Stunde daraus gewachsen ist.“ Diese Zumuthung geht jedoch selbst über Wolff's Glauben hinaus; denn, sagt er, es mache der Einbildungskraft viel zu schaffen, wie man sich diese Einschachtelung der Reime denken solle. Es ist bekannt, daß derartige Vorstellungen im 18. Jahrhundert sehr verbreitet waren, und daß man die Spermatozoiden der Thiere für eine wichtige Stütze derselben hielt; selbst Albert Haller war noch in den sechziger Jahren Anhänger der Evolutionstheorie. So confus auch der Gedankengang Wolff's im Uebrigen ist, verdient doch die Hervorhebung des Gedankens Beachtung, daß bei der Annahme der Evolution die sexuelle Bedeutung der Staubgefäße eigentlich wegfällt. Wir werden unten sehen, wie Koelreuter in ganz anderer Weise die Natur der geschlechtlichen Fortpflanzung aufzufassen mußte. Ueberhaupt wird die für die Sexualtheorie epochemachende Bedeutung Koelreuter's erst dann recht verstanden, wenn wir die theoretischen Ansichten seiner Vorgänger und Zeitgenossen betrachten. Es wird

daher am Orte sein, hier zum Theil chronologisch vorgreifend auch die Ansichten des Freiherrn von Gleichen-Rußwurm und die schwachen Gründe Kaspar Friedrich Wolff's gegen die Evolutionstheorie zu erwähnen. Der zuerst Genannte vertrat in seinem Werk: „Das Neueste aus dem Reich der Pflanzen“ u. s. w. 1764, vorwiegend auf mikroskopische Beobachtung des Inhaltes der Pollenkörner gestützt, die Ansicht, daß die kleinen Körnchen desselben den Spermatozoiden der Thiere entsprechen und in die Samenknospen eindringen, um dort zu Embryonen ausgebildet zu werden. Trotzdem war Gleichen ein eifriger Verfechter der Sexualtheorie und suchte bekannte Einwendungen gegen dieselbe durch den Hinweis auf das Vorkommen weiblicher Blüthen an männlichen Spinatpflanzen zu entkräften, auch machte er mit Mais und Hanf Experimente in dieser Richtung. Ohne zu beachten, daß gerade die Bastarde den schlagendsten Beweis gegen die Evolutionstheorie darstellen, nahm er dieselben doch ganz richtig für einen besonders starken Beweis zu Gunsten der Sexualität überhaupt in Anspruch. Was freilich seine wirkliche Kenntniß von Bastarden betraf, so stützte sie sich zum Theil auf Linné's uns bekannte Angaben, ja er beschreibt sogar einen Bastard zwischen Hirsch und Kuh u. dgl. und ärgert sich über Koelreuter, weil dieser das Vorkommen der Hybriden so sehr einschränkte. So geht es, der Erste, der überhaupt Bastarde im Pflanzenreich methodisch erzeugte, mußte sich schelten lassen, daß er die ganz aus der Luft gegriffenen Bastarde seiner Zeitgenossen nicht gelten ließ. Uebrigens ist Gleichen's genanntes Buch, sowie seine ausserlesenen mikroskopischen Entdeckungen von 1777 reich an guten Wahrnehmungen im Einzelnen; er war es sogar, der die Pollenschläuche von *Asclepias* zuerst sah und abbildete, ohne natürlich ihre Natur und Bedeutung zu ahnen.

Kaspar Friedrich Wolff wird gewöhnlich als derjenige bezeichnet, der die Evolutionstheorie zuerst widerlegt habe. Anzuerkennen ist jedenfalls, daß er schon in seiner Doktordissertation 1759, der bekannten *Theoria generationis*, entschieden gegen die Evolution auftrat; was aber das Gewicht seiner Gründe

betrifft, so war dasselbe nicht groß; und jedenfalls haben die fast gleichzeitig von Koelreuter entdeckten Pflanzenbastarde einen viel schlagenderen Beweis gegen jede Form der Evolutionstheorie geliefert. C. F. Wolff faßte den Befruchtungsact einfach als eine andere Form der Ernährung auf. Auf die sehr unvollständige, zum Theil unrichtige Wahrnehmung hin, daß schlecht genährte Pflanzen früher blühen, betrachtete er überhaupt die Blütenbildung als den Ausdruck geschwächter Ernährung, (*vegetatio languescens*). Die Fruchtbildung aber soll in der Blüthe dadurch hervorgerufen werden, daß dem Pistill in dem Pollen eine vollendetere Nahrung dargeboten werde. Wolff griff hiermit wieder auf die älteste, schon von Aristoteles in gewissem Sinne vertretene Ansicht zurück, die unfruchtbarste, die sich denken läßt, da sie durchaus ungeeignet scheint, die zahlreichen mit der Sexualität zusammenhängenden Erscheinungen irgend wie zu erklären, vor allem aber den Hybridationsresultaten Rechnung zu tragen. Wolff konnte so zwar die Evolutionstheorie abweisen; aber ihm selbst gieng dabei das wesentlich Eigenthümliche des Sexualactes verloren.

## 5.

Weiterer Ausbau der Sexualtheorie durch Joseph Gottlieb Koelreuter und Konrad Sprengel.

1761 — 1793.

N. J. Camerarius hatte auf experimentellem Wege gezeigt, daß bei den Pflanzen zur Hervorbringung embryohaltiger Samen die Mitwirkung des Pollens unentbehrlich ist und einige wenige spätere Beobachter hatten die Thatsache der Sexualität durch verschiedene weitere Experimente bestätigt. Für die streng naturwissenschaftliche weitere Forschung kam es jetzt darauf an, ebenfalls wieder auf experimentellem Wege zu erfahren, welchen Antheil das männliche und weibliche Princip an der Bildung der durch den Geschlechtsact entstehenden neuen Pflanze nimmt. Wenn Pollen und Samenknospe derselben Pflanzenform angehören, so nimmt auch der Nachkomme dieselbe Form an und die Frage

bleibt unentschieden. Es kam also darauf an, Pollen und Samentknospe verschiedener Pflanzenformen zu vereinigen; hier mußte sich zeigen, ob und welche Eigenschaften die Nachkommen durch den Pollen, und welche durch die Samentknospe sie gewinnen; vorausgesetzt natürlich, daß eine solche Vereinigung von verschiedenen Pflanzenformen überhaupt möglich sei. Auch diese Fragen konnten ausschließlich durch Experimente d. h. durch künstliche Bastardirung beantwortet werden; denn bevor man nicht auf diese Weise hybride Formen wirklich erzeugt hatte, blieb es eine ganz unsichere Hypothese, anzunehmen, daß gewisse wildwachsende Pflanzenformen durch Bastardbefruchtung entstanden seien.

Die Frage, ob bei den Pflanzen Bastardbefruchtung möglich sei, hatte schon *Camerarius* in seinem Briefe angeregt mit dem Zusatz, ob dann ein veränderter Nachkomme entstehe (an et quam mutatus inde prodeat foetus). Nach *Bradley's* Bericht hatte sogar schon vor 1719 ein Gärtner in London einen Bastard von *Dianthus caryophyllus* und *D. barbatus* künstlich erzielt. Der erste aber, der sich wissenschaftlich und eingehend mit der Frage beschäftigte, war *Koelreuter*.<sup>1)</sup> Er erkannte zuerst die ganze Wichtigkeit derselben und bearbeitete sie mit einer bewunderungswürdigen, damals ganz unerhörten Ausdauer und

<sup>1)</sup> Joseph Gottlieb Koelreuter geb. zu Sulz am Neckar 1733, starb 1806 in Karlsruhe, wo er Professor der Naturgeschichte und von 1768 bis 1786 auch Oberaufseher der botanischen und fürstlichen Hofgärten war; diese letztere Stellung mußte er jedoch, der Widersetzlichkeit der Gärtner weichend aufgeben, nachdem seine Beschützerin, die Markgräfin Caroline von Baden gestorben war, worauf er seine Beobachtungen in seinem eigenen kleinen Garten bis 1790 fortsetzte. Es ist wohl ein Mißverständniß, wenn C. F. Gärtner (in seinem Werk über Bastardbefruchtung 1849 p. 5) sagt, Koelreuter habe seitdem alchimistischen Versuchen obgelegen. — Mehr Biographisches über ihn zu erfahren ist mir trotz vielen Suchens nicht gelungen, auch die biographie universelle anc. et mod. enthält nichts über diesen hochverdienten Mann. Obige Angaben nach Gärtner l. c. und Flora 1839 p. 245. Daß Koelreuter vor 1766 auch in Petersburg war, geht aus einer Notiz in der 3. Fortsetzung der „vorkläuf. Nachricht“ p. 151 hervor.

Einsicht, so zwar, daß Koelreuter's Bastardirungen auch jetzt noch, obgleich seitdem Tausende derartiger Experimente gemacht worden sind, zu den besten und lehrreichsten zählen. Er war es aber auch, der zuerst die verschiedenen Einrichtungen innerhalb der Blüthe in ihrer Beziehung zum Sexualverhältniß sorgfältig studirte, zuerst die Bedeutung des Nektars und die Mithilfe der Insecten bei der Bestäubung erkannte und die Ansicht vom Wesen des Sexualactes als einer Vermischung zweier verschiedener Materien aufstellte, welche, wenn auch mit namhaften Veränderungen, in der Hauptsache jetzt noch als die giltige zu betrachten ist.

Vergleicht man Koelreuter's nicht umfangreiche, aber inhaltschwere Schriften mit Allem, was seit Camerarius geschrieben worden war, so erstaunt man, nicht nur über die Fülle neuer Gedanken, sondern noch mehr über die außerordentliche Klarheit und Durchsichtigkeit derselben und über die Sicherheit ihrer Begründung durch Experimente und Beobachtung. Bei der Lectüre von Linné's, Gleichen's, Wolff's Schriften über die Sexualität tritt man in eine uns längst fremdgewordene, schwer verständliche Gedankenwelt ein, die nur noch historisches Interesse darbietet. Koelreuter's Schriften dagegen heimsen uns an, als ob sie unserer Zeit angehörten; sehr natürlich, weil das Beste, was wir über die Sexualität wissen, von ihm zuerst ausgesprochen worden ist; selbst nach mehr als hundert Jahren sind seine Schriften nicht als veraltet zu betrachten. Man sieht hier, wie ein wirklich begabter Denker mit der nöthigen Ausdauer in wenigen Jahren allein weit mehr leistet, als zahlreiche weniger begabte Beobachter im Laufe vieler Jahrzehnte. Wie es aber gerade in solchen Fällen gewöhnlich geschieht und wie es schon Camerarius erfahren hatte, so geschah es auch hier; es dauerte viel länger, bis Andere die Bedeutung seiner Arbeiten schätzen lernten, als er nöthig gehabt hatte, seine Entdeckungen zu Tage zu fördern.

Koelreuter's wichtigste und bekannteste Schrift kam in vier Abtheilungen 1761, 1763, 1764, 1766 unter dem Titel:



„Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen“ heraus; ich werde versuchen, die wichtigeren Resultate übersichtlicher gruppirt in Kürze zusammenzufassen.

An verschiedenen Stellen finden sich Beobachtungen und Versuche über die Bestäubungseinrichtungen, die bis dahin nur selten und nachlässig beobachtet worden waren. Da man den Pollenschlauch noch nicht kannte und auch Koelreuter von der Ansicht ausging, daß aus den auf die Narbe gebrachten Pollenkörnern eine Flüssigkeit in die Samentknochen eindringe, so war es zunächst von Interesse, die Quantität des Pollens festzustellen, welche zur vollständigen Befruchtung eines Fruchtknotens nöthig ist; zu diesem Zweck zählte Koelreuter die in einer Blüthe gebildeten Pollenkörner und verglich sie mit derjenigen Zahl, welche zur vollständigen Befruchtung auf die Narbe gebracht werden muß, und fand, daß die letztere Zahl bei Weitem kleiner ist. So zählte er z. B. in einer Blüthe des *Hibiscus venetianus* 4863 Pollenkörner, während 50—60 derselben genügten, um mehr als 30 Samen des Fruchtknotens zu befruchten; bei *Mirabilis Jalappa* und *longiflora* zählte er in den Antheren circa 300 Samenkörner, während 2—3 derselben, sogar ein einziges genügte, um den einsamigen Fruchtknoten zu befruchten. Ebenso untersuchte er, ob bei mehrtheiligen, selbst tiefgespaltenen Griffeln die Befruchtung durch einen einzigen derselben in allen Fächern des Fruchtknotens bewirkt werde, was er bestätigt fand.

Sein besonderes Augenmerk richtete Koelreuter auf die Einrichtungen, durch welche im natürlichen Lauf der Dinge der Pollen aus den Antheren auf die Narben gelangt. Wenn er hierbei auch dem Wind und der Erschütterung noch einen zu großen Spielraum gönnte, so war er doch der Erste, der die große Bedeutung der Insectenwelt für die Bestäubung der Blüthen erkannte: „Ueberhaupt, sagt er, sind die Insecten bei Pflanzen, bei welchen das Bestäuben nicht gewöhnlichermaßen durch eine unmittelbare Berührung geschieht, (nach neueren Erfahrungen freilich meist auch in solchen Fällen) immer mit im Spiel

und tragen das Meiste zur Bestäubung und folglich auch zur Befruchtung derselben bei und wahrscheinlicher Weise leisten sie wo nicht den allermeisten Pflanzen, doch wenigstens einem sehr großen Theil derselben diesen ungemein großen Dienst; denn es führen alle hierher gehörigen Blumen Etwas bei sich, das ihnen angenehm ist und man wird nicht leicht eine derselben finden, bei der sie sich nicht in Menge einfinden sollten.“ Bei *Epilobium* erkannte er sogar schon die Dichogamie, ohne diese Wahrnehmung jedoch weiter zu verfolgen. — Das erwähnte Etwas in den Blüthen, was den Insecten angenehm ist, untersuchte nun Koelreuter; er sammelte den Nektar zahlreicher Blumen (1760) künstlich in größern Quantitäten auf und fand, daß derselbe nach dem Abdünsten des Wassers eine Art wohlschmeckenden Honigs darstellte; nur bei der Kaiserkrone, die auch von den Hummeln nicht beachtet wird, war dieser Honig schlecht. Koelreuter zweifelte daher nicht, daß die Bienen ihren Honig aus dem Nektarsaft der Blüthen bereiten. Wie sehr ihn die Beziehungen der Existenz der Pflanzen zur Existenz gewisser Thiere interessirten, Beziehungen, welche erst in neuester Zeit durch Darwin wieder in den Vordergrund gestellt worden sind, zeigt seine Untersuchung über die Fortpflanzung der Mistel (1763); mit Nachdruck hebt er hervor, daß bei dieser Pflanze nicht nur die Bestäubung von Insecten bewirkt werden muß, sondern daß auch die Ausfaat ihrer Samen ausschließlich durch Vögel bewirkt werden könne, daß also die Existenz dieser Pflanze an zweierlei Thiere aus ganz verschiedenen Klassen gebunden sei.

Ebenso zog Koelreuter die Bewegungen, zumal die durch Reizbarkeit vermittelten, der Staubgefäße und Narben in den Kreis seiner Beobachtungen. Der Graf Giambattista dal Covolo hatte 1764 die ersten Beobachtungen über die Reizbarkeit der Staubgefäße distelähnlicher Pflanzen gemacht und die Mechanik derselben zu erklären gesucht. Koelreuter kümmerte sich weniger um die letztere, als vielmehr um den Nutzen, welchen die Reizbarkeit der Staubgefäße für die Bestäubung der Narben haben könne; er zog dabei auch die schon von Du Hamel erwähnten

reizbaren Staubfäden von *Opuntia*, *Berberis* und *Cistus* in Betracht, und entdeckte seinerseits die Reizbarkeit der Narbenlappen von *Martynia proboscidea* und *Bignonia radicans*. Hier erkannte er, daß die Narbenlappen mechanisch gereizt, sich schließen, bald aber wieder öffnen; wenn sie dagegen mit Pollen belegt werden, so lange geschlossen bleiben, bis die Befruchtung gesichert ist.

Wie vollkommen die Bestäubung der Blüthen durch Insecten ausgeführt wird, stellte er durch einen vergleichenden Versuch fest, wo 310 Blumen mit dem Pinsel künstlich, ebensoviele von den Insecten bestäubt wurden; die Samenbildung der letzteren blieb nur wenig hinter der jener zurück, obgleich die Insecten von ungünstigem Wetter behindert waren.

Ebenso suchte er die Zeit festzustellen, welche von der Auftragung des Pollens aus gerechnet nöthig ist, um die zur Befruchtung erforderliche Quantität „Samenstoff“ in den Fruchtknoten gelangen zu lassen; auch zeigte er, daß die Bestäubung auch im Finstern die Befruchtung bewirkt; spätere Botaniker behaupteten zwar das Gegentheil, aber mit Unrecht.

Weniger glücklich war Koelreuter mit seinen Beobachtungen über die Structur der Pollenkörner, da es sich hier ausschließlich um mikroskopische Beobachtungen handelte und gerade in jener Zeit die Mikroskope noch sehr mangelhaft waren. Dennoch sah er, daß die Haut des Pollenkornes aus zwei isolirten Schichten besteht, erkannte die Stacheln und sonstigen Skulpturverhältnisse der äußeren Schicht und ihre Elasticität; bei *Passiflora coerulea* beobachtete er die Deckel an den Löchern der Gyne und bei den in Wasser gelegten Pollenkörnern sah er sogar die innere Haut in Form zapfenartiger Ausstülpungen hervortreten, die dann freilich zerissen und den Inhalt ausgossen. Doch deutete er die von ihm gesehenen Pollenschlauchanfänge unrichtig, indem er annahm, diese Ausstülpungen hätten den Zweck, das Plazem befeuchteter Pollenkörner zu verhindern. Klarer wurde man über diesen Punct jedoch erst 60—70 Jahre später. Koelreuter hielt den Inhalt des Pollens für ein

„zellenförmiges Gewebe“. Als die eigentlich befruchtende Substanz betrachtete er aber das Del, welches den Pollenkörnern außen anhängt; er nahm an, es werde im Innern derselben bereitet und trete durch feine Canäle der Pollenhaut heraus. Das Zerplagen der Pollenkörner, welches sein Gegner Gleichen für nöthig hielt, um die von ihm angenommenen Samenthierchen austreten zu lassen, bezeichnete Koelreuter als einen widernatürlichen Vorgang.

Von der Annahme ausgehend, daß das den Pollenkörnern anhängende Del die befruchtende Substanz sei, stellte nun Koelreuter den damaligen chemischen Anschauungen entsprechend, folgende Ansicht über den Befruchtungsvorgang auf, indem er zugleich die Ansicht abwies, als ob die Pollenkörner selbst in den Fruchtknoten gelangen könnten: „Beide, sagt er, sowohl der männliche Same, als die weibliche Feuchtigkeit auf den Stigmata sind öligter Natur, vermischen sich daher, wenn sie zusammenkommen auf das Innigste unter einander und machen nach der Vermischung eine gleichartige Mischung aus, die wenn anders eine Befruchtung erfolgen soll, von dem Stigma aufgesogen und durch das Stielchen zurück bis zu den sogenannten Sameneiern oder unbefruchteten Kernen geführt werden muß.“ Koelreuter ließ also die Befruchtung eigentlich schon auf der Narbe stattfinden und den gemischten männlichen und weiblichen Stoff in den Fruchtknoten hinabwandern, um dort in den Samen die Embryonen zu erzeugen. Diese Ansicht hatte er schon 1761 ausgesprochen; 1763 führte er sie weiter aus, indem er den Gedanken geltend machte, daß die männliche und weibliche Feuchtigkeit sich untereinander verbinden wie eine saure und eine laugenhafte Substanz sich zu einem Mittelsalz vereinigen; aus dieser Verbindung entstehe entweder sogleich oder erst später eine neue belebte Maschine. Noch 1775 kam er bei einer Untersuchung über die Bestäubungsverhältnisse der *Asclepiadeen* auf diesen Gedanken wieder zurück und betonte hier besonders, daß im ganzen Pflanzen- und Thierreich der Befruchtungssact in der Vermischung zweier flüssigen Materien bestehe. Doch scheint er später die Narben-

feuchtigkeit nicht mehr als die sexuell weibliche betrachtet zu haben, da ihn Versuche lehrten, daß durch Ersetzung der eigenen durch fremde Narbenfeuchtigkeit bei Bestäubung mit eigenem Pollen keine Bastardform entsteht.<sup>1)</sup> Jedenfalls hatte Koelreuter eine richtigere Vorstellung von dem Wesen der sexuellen Befruchtung, als irgend Jemand vor ihm und besonders war dieselbe geeignet, auch die Erfolge seiner Bastardirungen für jene Zeit hinreichend zu erklären, während zugleich die Bastarde selbst die schlagendsten Beweise gegen die herrschende Evolutionstheorie ergaben.

Wir sind hier bei der bedeutendsten Leistung Koelreuter's angelangt, bei der Herstellung der Bastarde; hier, wo es sich abermals um geschicktes Experimentiren handelte, wo es nicht auf mikroskopisches Sehen ankam, erreichte Koelreuter Resultate, an denen auch später Nichts zu ändern war, die vielmehr noch in neuester Zeit mit späteren Beobachtungen zusammen, zur Ableitung allgemeiner Gesetze der Hybridation benutzt worden sind. Der erste Bastard, den Koelreuter durch Uebertragung des Pollens von *Nicotiana paniculata* auf die Narben von *N. rustica* erhielt, brachte zwar impotenten Pollen; bald darauf aber erhielt er Bastarde dieser beiden Species, welche keimfähige Samen lieferten und 1763 beschrieb er außerdem eine lange Reihe neuer Bastarde in den Gattungen *Nicotiana*, *Kedmia*, *Dianthus*, *Mattiola*, *Hyoseyamus* u. a. Im letzten Abschnitt seiner erwähnten Schrift von 1766 beschreibt er achtzehn Hybridationsversuche mit fünf einheimischen *Verbascum*-Arten und unterwirft er *Linne's* oben mitgetheilte Ansichten über Bastardpflanzen einer vernichtenden Kritik. Zugleich zeigt er, gestützt auf Experimente, daß, wenn eigener und fremder Pollen gleichzeitig auf eine Narbe kommt, nur der eigene befruchtend wirke, und daß hierin zum Theil das Fehlen wilder Bastarde,

<sup>1)</sup> Vergl. darüber Gärtner: Bastardbefruchtung 1849 p. 62. Mir ist die betreffende zweite Fortsetzung von Koelreuter's Arbeit leider unzugänglich.

die man aber künstlich erzeugen kann, begründet sei. Auf eine ausführlichere Darstellung seiner berühmten Bastarde dritten, vierten und fünften Grades, die Rückführung der Bastarde in die väterliche Urform durch wiederholte Bestäubung mit der letzteren u. s. w., deren Resultate Nägeli später ausführlich theoretisch bearbeitet hat, kann ich hier nicht eingehen.

Der allgemein theoretische Werth von Koelreuter's künstlichen Pflanzenbastarden ist gar nicht hoch genug anzuschlagen; die Vermischung der Eigenschaften der väterlichen und mütterlichen Form war der stärkste Beweis gegen die Evolutionstheorie und ließ gleichzeitig einen tiefen Blick in das wahre Wesen der sexuellen Vereinigung thun. Auch ging aus Koelreuter's zahlreichen Untersuchungen sofort hervor, daß nur ganz nahe verwandte Pflanzen und auch diese nicht immer einer geschlechtlichen Vereinigung fähig sind, wodurch die vagen Vorstellungen Linné's für jeden Urtheilsfähigen sofort beseitigt wurden, wenn es auch immerhin noch lange dauerte, bis die Wissenschaft alle Vortheile aus Koelreuter's Untersuchungen zog. Die Pflanzensammler aus der Linné'schen Schule ebenso, wie die eigentlichen Systematiker am Ende des vorigen Jahrhunderts, hatten kein Verständniß für derartige Leistungen, ja Koelreuter's Ergebnissen zum Troß, verbreiteten sich in der botanischen Literatur später unrichtige Vorstellungen über Bastarde und ihre Fähigkeit sich fortzupflanzen; den Gläubigen der Constanzlehre konnten die Bastarde ohnehin nur unbequem sein, sie störten ihnen die Reinlichkeit des Systems und paßten zudem nicht recht zu der Annahme, daß jede Species eine „Idee“ repräsentire.

Indeß fielen Koelreuter's Lehren doch nicht ganz auf unfruchtbaren Boden; wenigstens in Deutschland fanden sich zwei Botaniker, welche an ihn anknüpften: Joseph Gärtner, der Verfasser der berühmten Carpologie und Vater von Carl Friedrich Gärtner, der später 25 Jahre lang Befruchtungsversuche und Bastardirungen machte und Konrad Sprengel, der mit Anknüpfung an Koelreuter's Entdeckung der Insectenhülfe zu ganz neuen, äußerst merkwürdigen Resultaten gelangte.

Joseph Gärtner machte nicht selbst neue Beobachtungen über die Sexualität, benutzte jedoch Koelreuter's Ergebnisse in der Einleitung zu seiner Carpologie 1788 dazu, die verschiedenen Arten der Fortpflanzung strenger von einander zu unterscheiden und zugleich auch seinerseits der Evolutionstheorie entgegenzutreten. Die Keimkörner oder Sporen der kryptogamischen Pflanzen, die man damals vielfach ohne genügenden Grund für wirkliche Samen hielt, stellte er diesen gerade deshalb gegenüber, weil sie ohne Befruchtung entstehen und keimfähig sind, wogegen der Same erst durch den Pollen keimfähig gemacht werde. Die Sexualität der Kryptogamen leugnete Joseph Gärtner entschieden; denn erst ein halbes Jahrhundert später gelang es, auch auf diesem Gebiet an die Stelle vager Vermuthungen streng wissenschaftliche Nachweisungen zu setzen und im Interesse methodischer Wissenschaft war es zu Gärtner's Zeit in der That besser, die Sexualität der Kryptogamen ganz zu läugnen, als die Spaltöffnungen der Farne, wie Gleichen that, oder das Indusium der Farnkräuter mit Koelreuter oder selbst die Volva der Hutpilze für männliche Befruchtungsorgane zu halten. Den Vertheidigern der Evolutionstheorie hielt Gärtner sehr richtig die Bastarde Koelreuter's entgegen, und denen, welche in den Samen nur eine andere Form vegetativer Knospen sahen, sagte er, daß eben die Knospe ohne Befruchtung, der Samen jedoch nur durch diese zur Bildung einer neuen Pflanze befähigt werde. Welche Verdienste sich Gärtner um die Kenntniß des unreifen und reifen Samens erwarb, wurde schon in der Geschichte der Systematik mitgetheilt. Was den Vorgang der Befruchtung selbst betrifft, so adoptirte er im Wesentlichen Koelreuter's Ansicht, daß es auf die Vermischung einer männlichen und einer weiblichen Flüssigkeit ankomme, aus welcher das Keimkörperchen in der Samenknospe gewissermassen herauskrystallisire. Auch Konrad Sprengel schloß sich dieser Ansicht vollständig an, die ihn jedoch hinderte, den Befruchtungsvorgang bei den Asclepiadeen richtig aufzufassen.

In Konrad Sprengel<sup>1)</sup> begegnen wir zum dritten Mal, wie bei Camerarius und Koelreuter, einem genialen Forscher, der aber an Kühnheit des Gedankens weit über die beiden Vorgänger hinausging und deshalb von seinen Zeitgenossen und Epigonen noch weniger als diese verstanden wurde. Konrad Sprengel's Ergebnisse waren so überraschend, paßten so gar nicht in den trockenen Schematismus der Linné'schen Botanik und noch weniger in die späteren Ansichten vom Wesen der Pflanze, daß erst Darwin die ganz vergessene Leistung Sprengel's wieder an's Licht ziehen und ihre große Bedeutung für die Descendenztheorie darthun mußte. — Hatte Camerarius zuerst bewiesen, daß Pflanzen überhaupt Sexualität besitzen, und Koelreuter gezeigt, daß auch Pflanzen verschiedener Species sich sexuell verbinden können, und fruchtbare Bastarde erzeugen, so zeigte nun Conrad Sprengel, daß eine gewisse Form der Bastardirung im Pflanzenreich allgemein vorkommt, nämlich die Kreuzung verschiedener Blüthen oder verschiedener Individuen gleicher Species mit einander. In seinem Werk: „Das neu entdeckte Geheimniß der Natur in Bau und Befruchtung der Blumen“ (Berlin 1793 p. 43), sprach er den Satz aus: „Da sehr viele Blumen getrennten Geschlechtes und wahrscheinlich

<sup>1)</sup> Christian Conrad Sprengel, geb. 1750, war Rector in Spandau und begann erst in dieser Stellung sich mit Botanik zu beschäftigen und zwar mit solchem Eifer, daß er darüber sein Amt und selbst die Sonntagspredigt versäumte und abgesetzt wurde. Später lebte er in ärmlichen Verhältnissen in Berlin und als Sonderling sehr vereinsamt, von den Gelehrten sogar gemieden. Zu seinem Unterhalt gab er Unterricht in Sprachen und Botanik; Sonntags früh machte er Excursionen, an denen jeder gegen 2—3 Groschen pro Stunde theilnehmen konnte. Wegen Mangels an Unterstützung und Aufmunterung gab er den 2. Theil seines berühmten Werkes nicht heraus; sein Verleger hatte ihm nicht einmal ein Freie exemplar des 1. Theils gegeben. Der sehr verzeihliche Aerger über den geringen Beifall, den sein Werk fand, veranlaßte ihn, sich später ganz von der Botanik zurückzuziehen und sich mit Sprachen zu beschäftigen, bis er 1816 starb. Einer seiner Schüler widmete ihm einen sehr herzlichen Nachruf in der „Flora“ 1819 p. 541, dem ich diese Angaben entlehne.



wenigstens ebensoviele Zwitterblumen Dichogamisten sind, so scheint die Natur es nicht haben zu wollen, daß irgend eine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werden solle.“ Das war indessen nur eines der merkwürdigsten Resultate, vielleicht noch wichtiger war das Theorem, daß die ganze Gestalt und alle Eigenschaften einer Blüthe überhaupt nur aus ihren Beziehungen zu den sie besuchenden und sie bestäubenden Insecten verstanden werden könne; der erste Versuch, die Entstehung organischer Formen aus bestimmten Beziehungen zu ihrer Umgebung zu erklären. Seit Darwin diesen Gedanken durch die Selectionstheorie neu belebt hat, ist er zugleich eine der wesentlichsten Stützen dieser letzteren geworden.

Es ist anziehend zu lesen, wie der sinnige Mann aus anscheinend ganz unbedeutenden, für Jedermann offen daliegenden Structurverhältnissen der Blüthen zuerst auf Gedanken kam, die ihn im Verfolg weniger Jahre zu so weittragenden Ergebnissen führen sollten. „Als ich im Sommer 1787, sagt Sprengel, die Blumen des Waldstorchschnabels (*Geranium silvaticum*) aufmerksam betrachtete, so fand ich, daß der unterste Theil ihrer Kronenblätter auf der inneren Seite und an den beiden Rändern mit feinen und rauhen Haaren versehen war. Ueberzeugt, daß der weise Urheber der Natur auch nicht ein einziges Härchen ohne eine gewisse Absicht hervorgebracht hat, dachte ich darüber nach, wozu denn wohl diese Haare dienen möchten. Und hier fiel mir bald ein, daß, wenn man voraussetze, daß die fünf Safttröpfchen, welche von eben so vielen Drüsen abgesondert werden, gewissen Insecten zur Nahrung bestimmt seien, man es zugleich nicht unwahrscheinlich finden müßte, daß dafür gesorgt sei, daß dieser Saft nicht vom Regen verdorben werde und daß zur Erreichung dieser Absicht diese Haare hier angebracht seien. Da die Blume aufrecht steht und ziemlich groß ist, so müssen, wenn es regnet, Regentropfen in dieselbe hineinfallen. Es kann aber keiner von den hineingefallenen Regentropfen zu einem Safttröpfchen gelangen und sich mit demselben vermischen, indem er von den Haaren, welche sich über den Safttröpfchen befinden, aufgehalten

wird, sowie ein Schweißtropfen, welcher von der Stirn des Menschen herabgeflossen ist, von den Augenbrauen und Augenwimpern aufgehalten und verhindert wird, in das Auge hineinzuzuließen. Ein Insect wird durch diese Haare keineswegs verhindert, zu den Safttröpfchen zu gelangen. Ich untersuchte hierauf andere Blumen und fand, daß verschiedene von denselben Etwas in ihrer Struktur hatten, welches zu eben diesem Endzweck zu dienen schien. Je länger ich diese Untersuchung fortsetzte, desto mehr sah ich ein, daß diejenigen Blumen, welche Saft enthalten, so eingerichtet sind, daß zwar die Insecten sehr leicht zu demselben gelangen können, der Regen aber ihn nicht verderben kann; sich schloß aber hieraus, daß der Saft dieser Blumen, wenigstens zunächst um der Insecten Willen abge sondert werde, und damit sie denselben rein und unverdorben genießen können, gegen den Regen gesichert sei.“ Im folgenden Jahr fand er, veranlaßt durch die Blüthen des Bergfameinicht (*Myosotis palustris*), daß verschiedenfarbige Flecken auf den Blumenkronen in ihrer Lage gewisse Beziehungen zu dem Ort der Saftabsonderung darbieten und mit derselben schlagfertigen Logik wie oben folgerte er nun weiter: „Wenn die Krone der Insecten wegen an einer besonderen Stelle besonders gefärbt ist, so ist sie überhaupt der Insecten wegen gefärbt; und wenn jene besondere Farbe eines Theils der Krone dazu dient, daß ein Insect, welches sich auf die Blume gesetzt hat, den rechten Weg zum Saft leicht finden könne, so dient die Farbe der Krone dazu, daß die mit einer solchen Krone versehenen Blumen den ihrer Nahrung wegen in der Luft umherschwärmenden Insecten als Saftbehälter schon von weitem in die Augen fallen.“

Später fand er, daß die Narben einer Iris-Art schlechterdings nicht anders befruchtet werden können, als durch Insecten und seine weiteren Untersuchungen überzeugten ihn immer mehr, „daß viele, ja vielleicht alle Blumen, welche Saft haben, von den Insecten, die sich von diesem Saft ernähren, befruchtet werden, und daß folglich diese Ernährung der Insecten zwar in Ansehung ihrer selbst Endzweck, in Ansehung der Blumen aber nur ein Mittel, und zwar das

einziges Mittel, zu einem gewissen Endzweck ist, welcher in ihrer Befruchtung besteht, und daß die ganze Structur solcher Blumen sich erklären läßt, wenn man bei Untersuchung derselben folgende Punkte vor Augen hat: 1) die Blumen sollen durch diese oder jene Art von Insekten oder durch mehrere Arten derselben befruchtet werden; 2) dieses soll also geschehen, daß die Insekten, indem sie dem Saft der Blumen nachgehen und beschweben sich entweder auf den Blumen auf eine unbestimmte Art aufhalten oder auf eine bestimmte Art entweder in dieselben hineinkriechen, oder auf denselben im Kreise herumlaufen, nothwendig mit ihrem mehrentheils haarigen Körper oder nur mit einem Theil desselben den Staub der Antheren abstreifen und denselben auf das Stigma bringen, welches zu dem Ende entweder mit kurzen und feinen Haaren besetzt, oder mit einer klebrigen Feuchtigkeit besetzt ist.“

Im Sommer 1790 entdeckte er die Dichogamie, die er zuerst an dem Weidenröschen (*Epilobium angustifolium*) wahrnahm. Er fand, „daß diese Zwitterblume von Hummeln und Bienen befruchtet wird, aber nicht ein jedes Individuum vermittelst seines eigenen Staubes, sondern die älteren Blumen vermittelst desjenigen Staubes, welchen diese Insekten aus den jüngeren Blumen in dieselben schleppen.“ Nachdem er ein ähnliches Verhalten bei *Nigella arvensis* kennen gelernt hatte, fand er später bei der gemeinen Wolfsmilch gerade das entgegengesetzte Verhalten, daß nämlich die Narben mittelst der Insekten nur den Pollen von älteren Blüthen empfangen können.

„Auf diese sechs, in fünf Jahren gemachten Hauptentdeckungen, fährt er fort, gründe sich seine Theorie der Blumen“, welche er nun im Folgenden ausführlich entwickelt, indem er zunächst die saftabscheidenden Drüsen (Nektarien), die Safthalter, die Saftdecken, ferner die Veranstaltungen, durch welche die Insekten den Saft der Blumen leicht finden können, auseinandersetzt. Nachdem er auf Koelreuter's gute Beobachtungen über die Befruchtung der Saftblumen durch Insekten hingewiesen, hebt er hervor, noch Niemand habe gezeigt, daß die ganze Struk-

tur der Saftblumen auf diesen Endzweck abzielt und sich aus demselben vollständig erklären läßt. Den Hauptbeweis für diesen wichtigen Satz findet er in der Dichogamie.

„Nachdem, sagt er (bei den Dichogamisten), die Blume sich geöffnet hat, so haben oder erhalten die Filamente entweder alle zugleich oder eines nach dem andern eine bestimmte Stellung, in welcher ihre Antheren sich öffnen und ihren Staub zur Befruchtung darbieten. Unterdessen aber befindet sich das Stigma an einer von den Antheren entfernten Stelle und ist noch klein und fest geschlossen. Es kann also der Staub der Antheren schlechterdings weder auf eine mechanische Art, noch durch ein Insekt auf das Stigma gebracht werden, weil es noch nicht existirt. Dieser Zustand währt eine bestimmte Zeit. Wenn nach Verfließung derselben die Antheren keinen Staub mehr haben, so gehen mit den Filamenten verschiedene Veränderungen vor, deren Resultat dieses ist, daß die Antheren nicht mehr die Stellung einnehmen, die sie vorher eingenommen hatten. Unterdessen hat sich das Pistill so verändert, daß nun das Stigma gerade an der Stelle sich befindet, wo vorher die Antheren waren, und da es sich nun auch öffnet, oder die Theile, aus denen es besteht, von einander breitet, nun öfters ungefähr denselben Raum einnimmt, welchen vorher die Antheren eingenommen haben. Nun ist aber diejenige Stelle wo anfänglich die blühenden Antheren und hernach das blühende Stigma sich befinden, in jeder Blume so gewählt, daß das Insekt, für welches die Blume bestimmt ist, nicht anders zum Saft gelangen kann, als daß es zugleich mit einem Theil seines Körpers in der jungen Blume die Antheren und in der älteren das Stigma berührt, den Staub von jenen abstreift und auf dieses bringt und auf solche Art der Staub der jüngeren Blume die ältere befruchtet.“ Es wurde schon erwähnt, daß Sprengel nicht nur diese, sondern auch die entgegengesetzte Form der Dichogamie kannte und im Anschluß an diese Auseinandersetzung hebt er hervor, daß manche Blumen nur mit Hülfe der Insekten befruchtet werden können, daß in

manchen Fällen sogar Blütheneinrichtungen vorhanden sind, durch welche die helfenden Insekten selbst beschädigt und zu Tode gemartert werden. „Alle Blumen, heißt es weiterhin, welche keine eigentliche Krone, noch an der Stelle derselben einen ansehnlichen Kelch haben — — sind saftleer und werden nicht von den Insekten, sondern auf eine mechanische Art, nämlich durch den Wind befruchtet, welcher entweder den Staub von den Antheren ab und an die Stigmata anweht, oder dadurch, daß er die Pflanze oder die Blume schüttelt, verursacht, daß der Staub von den Antheren herab und auf die Stigmata fällt.“ Er weist auch darauf hin, daß solche Blumen immer sehr viel Pollen erzeugen, und daß dieser leicht beweglich, bei den Saftblumen dagegen schwer beweglich ist. Und nun entwickelt er weiter, wie nach seinen Principien alle physiologischen Eigenschaften, Stellung, Größe, Farbe, Geruch, Form, Blüthezeit u. s. w. der Blumen verstanden werden können.

Sprengel war davon ausgegangen, daß der Nektar der Blumen und gewisse Einrichtungen der letzteren ausdrücklich dazu erschaffen worden sind, um den Insekten zu dienen; der Verlauf seiner Untersuchungen führte ihn aber schließlich zu dem Resultat, daß die Insekten selbst dazu dienen, nicht nur die Bestäubung überhaupt zu vermitteln, sondern zu bewirken, daß bei der Befruchtung für gewöhnlich eine Kreuzung zwischen verschiedenen Blüthen einer Pflanze oder zwischen Pflanzen einer Species stattfindet. Es blieb nun eine Frage, die gerade von dem streng teleologischen Standpunct Sprengel's aus noch der Beantwortung bedurfte, die Frage nämlich, welchen Zweck diese Kreuzung der Blüthen oder Individuen haben könne. Sprengel begnügte sich, wie schon hervorgehoben, die Thatsache einfach auszusprechen, indem er sagte, die Natur scheine es nicht haben zu wollen, daß irgend eine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werde. Wer möchte dem Entdecker so werkwürdiger und umfassender Naturerscheinungen einen Vorwurf daraus machen, daß er nicht auch diese letzte Frage beantwortete und die von ihm geschaffene Lehre ihrem letzten Abschluß entgegenführte? Zumal in diesem

Fall, wo nur zahlreiche Experimente weiterhelfen konnten und wo noch langjährige Arbeit erforderlich gewesen wäre. Weder die äußere Lebensstellung Konrad Sprengel's, noch der Erfolg seines genialen Werkes konnte ihn, auch wenn er es gewollt hätte, ermuntern, diese letzte und schwierigste Aufgabe, selbst zu lösen. Die Botaniker waren gerade in jener Zeit und später ganz in Anschauungen befangen, die derartige biologische und physiologische Thatsachen des Pflanzenlebens unbeachtet bei Seite liegen ließen, und zudem waren Sprengel's Ergebnisse dem Dogma von der Constanz der Arten keineswegs günstig; vom Standpunct desselben betrachtet, mußten die wunderbaren Beziehungen zwischen der Organisation der Blüthen und der der Insecten geradezu abgeschmackt und abstoßend erscheinen; minder begabten Naturen aber ist es in solchen Fällen eigen, lieber die Thatsachen zu leugnen oder sie unbeachtet zu lassen, als die eigene liebgewordene Meinung zu opfern; so erklärt sich leicht die Nichtbeachtung, auf welche Sprengel's Werk überall stieß. Dazu kam aber, daß trotz der Arbeiten eines Camerarius und Koelreuter auch am Anfang unseres Jahrhunderts die Sexualität der Pflanzen überhaupt sehr Vielen noch zweifelhaft schien. Selbst nachdem Knight und William Herbert die von Sprengel offen gelassene Frage richtig erfaßt und experimentelle Ergebnisse zu ihrer Beantwortung gewonnen hatten, konnte die neue Lehre sich doch nicht Bahn brechen. Auf die frühere naive, aber consequente Teleologie in der Behandlung physiologischer Fragen folgte später eine entschiedene Verwerfung aller teleologischen Erklärungen, die jedenfalls das Ihrige dazu beitrug, Sprengel's Ergebnisse unbequem erscheinen zu lassen, insofern gerade sie anscheinend nur teleologische Erklärungen zuließen. Man war vor 1860 derartigen Naturerscheinungen gegenüber in eine Lage gerathen, die sozusagen gar keinen Standpunct der Beurtheilung zuließ; man schämte sich vom teleologischen Standpunct aus mit Konrad Sprengel zu glauben, daß jede noch so unscheinbare Einrichtung der Organismen das wohlüberlegte Werk eines Schöpfers sei; etwas Besseres aber hatte man nicht an die Stelle zu setzen und so blieben

Sprengel's Entdeckungen unverstanden und unbeachtet liegen, bis Darwin am Ende der fünfziger Jahre ihre ganze große Bedeutung erkannte, dem teleologischen Princip das der Descendenz und Selection entgegenstellte und so in der Lage war, Sprengel's Entdeckungen nicht nur in naturwissenschaftlicher Weise verständlich erscheinen zu lassen, sondern dieselben als eine der wichtigsten Stützen der Selectionstheorie zu benutzen. Jetzt konnte auch erst gewürdigt werden, was bald nach Sprengel durch Knight und später durch Herbert und C. F. Gärtner zum weiteren Ausbau von Sprengel's Lehre geschah, denn auch das, was diese zu Tage förderten, blieb einstweilen unbeachtet. Schon wenige Jahre nach Sprengel's Werk hatte Andrew Knight<sup>1)</sup>, auf vergleichende Selbstbestäubungs- und Kreuzungsversuche an *Pisum* gestützt, den Satz aufgestellt, daß keine Pflanze eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch sich selbst befruchte; 1837 faßte Herbert das Ergebnis seiner zahlreichen Befruchtungsversuche in dem Satz zusammen: „Er sei geneigt zu glauben, daß er ein besseres Resultat erlangte, wenn er die Blüthe, von der er Samen zu erlangen wünschte, mit Pollen von einem anderen Individuum derselben Varietät oder wenigstens von einer anderen Blüthe, als wenn er sie mit ihrem eigenen Pollen befruchtete;“ ein Ergebnis zu welchem auch C. F. Gärtner durch Befruchtungsversuche mit *Passiflora*, *Lobelia* und *Fuchsia*-Arten 1844 gelangte. In diesen Wahrnehmungen lag der erste Keim zu der Beantwortung der von Sprengel offen gelassenen Frage, warum die meisten Blüthen so eingerichtet sind, daß nur durch Kreuzung verschiedener Blüthen oder Pflanzen derselben Art eine Befruchtung vollzogen werden kann; die künstlichen Kreuzungen dieser Art, welche Knight, Herbert und Gärtner mit der Selbstbestäubung einzelner Blüthen verglichen, zeigten, daß die Kreuzung eine vollständigere und kräftigere Befruchtung erzielt, als die Selbstbestäubung. Sie legten also den Gedanken nahe, daß die von Sprengel entdeckten Blütheneinrichtungen sammt der In-

<sup>1)</sup> Diese Angaben nach Herrmann Müllers: Befruchtung der Blumen durch Insekten (Leipzig 1873 p. 5).

fektenhülle den Nutzen gewähren, eine möglichst kräftige und zahlreiche Nachkommenschaft zu erzielen. Auch diesen Gedanken faßte zuerst Darwin schärfer in's Auge, um ihn seiner Selectionstheorie dienstbar zu machen, indem er zugleich seit 1857 bis in die sechziger Jahre hinein durch sehr zahlreiche Experimente ihn weiter stützte.

## 6.

Neue Gegner der Sexualität und ihre Widerlegung durch Experimente.

1785 — 1849.

Wenn man die Schriften von Camerarius und Koelreuter sorgfältig gelesen hat, so scheint es fast unmöglich, daß später noch Zweifel, nicht an den Modalitäten der Befruchtungsvorgänge, sondern an der Sexualität selbst erhoben werden konnten. Und doch geschah dieß im Laufe der nächsten 40 — 60 Jahre wiederholt von verschiedenen Seiten und mit dem größten Nachdruck und zwar nicht etwa in Folge einer erhöhten Genauigkeit der experimentellen Untersuchung oder etwaiger Widersprüche, welche man den Begründern der Sexualtheorie hätte nachweisen können, sondern vielmehr deshalb, weil eine Reihe von Beobachtern ihre Experimente ungeschickt anstellten und widersprechende Resultate erhielten, ihre Versuchspflanzen nicht genau genug beobachteten, oder überhaupt, weil ihnen die nöthige Uebung und Umsicht in solchen Dingen fehlte. So war es vor Allem bei Spallanzani und später bei Bernhardi, Girou de Bouzareingue und Ramisch. Viel schlimmer aber sah es aus bei Schelver, seinem Schüler Henschel und ihren Anhängern. Bei ihnen waren es vorgefaßte Meinungen, aus der Naturphilosophie abgeleitete Folgerungen, durch welche sie sich berechtigt glaubten, experimentell festgestellte Thatsachen zu leugnen. Die geradezu zerstörende Wirkung, welche die Naturphilosophie am Anfang unseres Jahrhunderts auf die Verstandeskräfte sehr Vieler ausübte, sprach sich ganz besonders darin aus, daß sie nicht mehr im Stande waren, den Erfolg einfacher Experimente zu



würdigen, die Erscheinungen der Natur auf das Schema von Ursache und Wirkung zurückzuführen. Wie einst Linné die Sexualität der Pflanzen philosophisch mit ganz nebensächlicher Beachtung des experimentellen Verfahrens geglaubt hatte, beweisen zu können, so fand sich jetzt in Schelver ein Naturphilosoph, welcher umgekehrt aus philosophischen Gründen die Unmöglichkeit der Sexualität bei Pflanzen darthun wollte. Wie Linné dieselbe aus dem Wesen oder Begriff der Pflanze folgerte, so glaubte Schelver sie aus dem Wesen oder Begriff der Pflanze negiren zu müssen; logisch genommen hatte der Eine soviel Recht, wie der Andere, denn die Frage selbst konnte eben nicht auf diesem Wege, sondern nur durch Experimente erledigt werden. Indessen hielten es doch auch unsere Naturphilosophen für zweckmäßig, ihren Theorien eine empirische Stütze zu geben und diese fanden sie in den Experimenten Spallanzani's.<sup>1)</sup> Dieser hatte 1786 unter dem Titel *Experiences pour servir à l'histoire de la génération des animaux et des plantes* (Genf 1786) außer seinen Versuchen über die Befruchtung der Thiere auch solche über die der Pflanzen publicirt, von denen uns hier natürlich ausschließlich die letzteren interessiren, bei deren Beschreibung aber eine sehr mangelhafte Literaturkenntniß des Autors sich verräth, wie schon daraus hervorgeht, daß er Caesalpin zu denen rechnet, welche die Sexualität der Pflanzen angenommen hätten. Seine Versuche selbst zeugen von einer sehr geringen Kenntniß der biologischen Voraussetzungen, nach denen sich die Kultur der Versuchspflanzen zu richten hat, überhaupt geringe botanische Einsicht, wie sie Dilettanten eigen zu

<sup>1)</sup> Lazaro Spallanzani, geboren 1799 zu Scandiano in Modena, gest. zu Pavia 1799, wo er lange als Professor der Naturgeschichte wirkte. Seine Untersuchungen betrafen die verschiedensten Fragen der Naturwissenschaften vorwiegend aber solche der Thierphysiologie, die er aber, wie es scheint, mit derselben Hast bearbeitete, wie sie in seinen Versuchen über die Sexualität der Pflanzen hervortritt. Ein längerer Artikel in der *Biographie universelle anc. et mod.* giebt ausführliche Nachricht über seine wissenschaftliche Thätigkeit.

sein pflegt, welche ohne hinlängliche Vorbereitung sich plötzlich mit dieser oder jener Frage der Pflanzenphysiologie beschäftigen; die Darstellung Spallanzani's ist flüchtig, die Kritik Anderer rechthaberisch und bissig, ohne dem Leser das Gefühl des Vertrauens zu seiner eigenen Geschicklichkeit und Urtheilsfähigkeit zu erwecken. Seine oft mit Hast und wenig Ueberlegung unternommenen Vegetationsversuche führte er zum Theil an Pflanzen aus, die wie z. B. Günstler, Bohnen, Erbsen, Rettig, Basilicum, Delphinium gerade für derartige Untersuchungen ungeeignet sind. So kann denn auch das Resultat nicht überraschen, daß er bei einigen, wie Mercurialis und Basilicum die Nothwendigkeit der Einwirkung des Pollens zur Bildung keimfähiger Samen konstatarie, während andere Pflanzen, wie der Kürbiß, die Wassermelone, der Hanf und Spinat auch ohne Befruchtung dasselbe leisten sollen. Schon sein größerer Landsmann Volta, der Spallanzani's Experimente wiederholte, bestritt dieses Resultat.

So waren die Versuche beschaffen, auf welche sich Franz Joseph Schelver, Professor der Medicin in Heidelberg, in seiner „Kritik der Lehre von dem Geschlecht der Pflanzen“ 1812 berief. Es ist nicht nöthig, ausführlich auf dieses wunderliche Product eines irre geleiteten Verstandes näher einzugehen, wenn auch immerhin bis in die zwanziger Jahre hinein eine beträchtliche Zahl deutscher Botaniker den Unsinn für tiefe Weisheit nahm. Die Untersuchungen des Camerarius erledigte Schelver mit vier Zeilen; als den wichtigsten Autor aber empfahl er Spallanzani, während Koelreuter hochmüthig abgefertigt wurde. Die Erfahrungen dieser Männer, sagte er, sind richtig, aber die Befruchtung beweisen sie nicht. Ihm kommt es vielmehr darauf an, die Frage aus der Natur des vegetativen Lebens zu entscheiden; aus dieser von ihm selbst construirten Natur aber folgert er, daß die Pflanzenorgane überhaupt keinen Nutzen haben, daß sie noch nicht den Trieb haben können, einander zu nutzen und in Gemeinschaft das Leben fortzuzuegen, weil dieses eine Ziel des Wirkens nur da lebendig werden kann, wo alle

Theile zugleich vorhanden sind, womit denn natürlich auch die befruchtende Wirkung des Pollens wegfällt; dem entsprechend führt er die die Samenbildung hervorrufende Einwirkung einer männlichen Pflanze auf eine benachbarte weibliche nicht etwa auf die Bestäubung durch jene zurück, sondern die „Nähe“ selbst ist es, welche befruchtend wirkt. Das sind jedoch nur unbedeutende Proben seiner Logik.

Noch viel schlimmer aber sieht es in den Schriften seines Schülers Henschel<sup>1)</sup>, zumal in dessen umfangreichem Buch, „von der Sexualität der Pflanzen“ 1820 aus. Er glaubte die naturphilosophischen Lehren durch zahllose Versuche beweisen zu müssen; die Art und Weise jedoch, wie diese letzteren ausgedacht, eingeleitet und beschrieben sind, läßt Alles weit hinter sich, was an Geschmacklosigkeit und Urtheilsunfähigkeit jemals geleistet worden ist. Es bedarf nicht einmal der Zweifel, welche Einem gelegentlich betreffs der Genauigkeit seiner Berichte aufsteigen und der dießbezüglichen Bemerkungen bei Treviranus und Gärtner, um uns die Bestrebungen dieses Mannes zu verleiden.

Es wäre überflüssig auf den Inhalt dieses Buchs einzugehen, welches mehr ein pathologisches als historisches Interesse darbietet; in welchem Grade aber bis in die zwanziger Jahre hinein auch bei Besseren die Fähigkeit, in solchen Dingen zu urtheilen, durch den Einfluß der Naturphilosophie verdorben war, wie selbst namhafte Forscher es der Mühe werth fanden, die Producte Schelver's und Henschel's mit einem gewissen Respekt zu behandeln, davon giebt unter Anderem eine Brieffammlung, welche Rees von Esenbeck als zweite Beilage, zur Regensberger „Flora“ 1821 publicirte, Auskunft; nicht minder aber auch die späteren Bemerkungen Goethe's zur Metamorphose der Pflanzen, die man namentlich unter dem Titel „Verstäubung, Verdunstung, Vertropfung“ in der Cotta'schen Ausgabe in vierzig Bänden Bd. 36 p. 134 findet. Indessen fanden sich doch Einzelne, welche dem Unwesen scharf entgegentraten; so namentlich Paula Schrank

<sup>1)</sup> August Henschel war praktischer Arzt und Privatdocent in Breslau.

(Flora 1822 p. 49) und C. L. Treviranus, der 1822 eine umfassende Widerlegung Henschel's: „die Lehre von dem Geschlecht der Pflanzen in Bezug auf die neuesten Angriffe erwogen“ herausgab. Dagegen fanden sich einzelne Nachzügler jener krankhaften philosophischen Richtung auch später noch; so z. B. J. B. Wilbrand, Professor in Gießen, welcher noch 1830 (Flora p. 585) in sehr subtiler Unterscheidung annahm, daß bei den Pflanzen zwar etwas der thierischen Sexualität „Analoges“, aber keineswegs wirkliche Sexualität stattfindet. In dieser ganzen naturphilosophischen Literatur spricht sich die Unfähigkeit aus, Experimente einfach mit gesundem Menschenverstand zu beurtheilen; überall wird in den Erfolg der Versuche Etwas hineingebichtet, was nicht in der entferntesten Beziehung zu den Bedingungen und Ergebnissen derselben steht.

Ganz anders verhielt es sich dagegen mit den von Bernhardt 1811, von Girou 1828–30, und von Ramisch 1837 ausgesprochenen Zweifeln. Sie machten Versuche und beurtheilten sie im Sinne naturwissenschaftlicher Forschung; nur waren sie weder mit den nöthigen Kenntnissen eingeleitet, noch mit ausreichenden Vorsichtsmaßregeln durchgeführt; auch fehlte es diesen Männern an genügender Literaturkenntniß. Schon im vorigen Jahrhundert, ja selbst schon von Camerarius und Ray war auf das gelegentliche Vorkommen männlicher Blüthen an weiblichen Pflanzen von Spinat, Hanf, Mercurialis hingewiesen worden und doch experimentirten die Genannten gerade wieder mit diesen, ohne das etwaige Auftreten männlicher Blüthen an den weiblichen Versuchspflanzen oder andere Bestäubungsgelegenheiten sorgfältig genug auszuschließen.

So regten sich noch bis tief in die dreißiger Jahre hinein Zweifel an der Sexualität der Pflanzen überhaupt oder doch an ihrer allgemeinen Giltigkeit bei den Phanerogamen; denn von den Kryptogamen war zunächst keine Rede, sie galten trotz mancher werthvollen Wahrnehmungen früherer Zeit für geschlechtslos. Uebrigens wurde von der großen Mehrzahl der Botaniker an der sexuellen Bedeutung der Blüthenorgane nicht

gezweifelt. Die Meisten verließen sich guten Glaubens auf Linné's Autorität und Manche wußten sogar die experimentellen Beweise des Camerarius, Bradley, Logan, Gleditsch und Koelreuter zu schätzen. Wer aber im Lauf der zwanziger und dreißiger Jahre die Sache ernst nahm, dem mußte allerdings eine nochmalige umfassende Aufnahme der Frage nach der Sexualität der Pflanzen erwünscht sein. Schon 1819 hatte es die Berliner Akademie der Wissenschaften auf Link's Vorschlag durch Stellung einer Preisfrage: „Giebt es eine Bastardbefruchtung im Pflanzenreich“, versucht, neue Untersuchungen über den Kern der Sexualitätsfrage anzuregen. Die einzige, erst 1828 eingelaufene Antwort von Wiegmann entsprach jedoch den Anforderungen nicht, und wurde nur mit dem halben Preis belohnt. Glücklicher war in dieser Beziehung später die holländische Akademie zu Haarlem, welche auf Reinwardt's Veranlassung 1830 die Frage etwas verändert und mit ihrer praktischen Beziehung auf Pflanzenkultur ausschrieb. Hier trat als Preisbewerber Carl Friedrich Gärtner <sup>1)</sup> auf, dessen Schrift durch Nebenumstände verspätet 1837 den Ehrenpreis und eine außerordentliche Prämie erhielt. C. F. Gärtner hatte schon seit 1826 die Resultate seiner Bastardirungsversuche in verschiedenen Zeitschriften publicirt. Seine gesammelten, aus fünfundzwanzigjährigen experimentellen Untersuchungen gezogenen Resultate publicirte er jedoch erst 1849 in

<sup>1)</sup> Carl Friedrich Gärtner, der Sohn Joseph Gärtner's, geb. 1772, gest. 1850 zu Calw. Als Lehrling in die Hofapotheke zu Stuttgart eingetreten, besuchte er naturwissenschaftliche Vorlesungen in der Carlsakademie; um sich medicinischen Studien zu widmen ging er nach Jena, 1795 aber nach Göttingen, wo er auch Lichtenberg hörte. Noch in demselben Jahre lehrte er nach der Heimath zurück, wo er 1796 promovirte, um sich als Arzt in Calw niederzulassen. Hier beschäftigte er sich anfangs mit Fragen der menschlichen Physiologie, bearbeitete aber dann den Supplementsband zu seines Vaters *Carpologia*. Er sammelte Notizen und Excerpte zu einem umfassenden Werk über Pflanzenphysiologie; aus diesem, übrigens nicht zur Ausführung gelangten Plane, entsprang auch die Bearbeitung der Sexualtheorie, der er sich 25 Jahre lang widmete. (Jahresheft des Vereins für vaterl. Naturkunde in Württemberg 1852 Bd. VIII. p. 16.)

einem umfangreichen Band: „Versuche und Beobachtungen über die Bastardzeugung“ (Stuttgart 1849). Gewissermaßen als Einleitung zu diesem Werk hatte er aber schon 1844 ein ebenso umfangreiches Buch: „Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse und über die natürliche und künstliche Befruchtung durch den eigenen Pollen“ herausgegeben. Beide Werke zusammen sind das Gründlichste und umfassendste, was bisher über die experimentelle Untersuchung der Sexualitätsverhältnisse der Pflanzen geschrieben worden ist. Sie bilden einen glänzenden Abschluß der nach Koelreuter mit Zweifeln an der Sexualität der Pflanze beginnenden Periode, einen Abschluß, der in dieselben Jahre fällt, wo bereits eine lebhafteste Polemik zwischen Schleiden und Schacht einerseits, Hofmeister andererseits, über die Vorgänge bei der Embryobildung durch mikroskopische Untersuchungen geführt wurde.

Gärtner's Werke finden ihre Bedeutung weniger in neuen überraschenden Entdeckungen oder in glänzenden Ideen und unerwarteten Combinationen, — als vielmehr in der gründlichsten Untersuchung aller derjenigen Umstände und Verhältnisse, welche bei der sexuellen Fortpflanzung der Phanerogamen überhaupt in Betracht kommen können. Seine Bastardirungsversuche, über welche er die genauesten Journale führte, überschritten die Zahl von 9000; bei diesen sowohl wie bei der normalen Bestäubung studirte Gärtner alle Fehlerquellen, welche auf die Experimente irgendwie Einfluß nehmen können, zog er alle in der Entwicklung der Pflanze selbst und in den äußeren Verhältnissen liegenden Bedingungen der Befruchtung sorgfältig in Betracht und ebenso unterwarf er die gesammte Literatur dieser Fragen einer so eingehenden Kritik, daß jeder von früheren Schriftstellern angegebene Versuch seine kritische, auf die umfassendsten eigenen Erfahrungen gestützte Erledigung fand. Das Werk über die Wirkung des eigenen Pollens 1844 enthält die vollständigste Biologie und Physiologie der Blüthen. Es werden dort, überall auf eigene und zum Theil ganz neue Beobachtungen gestützt, sämtliche Lebenserscheinungen der sich entfaltenden Blüthe und ihre

Beziehungen zur Befruchtung beschrieben; das Verhältniß des Kelches, der Blumenkrone, der Nektarabsonderung, des Oeffnens der Antheren, die Selbsterwärmung der Blüthen, die physiologischen Vorgänge am Fruchtknoten, den Griffeln und der Narbe speciell untersucht; alles bis dahin Bekannte über die Reizbarkeit und Bewegungerscheinungen an der Blume und den Befruchtungsorganen zusammengestellt und durch neue Beobachtungen erläutert und so von dem Leben der Blüthe ein reichhaltiges, bis in's kleinste Detail ausgeführtes Bild entworfen, wie wir es von keinem anderen Organ der Pflanze bisher besitzen; es wäre vergeblich, in Kürze von der Reichhaltigkeit dieser Beobachtungen eine klare Vorstellung geben zu wollen. Indes waren dies mehr die Präliminarien für die Hauptsache, den Nachweis, daß die Entdeckung des Camerarius richtig, daß trotz aller mehr als hundertjährigen Einwendungen die Mitwirkung des Pollens zur Embryobildung in den heranwachsenden Samen unentbehrlich sei, daß also die Pflanzen eine Sexualität, ganz in dem Sinn wie die Thiere besitzen. Auch begnügte sich Gärtner nicht, eine beliebige Zahl neuer Befruchtungsversuche zu machen; vielmehr wurden die Einwendungen Spallanzani's, Schellver's, Henschel's, Girou's u. A. ausführlich und mit speciellster Berücksichtigung aller in Betracht kommenden Umstände durch neue Experimente und sonstige Erfahrungen widerlegt, die Ungenauigkeit der Beobachtungen der Gegner der Sexualität Punct für Punct schlagend dargethan, und schließlich noch auf eine Reihe merkwürdiger Erscheinungen hingewiesen, welche auch an dem unbefruchteten Fruchtknoten eintreten und die Umstände namhaft gemacht, unter denen bei scheinbar verhinderter Bestäubung dennoch Zutritt von Pollen stattfinden kann. Diese Untersuchungen konstatarren abermals die Existenz der vegetabilischen Sexualität und zwar so, daß seitdem kein Widerspruch gegen dieselbe mehr erhoben werden konnte. Selbst als später um 1860 Erscheinungen bekannt wurden, welche die Vermuthung nahe legten, daß unter Umständen bei gewissen Individuen einiger Pflanzenarten die weiblichen Organe auch ohne Mit-

hilfe der männlichen entwicklungsfähige Embryonen erzeugen können, konnte es sich nicht etwa mehr darum handeln, in diesen als Parthenogenese bezeichneten Vorkommnissen Beweise gegen die allgemeine Sexualität zu finden; vielmehr konnte es nur darauf ankommen, derartige Vorkommnisse zunächst bezüglich der Thatsache selbst genau zu prüfen und die Fragen so zurecht zu legen, daß sie neben der bestehenden Sexualität noch einen vernünftigen Sinn behielten, ähnlich wie dies auch bei den entsprechenden Erscheinungen im Thierreich nöthig war.

Dem umfassenden Werke Gärtner's über die Bastardbefruchtung waren bereits einige andere Untersuchungen über dasselbe Thema vorausgegangen: die schon erwähnten Knight's am Anfang des Jahrhunderts und die ausführlicheren von William Herbert, in dessen Werk über die Amaryllideen 1837. Gärtner unterließ nicht, seine eigenen Untersuchungen überall mit den Ergebnissen seiner Vorgänger, ganz besonders aber mit denen Koelreuter's zu vergleichen und aus dem ganzen erstaunlich großen Beobachtungsmaterial eine Reihe von allgemeinen Sätzen über die Bedingungen, unter denen Bastardirung überhaupt möglich ist und über den Erfolg der Kreuzung, sowie über die Ursachen des Mißerfolges zu ziehen. Von ganz besonderem Interesse waren seine vermischten und zusammengesetzten Bastarde, die Versuche über die verschiedenen Gradationen des Einflusses, den fremder Pollen auf das Verhalten der weiblichen Organe ausübt, die Beziehung zu der Varietätenbildung. Es ist auch hier ganz unmöglich, die Resultate Gärtner's bestimmter zu verzeichnen, ohne uns geradezu in sachliche Diskussionen einzulassen, welche weit über ein historisches Referat hinausgehen würden. Es ist dies auch um so weniger nöthig, als Nägeli 1865 es unternommen hat, aus der ganzen Fülle des von Koelreuter, William Herbert und Gärtner gelieferten Materials eine Reihe von Sätzen abzuleiten, welche in mehr übersichtlicher Form alle wesentlichen Ergebnisse zusammenfassen.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> In Kürze sind dieselben referirt in meinem Lehrbuch der Botanik, Leipzig 1868 — 74.



Gärtner's Bastardirungen wurden an demselben Orte, wo Koelreuter die seinigen in den Jahren 1762 und 1763 gemacht hatte, nämlich zu Calw in Württemberg ausgeführt. So waren es also zwei kleine Städte Württembergs, in welchen die Sexualtheorie von den drei hervorragendsten Experimentatoren begründet und soweit es sich durch Experimente thun läßt, zum Abschluß geführt worden ist. Camerarius in Tübingen, Koelreuter und C. F. Gärtner in Calw hatten allein zur experimentellen Begründung der Sexualtheorie soviel beigetragen, daß alles Uebrige, was Andere in dieser Richtung gethan haben, fast als Nebensache erscheinen müßte, wenn es sich ausschließlich um künstliche Bestäubung handelte. Wie dagegen die Bestäubung in der freien Natur gewöhnlich vermittelt wird, das hatte Koelreuter zwar unvollkommen erkannt, aber erst Konrad Sprengel in allen wichtigeren Beziehungen durchschaut, und es darf hier nicht verschwiegen werden, daß Gärtner die ergiebigste Quelle neuer großartiger Resultate unbenutzt ließ, indem er Konrad Sprengel's merkwürdige Ergebnisse einer ernstern Beachtung nicht für werth hielt; seine fleißige Behandlung der Nektarabsonderung, der Reizbarkeit der Befruchtungsorgane und seine zahlreichen Wahrnehmungen über sonstige biologische Verhältnisse der Blüthen würden erst dann ihren natürlichen Abschluß gefunden haben, wenn er sie mit Sprengel's allgemeinen Sätzen über die Beziehung des Blüthenbaues zur Insectenwelt überall verknüpft hätte. Das unterließ Gärtner vollständig und so blieb es auch hier wieder der wunderbaren Combinationsgabe Darwin's vorbehalten, die Summe aus den Ergebnissen einer hundertjährigen Forschung zu ziehen und die Resultate Koelreuter's, Knight's, Herbert's und Gärtner's mit Konrad Sprengel's Blüthentheorie zu einem lebendigen Ganzen zu verschmelzen, so daß nunmehr alle physiologischen Einrichtungen der Blüthe in ihren Beziehungen zur Befruchtung nicht nur, sondern in ihrer Abhängigkeit von den natürlichen Bedingungen, unter denen die Bestäubung ohne Mithülfe des Menschen stattfindet, verständlich geworden sind. Es war hier

also ähnlich, wie in der Geschichte der Morphologie und Systematik: die Prämissen fand Darwin vor, den Schluß aus ihnen zog er; auch hier beruht die Sicherheit seiner Theorie auf den Ergebnissen der besten Beobachter, auf Untersuchungen, welche in Darwin's Theorie ihren nothwendigen logischen und historischen Abschluß finden.

## 7.

Mikroskopische Untersuchung der Befruchtungsvorgänge der Phanerogamen, Pollenschlauch und Keimkörper. <sup>1)</sup>

1830—1850.

Schon im vorigen Jahrhundert hatten diejenigen, welche von der Sexualität der Pflanzen überzeugt waren, auf verschiedene Weise versucht, mit Hilfe des Mikroskops eine Vorstellung davon zu gewinnen, in welcher Weise durch den Pollen die Erzeugung des Embryos innerhalb des Samens vermittelt werde. Von den sehr rohen derartigen Versuchen Morland's und Geofroy's abgesehen, waren es Needham (1750), Jussieu, Linné, Gleichen, Hedwig, welche die Vorstellung hegten, der Pollen zerspringe auf der Narbe, die darin enthaltenen Körnchen aber drängen durch den Griffel hinab zu den Samenknospen, um dort entweder selbst zu Embryonen ausgebrütet zu werden, oder doch zu deren Erzeugung behülflich zu sein. Diese Vorstellungsweise schloß sich eng an die damals herrschende Evolutionstheorie an und schien in den Samenkörperchen der Thiere eine Stütze zu finden; sie stützte sich zugleich auf die Beobachtung, daß Pollenkörner in Wasser gelegt unter dem Mikroskop

<sup>1)</sup> Um die sehr gedrängte Darstellung nicht durch zahlreiche Citate zu stören, mache ich hier die wichtigeren Schriften namhaft: Robert Brown's vermischte Schriften, herausgegeben von Nees von Esenbeck Bd. IV. 1830 Bd. V. 1834. — Mohl über G. Amici in bot. Zeitung 1863 Beilage p. 7. — Schleiden: über die Bildung des Eizens und Entstehung des Embryos in Nova Acta Acad. Leopold 1839 Bd. XI. I. Abth. — W. Hofmeister: Zur Uebersicht der Geschichte von der Lehre der Pflanzenbefruchtung in Flora 1867 p. 119 ff.

häufig zerspringen und ihren Inhalt in Form einer körnig schleimigen Masse entleeren. Es wurde bereits erwähnt, daß Koelreuter dieser Ansicht entgegentrat, das Zerspringen für naturwidrig erklärte, dafür aber das von den Pollenkörnern ausgeschwitzte Del als die befruchtende Substanz betrachtete, worin ihm Joseph Gärtner und Konrad Sprengel folgten. Diese Ansicht wurde indessen weniger beachtet und bis tief in die dreißiger Jahre hinein blieb die von Needham und Gleichen begründete in einem gewissen Ansehen. Die Frage war nun aber, auf welche Weise diese Inhaltskörnchen des Pollens in die Samentnospen gelangen sollten. Da bot ein Zufall einen Anknüpfungspunct für weitere Reflexionen. Amici, der zu anderem Zweck die Narbahaare von *Portulaca* untersuchte, sah bei dieser Gelegenheit (1823) den Pollenschlauch aus dem Pollenkorn hervortreten und die körnige Inhaltsmasse des letzteren, die sogenannte *Fovilla*, strömende Bewegungen ähnlich der in den Charen bekannnten ausführen. Der Wunsch, diese merkwürdige Thatsache zu prüfen und darüber Aufschluß zu gewinnen, „wie denn eigentlich die befruchtende Substanz von der Narbe absorbiert werde,“ veranlaßte Brongniart 1826, eine große Zahl mit Pollen bedeckter Narben zu untersuchen. Es gelang ihm dabei zu constatiren, daß die Bildung von Pollenschläuchen eine sehr verbreitete Erscheinung sei. Mangelhafte Verfolgung des Gesehenen und die Voreingenommenheit für die alte Theorie Needham's hinderten ihn jedoch die Pollenschläuche in ihrem ganzen Verlauf bis in die Samentnospe hinein kennen zu lernen; er nahm vielmehr an, daß sie, in die Narbe eingedrungen, sich öffnen und ihre Inhaltskörnchen entlassen, indem er ausdrücklich behauptete, daß diese letzteren den Samenthierchen der Thiere analog und der active Theil des Pollens seien. Nunmehr aber griff Amici die Frage ernstlicher an, er verfolgte 1830 die Pollenschläuche nicht nur bis in den Fruchtknoten, sondern fand auch, daß je einer derselben in die Mikropyle einer Samentnospe eindringe.

So war die Frage plötzlich ihrer Lösung sehr nahe gerückt, als von verschiedenen Seiten her Abwege eingeschlagen wurden.

Robert Brown zeigte 1831 und 1833, daß die zu sogenannten Pollinarien zusammengebackenen Pollenkörner der Orchideen und Asclepiadeen ebenso wie die anderer Pflanzen Pollenschläuche austrieben und daß man feine Röhrchen im Fruchtknoten bestäubter Orchideen vorfinde, deren Zusammenhang mit den Pollenkörnern ihm jedoch zweifelhaft blieb, so daß er selbst zu der Annahme sich geneigt fand, dieselben entstünden im Fruchtknoten selbst, wenn auch in Folge der Bestäubung der Narbe. Ganz anders war der Abweg, auf welchen Schleiden gerieth, durch welchen jedoch die Frage, ähnlich wie gleichzeitig die nach der Entstehung der Zellen in den Vordergrund der botanischen Forschung gestellt wurde. 1837 publicirte Schleiden ausgezeichnete Untersuchungen über die Entstehung und Ausbildung der Samenknospen vor der Befruchtung, ohne Zweifel die besten und gründlichsten der damaligen Zeit. Zugleich beseitigte er die Zweifel Brongniart's und Brown's und die Angaben Amici's bestätigend, bewies er, daß die Pollenschläuche von der Narbe aus überall bis in die Samenknospen durch die Mikropyle derselben eindringen. Er ließ sie aber zu weit vordringen; ganz positiv behauptete er: „der Pollenschlauch schiebt die Membran des Embryosackes vor sich her, stülpt diesen in sich selbst hinein und sein Ende liegt dann scheinbar im Embryosack. Das Ende des Pollenschlauches im Embryosack schwillt kugelig oder eiförmig an, und aus seinem Inhalt bildet sich Zellgewebe. Es bildet die seitlichen Organe, Einen oder zwei Cotyledonen, wobei aber die ursprüngliche Spitze als plumula mehr oder weniger frei bleibt. Das Stück des Pollenschlauches unterhalb des Embryo's und die dasselbe umschließende Duplikatur des Embryosackes schnüren sich früher oder später ab und obliteriren völlig, so daß nunmehr der Embryo wirklich im Embryosack liegt.“ Wäre diese, anscheinend ganz auf Beobachtung beruhende und durch entsprechende Abbildung erläuterte Ansicht richtig gewesen, so hätte sie entsprechend der alten Evolutionstheorie und mit auffallender Annäherung an die Ansichten Morlands und Geoffroy's zwar der Nothwendigkeit der Bestäubung zur

Bildung embryohaltiger Samen Rechnung getragen, aber dennoch wäre die Sexualität der Pflanzen ähnlich wie bei den Vertheidigern der Evolutionstheorie damit in der Hauptsache beseitigt worden: die Samenknospe wäre eben nur der geeignete Ort zur Ausbrütung des vom Pollen erzeugten Embryos geblieben. Dieser Ansicht Schleiden's schlossen sich nun alsbald Wydler, Gelesnow und verschiedene Andere, vor Allem aber Schacht an, während gerade die hervorragendsten Mikroskopiker ihr ungläubig entgegen traten. Zuerst war es wieder Amici, der 1842 auf dem italienischen Gelehrtenkongreß in Padua der neuen Lehre entgegen trat und nachzuweisen suchte, daß der Embryo nicht im Ende des Pollenschlauches, sondern aus einem schon vor der Befruchtung vorhandenen Theile der Samenknospe entstehe, welcher durch die im Pollenschlauch enthaltene Flüssigkeit befruchtet werde. Die Wahl einer zu diesem Zweck höchst ungeeigneten Pflanze, des Kürbisses, hinderte ihn jedoch, die Vorgänge im Einzelnen genau genug zu erkennen und Schleiden verfehlte nicht, 1845 Amici's Behauptungen in den ungesuchtesten Ausdrücken zurückzuweisen. Dieser aber brachte schon im nächsten Jahr (1846) die entscheidenden Beweise für seine Behauptung: an den für solche Untersuchungen sehr günstigen Orchideen zeigte er nicht nur, daß Robert Brown's erwähnte Zweifel unbegründet seien, sondern was die Hauptsache war, daß im Embryosack der Samenknospen schon vor dem Eintreffen des Pollenschlauches ein Körper (das Keimbläschen) vorhanden ist, welcher durch den Zutritt des Pollenschlauches zur weiteren Entwicklung, zur Bildung des Embryos veranlaßt wird. Er demonstirte hier zuerst den ganzen Verlauf dieser Vorgänge von der Bestäubung der Narbe an bis zur Ausbildung des Embryos im Zusammenhang.

Obgleich schon im folgenden Jahr durch Mohl und Hofmeister Amici's Darstellung als die richtige bestätigt wurde und Hofmeister 1849 in einer umfangreicheren Schrift: „Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen“ (Leipzig 1849) an zahlreicheren anderen Pflanzen die für die Frage entscheidenden Momente ausführlich beschrieb und durch sehr schöne Abbildungen

erläuterte, obgleich auch Tulasne als Gegner der Schleiden'schen Theorie auftrat, insofern er sich auf das Bestimmteste davon überzeugete, daß ein Zusammenhang zwischen dem befruchteten Keimbläschen und dem Pollenschlauch nicht besteht (wobei er aber die Existenz des Keimbläschen vor der Befruchtung leugnete); so entspann sich doch jetzt erst der heftigste Kampf um die Schleiden'sche Theorie: das niederländische Institut in Amsterdam krönte eine Preisschrift Schacht's, die 1850 herauskam; hier wurde Schleiden's Theorie von Neuem vertheidigt und durch sehr zahlreiche Abbildungen erläutert, welche in ganz unbegreiflicher Weise überall die entscheidenden Momente unrichtig und im Sinn der Theorie darstellten. Mohl sagt bei dieser Gelegenheit sehr treffend (Bot. Jtg. 1863 Beilage p. 7): „Es ist jetzt nachdem wir wissen, daß die Schleiden'sche Lehre ein Irrlicht war, lehrreich, wenn auch betrübend zu sehen, mit welcher Leichtgläubigkeit das Unrichtige für wahr gehalten wurde, wie die einen auf eigene Untersuchungen vollkommen verzichtend mit theoretischen Gründen das Phantom herauspuzten, die andern, welche das Mikroskop zur Hand nahmen, durch ihre vorgefaßte Meinung geblendet zu sehen glaubten, was sie gar nicht sehen konnten, und durch Hunderte von Zeichnungen, welchen Nichts als die Wahrheit fehlte, die Wichtigkeit der Schleiden'schen Lehre als über jeden Zweifel erhaben darzustellen suchten, und wie eine Akademie durch Krönung einer solchen Arbeit einen neuen Beweis für die alte, namentlich in unserer Wissenschaft seit einigen Decennien wiederholt so glänzend gemachte Erfahrung lieferte, wie wenig Preisaufgaben geeignet sind, die Lösung einer zweifelhaften, wissenschaftlichen Frage herbeizuführen.“ In diesem Falle war noch dazu die gekrönte Preisschrift schon im Voraus durch Mohl, Hofmeister, Tulasne widerlegt. Schacht hielt natürlich nun erst desto mehr an Schleiden's Theorie fest: nach einigen polemischen Schriften, in welche auch andere, minder Berufene sich einmengten, erschien aber 1856 eine ausführlichere Schrift Radlkofer's, welche Hofmeister's Beobachtungen in allen Punkten bestätigte und beiläufig auch eine Darlegung der nun-

mehr veränderten Ansichten Schleiden's enthielt, eine Darlegung, welche man als einen vollständigen Widerruf Schleiden's deuten konnte, zu welchem bald darauf auch Schacht sich genöthigt sah, als er bei *Gladiolus* Verhältnisse an der Samentnospe kennen lernte, die mit der Schleiden'schen Theorie handgreiflich unvereinbar waren.

Hofmeister hatte von vornherein seine Aufmerksamkeit speziell der Frage zugewendet, ob im Pollenschlauch sich Gebilde vorfinden, welche etwa den Spermatozoiden entsprechen und ob etwa eine Oeffnung am Ende des Pollenschlauches wahrzunehmen sei. Zwar fand er bei den Coniferen (1851) Gebilde, welche immerhin an die männlichen Befruchtungskörper höherer Cryptogamen erinnern mochten; der Pollenschlauch aber war geschlossen, sowie bei den übrigen Phanerogamen, wo seine Haut noch dazu eine sehr beträchtliche Dicke erreicht. Es blieb also Nichts übrig, als die Annahme, daß eine flüssige Substanz durch die Wand des Pollenschlauches und des Embryosackes hindurchdiffundirend die Befruchtung des Keimbläschens vermittelt und so war es nicht die Präformationstheorie des vorigen Jahrhunderts, welcher noch Brongniart anhing, sondern die von Koelreuter vertretene Ansicht, welche sich schließlich als die der Wahrheit näher kommende erwies; wenn freilich auch von Koelreuter's Ansicht Nichts weiter übrig blieb, als daß die befruchtende Substanz bei den Phanerogamen eine flüssige sei. Die für Spermatozoiden gehaltenen Inhaltskörnchen des Pollens dagegen haben sich später zum Theil als unschuldige Stärkekörnchen und Del-tropfen zu erkennen gegeben.

## 8.

## Entdeckung der Sexualität der Kryptogamen.

1837—1860.

Um die Mitte der vierziger Jahre zweifelte kein Urtheilsfähiger mehr an der Sexualität der Phanerogamen. Nicht so war es bezüglich der kryptogamischen Pflanzen, obgleich schon

um diese Zeit eine Reihe von Thatsachen bekannt war, welche darauf hinzuweisen schienen, daß auch bei ihnen im Lauf der Entwicklung eher oder später ein Moment eintritt, wo ein Geschlechtsact sich vollzieht. Es fehlte jedoch bis dahin an einer methodischen Bearbeitung der Frage, vor Allem an experimentellen Untersuchungen oder solchen Beobachtungen, welche die Nothwendigkeit einer sexuellen Vereinigung auch hier dargethan hätten.

Als in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts die große Mehrzahl der Botaniker an der sexuellen Bedeutung der Staubgefäße der Phanerogamen nicht mehr zweifelte, ließ man es sich angelegen sein, auch bei kryptogamischen Pflanzen Organe von ähnlicher Funktion nachzuweisen; man stützte sich dabei auf äußerliche Aehnlichkeiten und Analogieen, die man mehr oder weniger willkürlich zu deuten suchte. Die ziemlich auffallende äußerliche Aehnlichkeit der Antheridien und Archegonien der Moose mit den Geschlechtsorganen der Phanerogamen veranlaßten schon Schmidel und Hedwig dieselben als Staubgefäße und Fruchtknoten in Anspruch zu nehmen und hier errieth man in der That etwas Richtiges, wenn auch freilich die wahre Bedeutung der Moosfrucht auf diesem Wege nicht erkannt werden konnte. Früher hatten Micheli, Linné, Dillen, noch mehr auf Aeußerlichkeiten und geringe Kenntniß dieser Pflanzen gestützt, die Moosfrucht selbst für eine männliche Blüthe gehalten und was die übrigen Kryptogamen betraf, überließen sich selbst die hervorragendsten Botaniker einem Herumtasten ohne jeden festen empirischen Anhaltspunct. Es ist unnöthig, speciell auf die Ansichten, die dabei zum Vorschein kamen, einzugehen; nur beispielsweise sei Einzelnes erwähnt: Koelreuter z. B. betrachtete die *Bolva* der Hutschwämme, Glebitsch und Hedwig dagegen schlauchförmige Zellen an den Lamellen derselben als die männlichen Befruchtungsorgane. Gleichen nahm die Spaltöffnung der Farne, Koelreuter ihr Indusium, Hedwig sogar ihre Drüsenhaare für Antheren. Man ahnte noch nicht, daß der Entwicklungsgang und die gesammte morphologische Gliederung der kryptogamischen



Pflanzen mit der der Phanerogamen nicht auf diese Art verglichen werden kann, und das Richtige sowohl, wie das Unrichtige, was man bezüglich der Sexualorgane der Kryptogamen annahm, hatte keinen wissenschaftlichen Werth, da es eben nur auf unbestimmte Vermuthungen hin errathen wurde. Auch in den ersten Decennien unseres Jahrhunderts gestalteten sich die Verhältnisse nicht besser und wenn auch nach und nach eine Reihe von gelegentlichen Wahrnehmungen, welche sich später methodisch verwerthen ließen, gemacht wurde, so blieben es doch zunächst vereinzelt Thatsachen, denen jeder wissenschaftliche Zusammenhang fehlte und Jedem mußte überlassen bleiben, ob er den Kryptogamen überhaupt Sexualorgane zuschreiben oder absprechen wollte. Indessen häuften sich nach und nach derartige Wahrnehmungen, so daß um die Mitte der vierziger Jahre schon eine gewisse Sichtung derselben und eine Art Orientirung auf diesem Gebiet eintreten konnte. Abgesehen von den Moosen, wo die Mehrzahl der Botaniker doch gern an Schmidel's und Hedwig's Meinung festhielt, hatte schon 1803 *Vaucher* die längst bekannte Copulation der *Spirogyren* als einen Sexualact in Anspruch genommen, 1820 *Chrenberg* die Copulation eines Schimmelpilzes, *Syzygites*, beobachtet; durch *Bischoff* und *Mirbel* war die Organisation der Lebermoosanthridien genauer bekannt geworden (1845) und schon 1822 sah *Nees* von *Esenbeck* die Spermatozoiden von *Sphagnum*, 1828 *Bischoff* die von *Chara*, die man freilich zunächst für Infusorien hielt, eine Ansicht, der sich *Unger* 1834 noch angeschlossen; *Unger* <sup>1)</sup> war es jedoch, der schon 1837 die Spermatozoiden der Laubmoose näher studirte und sie als männliche Befruchtungsorgane in Anspruch nahm; 1844 entdeckte *Nägeli* die entsprechenden Gebilde an dem bis dahin als *Cotyledon* gedeuteten Vorkeim der Farnkräuter und 1846 fand er die Spermatozoiden als Producte der kleinen Sporen der *Pilularia*, welche *Schleiden* als Pollenkörner dieser Pflanzen gedeutet hatte.

<sup>1)</sup> Die Literaturnachweise für das hier Folgende sind in *Flora* 1857 p. 120 ff. von *Hofmeister* vollständig zusammengestellt.

Diese Thatfachen waren höchst bedeutsam, aber anzufangen war mit ihnen nicht viel, da man, abgesehen von den Moosen, das weibliche Organ der betreffenden Pflanzen nicht kannte und einstweilen nur aus der Aehnlichkeit der vegetabilischen Spermatozoiden mit denen der Thiere errathen konnte, daß sie möglicherweise die sexuelle Bedeutung der letzteren haben könnten.

Da kam plötzlich Licht in die Sache, als 1848 der Graf Leszczyc-Suminsky an dem vermeintlichen Cotyledon der Farnkräuter (dem Prothallium) außer den Antheridien noch eigenthümliche Organe entdeckte, in deren Innerem der Embryo oder das junge Farnkraut entsteht. Waren auch die Angaben über Entwicklung und Bau dieser weiblichen Organe, sowie die des Embryos in sehr wesentlichen Punkten unrichtig, so war doch der Weg gewiesen, wo die Befruchtung durch die Spermatozoiden zu vermuthen sei und da man bereits durch Vaucher's und Bischoff's frühere Arbeiten die Keimungsgeschichte der übrigen Gefäßkryptogamen einigermaßen kannte, so eröffnete sich nun auch ein Weg, die Befruchtungsorgane derselben da zu suchen, wo sie wirklich zu finden sind. Dabei war allerdings zuerst eine von Schleiden aufgestellte unrichtige Ansicht über die Bedeutung der kleinen Sporen der Rhizocarpeen zu beseitigen, was zum Theil schon durch Nägeli's genannte Entdeckung und gleichzeitig durch Untersuchungen von Mettenius geschah. Da gab 1849 Hofmeister eine zusammenhängende Beschreibung der Keimung von *Pilularia* und *Salvinia*, in welcher die für den Sexualact entscheidenden Momente klar gelegt, zumal die Bedeutung der Spermatozoiden für die Befruchtung der Eizellen im Archegonium nachgewiesen wurde. Dasselbe that Hofmeister gleichzeitig bei einer von den Rhizocarpeen und Farnen weit verschiedenen Gattung (*Selaginella*), wo ebenfalls die Spermatozoiden aus kleineren Sporen sich entwickeln, um die in dem Prothallium der großen Sporen entstandenen Archegonien zu befruchten. In dem Hofmeister die Keimungsvorgänge dieser Pflanzen mit denen der Farne und Moose verglich, wurde vor Allem ein ganz neues

Nicht auf die gesammte morphologische Gliederung dieser Klassen geworfen, durch welche nun erst eine Vergleichung derselben unter sich und mit den Phanerogamen möglich wurde, und erst jetzt gelang es, den Sexualact der Muscineen und Gefäßkryptogamen in seiner Bedeutung für die Entwicklungsgeschichte dieser Pflanzen richtig zu würdigen. Hofmeister zog aus seinen Beobachtungen schon 1849 den Schluß: „Das Prothallium der Gefäßkryptogamen sei morphologisch gleichbedeutend mit der blättertragenden Moospflanze, die beblätterte Pflanze eines Farnkrauts, eines Lycopodium, einer Rhizocarpee gleichbedeutend mit der Moosfrucht. Bei Moosen, wie bei Farnen finde eine Unterbrechung der vegetativen Entwicklung durch die Zeugung, ein Generationswechsel statt: bei den Gefäßkryptogamen sehr bald nach der Keimung, bei den Moosen um Vieles später.“ Es wurde bereits in der Geschichte der Systematik auf die epochemachende Bedeutung dieser Entdeckung hingewiesen. Für die Lehre von der Sexualität der Pflanzen war die von Hofmeister begründete Auffassung dieser Verhältnisse nicht minder wichtig; mit einem Schläge waren alle älteren falschen Analogieen zwischen Phanerogamen und Kryptogamen zerstört und das wirklich Uebereinstimmende aufgefunden: wie in der Samenknospe der Phanerogamen, so hatte Hofmeister im Archegonium der Kryptogamen denjenigen Körper aufgefunden, welcher sich nach der Befruchtung zum Embryo ausbildet, das Keimbläschen oder die Eizelle. Hier lag der Ausgangspunct für jede weitere methodische Vergleichung bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Kryptogamen und Phanerogamen. Alles andere war von secundärer Bedeutung, auch das, daß die Befruchtung der Eizelle bei den Kryptogamen nicht durch einen Pollenschlauch, sondern durch Spermatozoiden stattfindet. Es war nun leicht auch in anderen von Hofmeister noch nicht beobachteten Fällen die entsprechenden Generationsverhältnisse nachzuweisen.

Seine Angaben und Schlüsse wurden 1850 von Mettenius bezüglich der Selaginella und Isoetes bestätigt und erweitert, und 1851 erschien Hofmeister's umfassendes Werk: „die vergleichenden

Untersuchungen," wo nunmehr auch die Keimbildung der Coniferen als die Vermittlungsform zwischen der der Kryptogamen und Phanerogamen dargestellt wurde. Weitere Ergänzungen folgten: Hensley bestätigt Hofmeisters Ergebnisse bei den Farnen, 1852 beobachteten Hofmeister und Milde die Befruchtungsgeschichte der Equiseten, Hofmeister gab gleichzeitig die vollständige Entwicklungsgeschichte von Isoetes, 1855 beschrieb er die entscheidenden Momente bei Botrychium und Mettenius 1856 bei Ophioglossum.

Durch alle diese Entdeckungen waren die vor und nach der Befruchtung stattfindenden Entwicklungsvorgänge aufgeklärt, aber noch fehlte die directe Beobachtung des Befruchtungsactes selbst. Hofmeister schildert (Flora 1857 p. 122) die damalige Sachlage folgendermaßen:

„Hatten die zahlreichen Untersuchungen helles Licht über die Beschaffenheit der männlichen und weiblichen Organe, wie über die Art und Weise der Entstehung des Embryo durch fortgesetzte Theilung des schon vor der Befruchtung in letzteren vorhandenen Keimbläschens sich verbreitet, so blieb doch das eigentliche Wesen der Befruchtung völlig dunkel. Durch Beobachtung und Versuch war es genügend festgestellt, daß es der Einwirkung von Samenfäden auf die Archegonien bedürfe, um in diesen einen Embryo zu erzeugen. Weibliche, von den männlichen entfernte Moospflanzen,<sup>1)</sup> von den Mikrosporen getrennte Makrosporen von Gefäßkryptogamen hatten in allen Fällen sich steril erwiesen; aber selbst darüber war keine Sicherheit erlangt worden, bis zu welchem Punkte der weiblichen Organe die Samenfäden vordringen. Zwar hatten Leszczyc und später Mercklin den Eintritt beweglicher Samenfäden in die Mündungsöffnung der Ar-

<sup>1)</sup> W. P. Schimper hatte 1850 in seinen Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses werthvolle Angaben über die Unfruchtbarkeit solcher weiblicher Laubmoose gemacht, welche weit entfernt von männlichen Exemplaren wachsen und Fälle nachgewiesen, wo das Vorkommen männlicher Moose unter sonst unfruchtbaren weiblichen, deren Fruchtbarkeit herbeiführt.

chegonien von Farnen gesehen; was aber Leszczyc über die Rolle angab, die sie dort weiter spielen sollten, erwies sich als auf Selbsttäuschung beruhend. Hofmeister hatte bewegungslos gewordene Samenfäden im mittleren Theile des Halskanales von Archegonien des Schafhalmes beobachtet; aber auch hier war nichts Näheres über die Art der Einwirkung des Spermatozoids auf das Keimbläschen zu ermitteln gewesen. Da traf es sich, daß im Frühjahr 1851 Hofmeister, mit Untersuchung der Entwicklung der Vegetationsorgane der Farnkräuter beschäftigt, mehrfach in den basilären das Keimbläschen einschließenden Zellen der Archegonien von Farnen in Bewegung begriffene Samenfäden selbst in der Mehrzahl das Keimbläschen umspielend antraf. Ihre Bewegungen endeten während der Beobachtung mit Eintritt der Veränderungen, welche der Inhalt durch Schnitte bloßgelegter jugendlicher Pflanzenzellen bei längerer Einwirkung von Wasser zu erleiden pflegt.“ Spätere Beobachtungen lassen jetzt keinen Zweifel darüber zu, daß einzelne Spermatozoiden auch bei Muscineen und Farnen in das sogenannte Keimbläschen, die nackte Eizelle des Archegoniums, eindringen.

Zunächst wurde die Frage jedoch an den Algen entschieden, wo ohne störende Eingriffe der Befruchtungsvorgang unmittelbar gesehen werden konnte. Daß nämlich auch bei den Algen geschlechtliche Fortpflanzung stattfindet, lag sehr nahe, seitdem Decaisne und Thuret an den Fucusarten 1845, Nägeli an den Florideen 1846, Organe aufgefunden hatten, die eine andere Deutung kaum zuließen. Auch hatte schon Alexander Braun auf die Bildung von zweierlei Sporen bei einer großen Zahl von Süßwasseralgeln hingewiesen. Mehr als bloße Vermuthungen hatte man damit freilich noch nicht. Da bewies 1854 Thuret durch Experimente, daß bei der Gattung Fucus die großen Eizellen von sehr kleinen schwärmenden Spermatozoiden befruchtet werden müssen, um die Keimung einzuleiten; beiderlei Organe ließen sich hier in Menge gesondert sammeln, und nach Belieben zur Befruchtung zusammenbringen; Thuret erzielte auf diese Weise sogar Bastardbefruchtung. Pringsheim

beobachtete 1855 zuerst die Bildung der Spermatozoiden in den Hörnchen der *Vaucheria* und constatirte, daß ohne das Herantreten derselben an die Eizelle eine entwicklungsfähige, sogenannte Dospore nicht gebildet wird. Zugleich fügte er den Angaben Thuret's noch die sehr wichtige hinzu, daß in dem schon von einer Haut umgebenen befruchteten *Fucus*-Ei an der Oberfläche der Inhaltsmasse die Reste von Spermatozoiden zu erkennen seien. Ziemlich gleichzeitig veröffentlichte Cohn seine Beobachtungen über *Sphaeroplea annulina*, wo er ebenfalls das Herantreten von Spermatozoiden an die Eizellen constatirte, welche in Folge dessen, wie bei *Fucus* und *Vaucheria*, sich zunächst mit einer Zellhaut umkleiden und zu weiterer Entwicklung befähigt werden.

Noch immer aber war die entscheidende Beobachtung nicht gemacht, noch Niemand hatte gesehen, wie die beiden Befruchtungselemente im Augenblick der Befruchtung sich verhalten. Dieß gelang Pringsheim 1856 bei einer der gemeinsten Süßwasseralfgen, dem *Oedogonium*. Hier sah er das bewegliche Spermatozoid mit der protoplasmatischen Substanz der Eizelle zunächst in Berührung treten, dann aber in dieselbe eindringen und mit ihr verschmelzend zerfließen. Es war so die erste Beobachtung gemacht, welche mit Bestimmtheit zeigte, daß eine wirkliche Vermischung der männlichen und weiblichen Befruchtungselemente stattfindet und noch in demselben Jahr wurde diese wichtige Thatsache auch von De Bary bestätigt.

War nun einmal festgestellt, daß die Befruchtung der Kryptogamen in einer Verschmelzung zweier nackter Protoplasma Körper, des Spermatozoids und der Eizelle besteht, so konnte man folgerichtig auch die Conjugation der Spirogyren, überhaupt der Conjugaten nunmehr als einen Befruchtungsakt auffassen, nur daß hier die beiden Befruchtungselemente nicht von verschiedener Größe und Gestalt, sondern von gleichem Aussehen sind. Zu dieser Schlussfolgerung gelangte De Bary 1858 in seiner Monographie der Conjugaten. Für die Theorie der Sexualität war diese Erweiterung des Begriffs Befruchtung auch auf solche Fälle, wo die verschmelzenden Zellen äußerlich gleichartig zu

sein scheinen, von besonderem Werth, wie sich erst im Verfolg zeigte, wo man noch eine Reihe anderer Befruchtungsformen kennen lernte, die eine noch stärkere Erweiterung des Begriffes der Sexualität nöthig machten. Noch 1858 entdeckte Pringsheim bei einer anderen Algengruppe, den Saprolegnieen, Befruchtungsapparate, welche wenigstens in ihrem äußeren Ansehen von den bisher bei niederen Pflanzen bekannten weit abwichen.

So waren in den fünfziger Jahren eine Reihe grundlegender Thatfachen gewonnen, an welche sich im Verlauf der nächsten Jahre zahlreiche andere bestätigend und erweiternd angeschlossen. Es gehört nicht mehr zu der hier verfolgten Aufgabe, die zahlreichen, nach 1860 auf diesem Gebiet gemachten Entdeckungen vorzuführen; nur darauf sei hingewiesen, daß im Lauf der sechziger Jahre die Befruchtungsvorgänge auch bei den Florideen von Thuret und Bornet, vor Allem aber auch bei den Pilzen von De Bary und seinen Schülern in zum Theil sehr sonderbaren Formen beobachtet worden sind. So daß nunmehr über die allgemeine Verbreitung der Sexualität auch bei den Thallophyten kein Zweifel mehr herrscht, wenn auch immerhin die Frage noch offen bleibt, ob nicht doch vielleicht einige der aller-einfachsten und kleinsten Gewächse derselben entbehren.

Eines der wichtigsten Ergebnisse dieser Untersuchungen liegt offenbar in der auffallenden Aehnlichkeit vieler Befruchtungsvorgänge bei Kryptogamen mit denen der niederen Thiere; auch hier bestätigte sich wieder, was die neueren zoologischen und botanischen Forschungen vielfach anderweitig ergeben haben, daß die Aehnlichkeiten zwischen Pflanzen- und Thierreich um so deutlicher hervortreten, je mehr man beide in ihren einfachsten Bildungsstufen vergleicht, ein deutlicher Hinweis darauf, daß beide Reiche im Sinne der Descendenztheorie sich aus gemeinsamen gleichartigen Anfängen hervorgebildet haben. Was aber die wahre Natur der Befruchtung selbst betrifft, welche bei Thieren und Pflanzen offenbar in der Hauptsache übereinstimmt, so läßt sich auch jetzt noch nicht mehr sagen, als daß es auf alle Fälle

auf eine materielle Vermischung des Inhalts zweier Zellen ankommt, deren jede für sich einer weiteren Entwicklung nicht fähig ist, während das Vermischungsproduct nicht nur im Stande ist, sich weiter zu entwickeln, sondern auch die Eigenschaften der beiden älterlichen Formen in sich vereinigt und bei der weiteren Entwicklung wiederholt. Daß es dabei nicht auf die Verschmelzung zweier geformter Körper ankommt, daß vielmehr wenigstens die männliche befruchtende Substanz eine flüssige sein kann, scheint aus dem Verhalten der Phanerogamen mit Bestimmtheit hervorzugehen und Nichts hindert die Annahme, daß auch bei den Kryptogamen die Gestalt der befruchtenden Elemente für den Sexualact selbst gleichgültig ist, wenn immerhin auch die Form und Beweglichkeit derselben zur Uebertragung der befruchtenden Substanz auf die zu befruchtende nothwendig ist.



## Zweites Capitel.

### Geschichte der Ernährungstheorie der Pflanzen.

1583—1860.

Daß die Pflanzen aus ihrer Umgebung Substanzen in sich aufnehmen um aus ihnen ihren Körper aufzubauen, konnte auch in den ältesten Zeiten nicht zweifelhaft sein, und daß damit nothwendig Bewegungen der Nährstoffe verknüpft sind, leuchtete ohne Weiteres ein. Schwierig aber war die Frage, von welcher Art die Nahrungssubstanz der Pflanzen sei, wie und durch welche Kräfte getrieben, sie in dieselben eindringt und sich in ihnen vertheilt und selbst das war lange fraglich, ob die von außen aufgenommene Nahrung innerhalb der Pflanze selbst noch irgend eine Veränderung erleidet, bevor sie zum Wachsthum verwendet wird. Das waren ungefähr die Fragen der Pflanzenernährung, mit denen sich Aristoteles beschäftigt hatte, und welche auch noch den Hauptgegenstand von Caesalpin's physiologischem Nachdenken bildeten.

Eine viel bestimmtere Fassung aber gewannen die Fragen der Pflanzenernährung in der letzten Hälfte des 17. Jahrhunderts, als man anfing, die verschiedenen Vegetationserscheinungen überhaupt genauer zu beobachten und als man es versuchte, sich Rechenschaft zu geben über ihre Beziehungen zur Außenwelt. Der Begründer der Phytotomie, Malpighi, war es, der zuerst die Betheiligung der verschiedenen Organe der Pflanzen an dem gesammten Ernährungsgeschäfte aufzuweisen unternahm; er erkannte, durch Analogieschlüsse geleitet, daß die grünen Blätter

nahrungsbereitende Organe sind und daß die von ihnen bereiteten Stoffe in alle Theile der Pflanze übergehen, um dort entweder aufbewahrt oder zum Wachsthum benutzt zu werden. Damit war jedoch noch keine Einsicht gewonnen in die Natur derjenigen Stoffe, aus welchen die Pflanzen ihre Nahrung bereiten; soweit es bei dem Stand der Chemie um diese Zeit möglich war, suchte Mariotte darüber Auskunft zu geben und namentlich erwarb er sich das Verdienst, im Gegensatz zu der alten aristotelischen Vorstellung, zu beweisen, daß die Pflanzen die aus dem Boden aufgenommenen Nahrungsstoffe in neue chemische Verbindungen überführen, daß dagegen die Erde und das Wasser den verschiedensten Pflanzen dieselben Nahrungsstoffe darbieten. Es konnte aber schon damals den Pflanzenphysiologen nicht entgehen, daß das Wasser, welches die Pflanzen aus dem Boden aufnehmen nur sehr geringe Quantitäten aufgelösten Stoffes in sie einführt. Schon in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts hatte dies van Helmont sogar durch einen Vegetationsversuch bewiesen, dessen Ergebnis er aber freilich dahin deutete, daß die Pflanzen im Stande seien, aus Wasser allein, sowohl ihre verbrennliche, wie ihre unverbrennliche Substanz zu erzeugen. Ganz anders jedoch faßte im Anfang des 18. Jahrhunderts Gales die Sache auf, indem er durch die Entwicklung der Gase bei der trockenen Destillation der Pflanzen zu der Ansicht geführt wurde, daß ein beträchtlicher Theil der Pflanzensubstanz in luftförmiger Gestalt aus der Atmosphäre aufgenommen werde.

In den von Malpighi, Mariotte und Gales aufgestellten Ansichten lagen die wesentlichsten Elemente einer Ernährungstheorie der Pflanzen; hätte man ihren Werth erkannt, so hätte sich aus ihnen die Lehre ziehen lassen, daß ein Theil der Pflanzennahrung aus der Erde und dem Wasser stammt, daß ein anderer aus der Luft entnommen wird, und daß die Blätter diese aufgenommenen Stoffe in der Weise verändern, daß daraus Pflanzensubstanz erzeugt und diese zum Wachsthum verwendet wird; diese Combination wurde jedoch nicht gemacht, denn in den folgenden Jahrzehnten beschäftigte man sich vorwiegend mit Beob-

achtungen, welche über die Art und Weise der Saftbewegung in den Pflanzen Auskunft geben sollten; da man jedoch die von Malpighi bereits erkannte Funktion der Blätter über sah, so gelangte man auch in dieser Beziehung nur zu unklaren und selbst widersprechenden Resultaten. Denn die gesammte Einsicht nicht nur in die chemischen Vorgänge der Pflanzenernährung, sondern auch in die Mechanik der Saftbewegung, überhaupt in den gesammten Haushalt der Pflanze hängt von der Kenntniß der Thatsache ab, daß nur die chlorophyllhaltigen Zellen, bei den höheren Pflanzen also die vorwiegend aus solchen bestehenden Blätter im Stande sind, unter Mithilfe der aus dem Boden aufgenommenen Stoffe die gasförmige Nahrungssubstanz der Atmosphäre in Pflanzenstoffe umzuwandeln. Diese Thatsache ist für die ganze Ernährungstheorie der Pflanzen von principieller Bedeutung; ohne ihre Kenntniß ist die mit der Ernährung und dem Wachstum verbundene Stoffbewegung, die Abhängigkeit der Vegetation vom Licht, und auch zum großen Theil die Wurzelfunction unerklärlich.

Dieses Princip der gesammten Ernährungstheorie der Pflanzen konnte aber erst aufgefunden werden, als an Stelle der älteren phlogistischen Chemie das neue chemische System von Lavoisier trat und merkwürdigerweise waren es im Wesentlichen dieselben Entdeckungen, welche im Lauf der siebziger und achtziger Jahre die Basis für die neuere Chemie und gleichzeitig für die Begründung der neueren Ernährungslehre der Pflanzen lieferten. Gestützt auf Lavoisier's antiphlogistische Ansichten über die Zusammensetzung der Luft, des Wassers, der mineralischen Säuren, gelang es Ingen-Houß zu zeigen, daß alle Pflanzentheile beständig Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure bilden, daß jedoch die grünen Organe unter dem Einfluß des Lichts umgekehrt Kohlensäure aufnehmen und Sauerstoff dafür ausscheiden; und schon 1896 hielt es Ingen-Houß für wahrscheinlich, daß die Pflanzen die Gesamtmasse ihres Kohlenstoffs aus der atmosphärischen Kohlensäure aufnehmen. Bald darauf bewies Sauffure (1804), daß die Pflanzen, indem sie Kohlensäure

zersetzen, ein größeres Quantum an Gewicht zunehmen, als dem zurückgehaltenen Kohlenstoff entspricht, und daß dies durch die gleichzeitige Bindung der Bestandtheile des Wassers zu erklären sei. Ebenso zeigte er, daß die geringen Quantitäten salzartiger Verbindungen, welche die Pflanzen aus dem Boden aufnehmen, für ihre Ernährung nothwendig sind, und wenigstens wahrscheinlich konnte er es machen, daß das atmosphärische Stickstoffgas zur Bildung der stickstoffhaltigen Pflanzensubstanz Nichts beiträgt. Schon vorher hatte Senebier besonders auf die Thatsache hingewiesen, daß die Zersetzung der Kohlensäure unter dem Einfluß des Lichts nur in grünen Organen stattfindet.

So waren von Ingen-Houß, Senebier und Saussure die wesentlichsten Momente der Pflanzenernährung entdeckt. Wie es aber oft bei Entdeckungen von großer Tragweite zu gehen pflegt, so war auch diese lange Zeit schweren Mißverständnissen ausgesetzt; weniger in Frankreich, wo in den zwanziger und dreißiger Jahren Dutrochet und De Candolle die Bedeutung des Gasaustausches der grünen Organe für die Ernährung und Athmung im Ganzen richtig zu würdigen wußten; Anderen aber und ganz besonders in Deutschland wurde das Verständniß dadurch getrübt, daß ihnen diese einfachen chemischen Vorgänge als Grundlage der gesammten Pflanzenernährung und somit des ganzen Pflanzenlebens nicht genügten; die in den ersten Jahrzehnten unseres Jahrhunderts in Verbindung mit der Naturphilosophie ausgebildete Theorie der Lebenskraft, welcher nicht nur die Philosophen und Physiologen, sondern auch die Chemiker und Physiker allgemein anhängen, fand es passender, den Pflanzen eine mysteriöse, vom Leben selbst abstammende Substanz, den sogenannten Humus zur Ernährung darzubieten. Die nächstliegenden Erwägungen, welche diese Humustheorie sofort als widersinnig zurückweisen konnten, wurden übersehen und so den Ergebnissen Saussure's zum Troß die Ernährung der Pflanzen noch einmal, wie es bereits in den früheren Jahrhunderten geschehen war, ganz auf Rechnung des Bodens und der Wurzeln gesetzt; zu den Consequenzen der mit der Lebenskraft

verbundenen Humustheorie gehörte auch, daß man die Aschenbestandtheile der Pflanzen entweder nur als zufällige Beimengungen oder als Reizmittel betrachtete, oder sie geradezu als Erzeugnisse der Lebenskraft in der Pflanze entstehen ließ.

In den zwanziger und dreißiger Jahren jedoch begann sich bereits von verschiedenen Seiten her die Reaction gegen die Theorie der Lebenskraft zu regen; den Chemikern gelang es, organische Verbindungen, die man früher als die Producte derselben betrachtet hatte, künstlich herzustellen; Dutrochet entdeckte in der Endosmose einen physikalischen Vorgang, der geeignet war, verschiedene Lebenserscheinungen der Pflanzen auf physikalisch mechanische Principien zurückzuführen; Saussure und Andere zeigten, daß die Eigenwärme der Pflanzen ein Product der Sauerstoffathmung sei und mit dem Beginn der vierziger Jahre konnte die frühere Theorie der Lebenskraft als veraltet und abgethan angesehen werden. Nun aber kam es darauf an, die unter ihrem Einfluß und dem der Humustheorie gänzlich verkannten Resultate von Ingen-Houß und Saussure wieder in ihr Recht einzusetzen. Liebig war es, der 1840 die Humustheorie beseitigte, den Kohlenstoff der Pflanzen ganz ausschließlich auf die atmosphärische Kohlenensäure, den Stickstoffgehalt derselben auf das Ammoniak und seine Derivate zurückführte, die Aschenbestandtheile als wesentliche Faktoren der Ernährung in Anspruch nahm und von den allgemeinen Gesetzen der Chemie ausgehend, vorwiegend auf deduktivem Wege einen Einblick in die chemischen Vorgänge der Assimilation und des Stoffwechsels zu gewinnen suchte. Erst in dem Zusammenhang, den Liebig den mit der Ernährung verbundenen Erscheinungen zu geben wußte, trat jetzt der ganze theoretische Werth der von Ingen-Houß, Senebier und Saussure gefundenen Thatsachen hervor. Es kam nun plötzlich neues Leben in die Ernährungslehre, ein fester Boden war gewonnen, und unbeirrt durch die früheren von der Lebenskraft erhobenen Schwierigkeiten galt es nun, an der Hand der physikalischen und chemischen Kräfte die Untersuchung der Ernährungserscheinungen von Neuem weiterzu-

führen. Zunächst wurde die von Liebig geleugnete Sauerstoffathmung der Pflanzen von Mohl und anderen wieder in ihr Recht eingesetzt. Was Liebig über die Herkunft des Stickstoffs der Pflanzen und über die Bedeutung der Aschenbestandtheile gesagt hatte, stützte sich mehr auf allgemeine Betrachtungen und Wahrnehmungen und auf Berechnungen und mußte nunmehr durch methodisch eingeleitete Untersuchungen, namentlich durch Vegetationsversuche im Einzelnen geprüft werden. Ganz vorwiegend war es nun Boussingault, der im Gegensatz zu Liebig's deductivem Verfahren den rein induktiven Weg betrat, die Methoden für Vegetationsversuche nach und nach verfeinerte und bald dahin gelangte, Pflanzen in einem völlig humusfreien rein mineralischen Boden so zu kultiviren, daß nicht nur die Frage nach der Herkunft des Kohlenstoffs aus der Atmosphäre, sondern auch die Stickstofffrage definitiv gelöst wurde. An solchen künstlich ernährten Pflanzen zeigte Boussingault unter Beachtung aller hier so gefährlichen Fehlerquellen, daß der atmosphärische, elementare Stickstoff für die Ernährung der Pflanzen gleichgiltig ist, daß aber eine normale Vermehrung der stickstoffhaltigen Pflanzensubstanz stattfindet, wenn die Wurzeln außer den nöthigen Aschenbestandtheilen salpetersaure Salze aufnehmen.

Abgesehen von einigen Zweifeln, welche noch bezüglich der Nothwendigkeit einzelner Aschenbestandtheile, wie des Natrons, Chlors und der Kieselsäure bestehen blieben, wurde somit vor 1860 die Herkunft derjenigen Stoffe erkannt, welche sich bei dem Chemismus der Pflanzenernährung betheiligen. Was jedoch über die Vorgänge im Innern der Pflanze, über die erste Entstehung organischer Substanz bei der Assimilation und über die weiteren Umänderungen derselben zu Tage trat, blieb auf Bruchstücke und Vermuthungen beschränkt, ohne noch zu einem abschließenden Ergebnis zu führen.

## 1.

## Caesalpin.

Aristoteles hatte sich darüber Rechenschaft zu geben gesucht, von welcher Art die Substanzen sind, welche die Pflanzen als Nahrung aufnehmen und den Satz aufgestellt, daß die Nahrung aller Organismen nicht einfach, sondern aus Verschiedenem zusammengesetzt sei. Neben dieser ganz richtigen Ansicht hegte er jedoch den Irrthum, daß die Pflanzennahrung schon in der Erde, wie in einem Magen, zum Wachthum vollständig vorbereitet werde, so daß auch die Abscheidung von Excrementen in den Pflanzen überflüssig erscheine; ein Irrthum, der zwar, wie wir bald sehen werden, schon von Jungius widerlegt wurde, der sich aber trotzdem selbst bis ins 18. Jahrhundert hinein vererbte und schließlich noch Du Hamel's Ernährungstheorie vollständig verdarb.

Caesalpin, in dem wir schon früher einen ebenso geistreichen als treuen Schüler des Aristoteles kennen gelernt haben, wandte seine Speculationen weniger der chemischen, als der mechanischen Seite der Ernährungsfrage zu, indem er sich vorwiegend über die Bewegung des Nahrungsaftes in den Pflanzen klar zu werden suchte. Ihm stand bereits ein reicheres Erfahrungsmaterial als seinem Meister zur Verfügung und gerade deshalb ist es lehrreich, uns mit seinen Ansichten näher bekannt zu machen, weil sich hier zeigen mußte, in wieweit die alte Philosophie im Stande war, auch besser begründeten Erfahrungen, als denen des Aristoteles, zu genügen. Es wird sich sogleich zeigen, daß schon der erste Anlauf Caesalpin zu Ansichten führte, die eigentlich nicht mehr als streng aristotelisch gelten konnten.

Im zweiten Capitel des ersten Buches seines uns schon bekannten Werkes: *De plantis libri XVI. 1583* wirft er die Frage auf, in welcher Weise die Anziehung der Nahrung und die Ernährung der Pflanzen geschehe. Bei den Thieren sehen wir die Nahrung von den Venen zum Herzen hingeführt werden,

welches gleichsam die Werkstätte der Eigenwärme ist und nachdem sie dort ihre letzte Vollendung erfahren, durch die Arterien in den ganzen Körper sich verbreiten; und zwar geschieht dieß durch die Thätigkeit derselben Kraft (spiritus), welche aus derselben Nahrung im Herzen erzeugt wird. In den Pflanzen dagegen sehen wir weder Venen, noch andere Kanäle, noch fühlen wir irgend eine Wärme derselben, so daß es unbegreiflich erscheint, aus welchem Grunde die Bäume zu so beträchtlicher Größe heranwachsen, da sie bei Weitem weniger Eigenwärme als die Thiere zu haben scheinen. Dieses Räthsel erklärt sich Caesalpin dadurch, daß bei den Thieren viel Nahrung nöthig sei zur Unterhaltung der Sinnesthätigkeiten und der Bewegungen der Organe. Das größere Quantum der thierischen Nahrung verlange auch größere Behälter und das seien eben die Venen. Die Pflanzen dagegen bedürfen deshalb weniger Nahrung, weil diese eben nur zur Ernährung benutzt werde, und nur zum kleinsten Theil zur Erzeugung der inneren Wärme, weshalb sie auch stärker wachsen und mehr Früchte erzeugen können, als die Thiere. Indessen fehle den Pflanzen die innere Wärme nicht, obgleich dieselbe durch das Gefühl nicht wahrzunehmen sei; das komme jedoch nur davon her, daß uns alle Gegenstände kalt erscheinen, welche weniger warm sind, als unser Gefühlsorgan. Daß übrigens auch die Pflanzen Venen besitzen, wenn auch der geringen Nahrungsmenge entsprechend nur sehr enge, das beweisen die milchenden Pflanzen, wie die Wolfsmilch und der Feigenbaum, welche angeschnitten wie thierisches Fleisch bluten; der hier von Caesalpin gemachte Zusatz: quod et in vite maxime contingit, zeigt, daß er den Milchsaft von dem ausfließenden Wasser des thranenden Weinstockes noch nicht unterschied. Gesehen können diese engen Venen ihrer Feinheit wegen nicht werden; doch erkenne man in jedem Stengel und jeder Wurzel Etwas, was gleich den thierischen Nerven der Länge nach spaltbar ist und was man auch Nerven nennt; oder auch dickere derartige Dinge, die sich in den meisten Blättern verzweigen und hier Venen genannt werden. Diese Dinge



feien für Nahrungskanäle zu halten, welche den Venen der Thiere entsprechen; jedoch fehle den Pflanzen ein Venenstamm, welcher der *vena cava* der Thiere entspräche; vielmehr treten aus der Wurzel viele und feine Venen in das Herz der Pflanze (*cor* = Wurzelhals, vergl. p. 50) und aus diesem steigen sie in den Stengel hinauf; denn bei den Pflanzen war es nicht nöthig, daß die Nahrung in einer gemeinschaftlichen Höhlung enthalten sei, wie im Herzen der Thiere, wo dieß zur Erzeugung des *Spiritus* nothwendig ist, sondern es genügte bei den Pflanzen, die Flüssigkeit durch die Berührung mit der *medulla cordis* (im Wurzelhals) zu verändern, so wie bei den Thieren eine derartige Veränderung im Mark des Gehirns oder in der Leber bewirkt wird; denn auch in diesen Organen sind, wie bei den Pflanzen die Venen sehr eng.

Da die Pflanzen jeder Sinneswahrnehmung entbehren, so können sie auch nicht wie die Thiere, ihre Nahrung aussuchen, sondern sie ziehen die Feuchtigkeit in der Erde auf andere Weise an sich; es sei jedoch schwer einzusehen, wie das zugeht. Indem nun Caesalpin darüber Rechenschaft zu geben sucht, läßt er uns nicht nur einen Blick in die damals herrschenden physikalischen Vorstellungen thun; sondern wir sehen auch mit Ueberraschung den Versuch zu der physikalischen Erklärung einer Lebenserscheinung gemacht, der über die aristotelische Denkweise hinausgeht und zugleich den richtigen Weg einschlägt. Nicht die *ratio similitudinis*, welche das Eisen zum Magneten hinzieht, könne die Anziehung des Saftes durch die Wurzel bewirken; denn in einem solchen Falle werde das Kleinere zum Größeren hingezogen; wäre nun die Anziehung der Erdflüssigkeit durch die Wurzel so zu denken, wie die Anziehung des Eisens durch den Magneten, so müßte die Erdfuchtigkeit ihrerseits den Saft aus den Pflanzen herausziehen, was doch eben nicht geschieht. Auch könne es nicht die *ratio vacui* sein; denn da in der Erde nicht bloß Feuchtigkeit, sondern auch Luft enthalten ist, so würde sich die Pflanze in Folge dieses *Principis* nicht mit Saft, sondern mit Luft erfüllen. Nun aber findet Caesalpin eine dritte Art von

Ursachen, durch welche Saft in die Pflanzen eingesogen werden könnte. Ziehen nicht, sagt er, manche trockene Dinge ihrer Natur entsprechend die Flüssigkeit an, wie z. B. die Leinwand, der Schwamm und das Pulver, wogegen andere die Flüssigkeit abstoßen, wie manche Vogelfedern und das Kraut *Adiantum*, welche auch beim Eintauchen in Wasser nicht benetzt werden; jene aber saugen viel ein, weil sie mit dem Wasser mehr, als mit der Luft übereinstimmen; von dieser Art müssen nun nach Caesalpin diejenigen Theile der Pflanze sein, deren die ernährende Seele zur Anziehung der Nahrung sich bedient. Daher seien diese Organe auch nicht wie die Venen der Thiere von einem continuirlichen Kanal durchsetzt, sondern eher wie die Nerven aus einer fädigen Substanz gebildet; so führe nun die saugende Kraft (*bibula natura*) die Feuchtigkeit beständig nach dem Orte, wo das Princip der Eigenwärme sitzt, wie auch an der Flamme einer Laterne zu sehen sei, wo der Docht beständig Del zuführt. Auch werde durch die äußere Wärme die Anziehung der Feuchtigkeit vermehrt, weshalb die Pflanzen im Frühjahr und Sommer kräftiger wachsen.

Daß Caesalpin aber nicht die entfernteste Ahnung von der Bedeutung der Blätter für die Ernährung der Pflanzen hatte, geht unzweifelhaft aus seiner Wiederholung des aristotelischen Satzes hervor, daß die Blätter nur zum Schutz der jungen Sprosse und Früchte gegen Luft und Sonnenlicht zu betrachten sind, ein Satz, der offenbar nicht durch Speculation gewonnen war, sondern direct aus den Weingärten eines von heißem Sonnenschein getroffenen Landes stammte.

## 2.

Erste inductive Versuche und Eröffnung neuer Gesichtspuncte für die Theorie der Pflanzenernährung.

Was Aristoteles und seine Schule, auch Caesalpin nicht ausgenommen, über die Lebensäußerungen der Pflanzen zu sagen wußten, stützte sich auf die alltäglichsten Wahrnehmungen, deren

keine bezüglich ihrer thatsächlichen Richtigkeit kritisch genauer geprüft war und die Mehrzahl der physiologischen Sätze war überhaupt nicht aus Beobachtungen an Pflanzen abgeleitet, sondern aus philosophischen Principien und vorwiegend aus Analogieen mit den Thieren.

Sollte eine wissenschaftliche Behandlung der Ernährungslehre zu Stande kommen, so mußte vor Allem das Erfahrungsmaterial bereichert und kritisch behandelt werden. Es bedurfte, um hierbei sofort auf Widersprüche gegen die alte Philosophie zu stoßen, nicht einmal schwieriger Beobachtungen oder Experimente; es genügte vielmehr, die Dinge sich etwas genauer anzusehen und unbefangener aufzufassen, als es die Alten gethan hatten.

Auf diese Art kam schon Jungius dazu, einem wichtigen Punct der aristotelischen Ernährungslehre zu widersprechen. Im zweiten Fragment seiner *de plantis doxoscopiae physicae minores* findet sich eine Bemerkung, welche offenbar gegen den aristotelischen Satz, daß die Pflanzen ihre Nahrung völlig zubereitet aus der Erde aufnehmen und daher auch keine Excremente von sich geben <sup>1)</sup>, gerichtet ist. Die Pflanzen, sagt Jungius in Uebereinstimmung mit Aristoteles, scheinen einer denkenden Seele (*anima intelligente*), welche die zuträgliche Nahrung von der unzuträglichen zu unterscheiden wüßte, nicht zu bedürfen. Aristoteles hatte ihnen eben deshalb die völlig zubereitete Nahrung schon in der Erde entstehen lassen. Ganz anders faßt Jungius, gestützt auf thatsächliche Wahrnehmungen, die Sache auf. Zunächst sei es möglich, sagt er, daß die auffaugenden Oeffnungen der Wurzeln so organisirt sind, daß sie nicht jede Art von Saft eintreten lassen und wer wolle sagen, daß die Pflanzen die Eigenthümlichkeit besäßen, überhaupt nur das ihnen Nützliche anzuziehen, denn sie haben ebenso, wie die anderen lebenden Wesen ihre Ausscheidungen, welche durch Blätter, Blüthen und Früchte ausgehaucht werden. Zu diesen rechnet er aber auch die Harze

<sup>1)</sup> Vergl. Fragmente aristotelischer Phytologie in Meyer's Gesch. d. Bot. I. p. 120.

und sonstigen austretenden Flüssigkeiten und endlich könne es geschehen, daß wie bei den Thieren, ein großer Theil des Saftes durch unmerkliche Ausdunstung entweiche.

Nach der Ansicht des Aristoteles war die Pflanze selbst bei ihrer Ernährung ganz passiv und unthätig; da ihr die vollkommen zubereitete Nahrung von der Erde dargeboten wurde, so war das Wachsthum gewissermaßen ein bloßer Krystallisationsproceß ohne chemische Veränderung. Mit dem Hinweis auf die Bildung von Excreten schrieb Jungius dagegen der Pflanze eine chemische Thätigkeit zu, und die Annahme, daß die Organisation der Wurzel schon den Eintritt gewisser Stoffe hindert, den anderer begünstigt, räumte er der Pflanze eine Mitwirkung bei ihrer Ernährung ein, ohne daß sie dazu einer denkenden Seele bedürfte.

In noch viel schärferem Gegensatz zur aristotelischen Lehre stellte sich ein Zeitgenosse des Jungius, der Arzt und Chemiker **Johann Baptist van Helmont** <sup>1)</sup>. Indem er die vier Elemente derselben überhaupt verwarf, betrachtete er als einen Hauptbestandtheil aller Dinge das Wasser; namentlich ließ er aus diesem alle Bestandtheile der Vegetabilien, sowohl die verbrennlichen, wie auch die mineralischen derselben (die Asche) entstehen. Während also Aristoteles die Bestandtheile der Pflanzen schon fertig vorgebildet durch das Wasser eingeführt werden ließ, schrieb van Helmont im Gegentheil der Pflanze die Fähigkeit zu, aus Wasser die allerverschiedensten Stoffe zu erzeugen. Es wäre nicht gerade nöthig, auf diesen, dem alchymistischen Standpunct entsprungenen Widerspruch gegen die alte Lehre hinzuweisen, wenn nicht van Helmont versucht hätte, seine Ansicht experimentell zu begründen; es kam so der erste zu wissenschaftlichem Zweck unternommene Vegetationsversuch zu Stande, von dem wir überhaupt Nachricht haben, der auch noch von viel späteren Pflanzenphysiologen

<sup>1)</sup> J. B. van Helmont geb. zu Brüssel 1577, gest. zu Billvorde bei Brüssel 1644, war einer der Hauptvertreter der Jatrochemie, über dessen Leben und Wirken Kopp (Gesch. d. Chemie 1843 I. p. 117 f. f.) ausführlich berichtet.

vielfach citirt und theoretisch ausgebeutet wurde. Er brachte in einen Topf ein Quantum Erde, welches scharf getrocknet 200 Pfund wog; ein Weidenzweig von 5 Pfund Gewicht wurde hineingepflanzt, der Topf durch einen Deckel vor Staub geschützt und täglich mit Regenwasser begossen. Nach fünf Jahren fand sich, daß die Weide groß und stark geworden war und um 164 Pfund an Gewicht zugenommen hatte, obgleich die Erde im Topf wieder getrocknet nur einen Verlust von zwei Unzen ergab. Aus d. m. Erfolg dieses Versuches schloß van Helmont, daß die beträchtliche Gewichtszunahme der Pflanze ganz auf Kosten des Wassers erfolgt sei, daß also auch die vom Wasser ganz verschiedenen Pflanzenstoffe aus diesem entstanden seien.

Die von Jungius und van Helmont gegen die aristotelische Lehre erhobenen Einwürfe blieben indessen zunächst vereinzelt und unfruchtbar. Von ganz anderer Seite her erhielt jedoch die Pflanzenphysiologie einen Anstoß zu neuen Forschungen, der noch bis tief in das 18. Jahrhundert hinein nachwirkte. Diesen Anstoß gab die Aufstellung des Satzes, daß in den Pflanzen nicht bloß ein von den Wurzeln aufgenommener Nahrungsstoff zu den Blättern und Früchten emporsteige, sondern daß auch eine entgegengesetzte Bewegung desselben in der Rinde stattfinde. Dieser Gedanke trat jedoch von vornherein in zwei Modificationen auf. Die einen nahmen, offenbar gestützt auf die Analogie des Blutkreislaufs in den Thieren an, daß auch in den Pflanzen ein wirklicher Kreislauf des Saftes stattfinde; andere dagegen begnügten sich mit der Annahme, daß, während im Holz der von den Wurzeln aufgenommene wässrige Saft emporsteigt, in der Rinde, den Milchsaftgefäßen und Harzgängen ein zubereiteter wachsthumsfähiger Saft sich bewege. Beide Ansichten wurden später vielfach verwechselt und indem man die erstere widerlegte, glaubte man auch die andere beseitigt zu haben. Es scheint, daß der aus Breslau stammende Arzt Johann Daniel Major <sup>1)</sup>,

<sup>1)</sup> J. D. Major geb. zu Breslau 1639, gest. zu Stockholm 1693, wird sowohl von Christian Wolff wie von Reichel (*De vasis plantarum*

Professor in Kiel, 1665 zuerst den Gedanken ausgesprochen habe, daß in den Pflanzen ähnlich wie in den Thieren ein Kreislauf des Nahrungsstoffes stattfindet. Die etwaige nähere Begründung seiner Hypothese ist mir jedoch nicht bekannt, da mir seine betreffende Schrift unzugänglich geblieben ist. Gewiß ist aber, daß seit dieser Zeit bis zum Anfang des 19. Jahrhunderts die Circulation der Pflanzensäfte ein Lieblingsthema geblieben ist, mehr für diejenigen, welche sie bekämpften, als für die, welche sie vertheidigen wollten.

Der bessere Gedanke, daß nicht nur überhaupt eine rückläufige Bewegung von Stoffen gegen die Wurzel hin stattfindet, daß vielmehr die Blätter die Organe sind, welche die zum Wachs- thum nöthigen Stoffe aus dem ihnen zugeführten Rohmaterial erzeugen, wurde schon 1771 von Malpighi in Form einer wohlbedachten Theorie ausgesprochen. In seiner *anatomes plantarum idea* vom genannten Jahr widmet er die letzten Seiten einer kurzen Darstellung der Ernährungstheorie, wie er sich dieselbe zurecht gelegt hatte. Als die Leitungsorgane des von den Wurzeln aufgenommenen Nahrungsstoffes betrachtete Malpighi die faserigen Bestandtheile des Holzes, wogegen er die Gefäße desselben als luftführende Organe in Anspruch nahm, die er wegen ihrer Aehnlichkeit mit den Tracheen der Insekten auch zuerst als Tracheen bezeichnete. Woher die Luft in ihnen komme, ob sie von den Wurzeln aus der Erde, oder von den Blättern aus der Atmosphäre aufgenommen werde, blieb ihm zweifelhaft, da es ihm nicht gelang, weder dort noch hier Oeffnungen zum Eintritt der Luft aufzufinden; doch hielt er es für wahrscheinlicher, daß die Luft von den Wurzeln aufgenommen werde, weil diese reich an Tracheen sind und die Luft ohnehin

1758 p. 4) und anderen als Begründer der Circulationshypothese citirt, die er in seiner *dissertatio botanica de planta monstrosa Gottorpiensi etc.* 1665 vortrug. Kurt Sprengel (*Gesch. d. Bot.* II. p. 7) führt ihn übrigens unter den Vertheidigern der Palingenese auf, eines Aberglaubens, der die Wiederherstellung der Pflanzen und Thiere aus ihrer Asche annahm und so die Auferstehung der Todten bewies.

ein Streben habe, aufwärts zu steigen. Neben jenen Flüssigkeit führenden Fasern und den luftführenden Tracheen des Holzes betonte er aber auch die Existenz besonderer Gefäße, welche bei manchen Pflanzen eigenartige Säfte führen, wie die Milchgefäße, Gummi- und Terpentingänge.

Bezüglich der Bewegung der Säfte hebt er hervor, daß sich die Richtung derselben umkehren lasse, weil umgekehrt gepflanzte Sprosse an ihrem organisch oberen Ende Wurzeln in die Erde austreiben und zu Bäumen heranwachsen; wenn diese auch immerhin weniger kräftig gedeihen, so beweise das Experiment doch, daß die Bewegung des Nahrungssaftes in umgekehrter Richtung stattfindet.

Nach diesen vorbereitenden Bemerkungen geht er zu dem Nachweis über, daß die rohen Nahrungssäfte erst in den Blättern diejenige Veränderung erfahren, durch welche sie zur Unterhaltung des Wachstums befähigt werden. Die Art, wie Malpighi zu dieser Ansicht gelangt, ist ebenso einfach wie originell. Die Cotyledonen der Keimpflanzen erkennt er als ächte Blätter (in leguminibus seminalis caro, quae folium est conglobatum), was besonders bei dem Kürbiß, wo die Cotyledonen zu großen grünen Blättern auswachsen, einleuchte. Durch die Keimwurzel wird denselben Flüssigkeit zugeführt, von den in ihnen enthaltenen Stoffen aber geht ein Theil in die Keimknospe, um diese zum Wachstum zu veranlassen, denn ihr Wachstum unterbleibt, wenn die Cotyledonen weggenommen werden; da diese letzteren nun Blätter sind, so folgert Malpighi, daß auch alle übrigen Blätter zu dem Zweck vorhanden sind, damit der in ihren Zellen enthaltene Nahrungsaft, den die Holzfasern herbeigeführt haben, daselbst zubereitet werde (excoquatur). Die in den zahlreichen Anastomosen der Fasern auf ihrem langen Wege gemischte Feuchtigkeit, werde in den Blättern durch die Kraft der Sonnenstrahlen verändert und mit dem in den Zellen schon vorhandenen Saft gemischt, wodurch eine neue Verbindung der Bestandtheile hervor gebracht wird, indem zugleich Transpiration stattfindet, was er mit gewissen Vorgängen im Blut der Thiere vergleicht.

Man sieht, wie nahe Malpighi's Ansicht über die Bedeutung der Blätter für die Ernährung an die Wahrheit streift, in der That so nahe, als es bei dem damaligen Zustand chemischer Kenntnisse überhaupt möglich war. Malpighi erweiterte diese Ansicht jedoch, gestützt auf anatomische Ergebnisse und wenn er dabei auch etwas ganz Nichtiges traf, daß nämlich das Rindenparenchym ähnlich dem der Blätter wirke, so ging er freilich zu weit, wenn er auch das farblose, bloß zur Aufbewahrung assimilirter Stoffe dienende Parenchym dem der Blätter gleichsetzte. Er sagt nämlich, man müsse nun auch eine den Blattzellen ähnliche Natur den entsprechenden Zellen der Rinde und denjenigen zuschreiben, welche im Holz transversal gelagert sind (den Markstrahlen und Rindenstrahlen), es sei nicht irrationell, daß in diesen Schläuchen die Pflanzennahrung zubereitet und aufbewahrt werde. Indem er Zubereitung und bloße Aufbewahrung nicht scharf sondert, schreibt er eine ähnliche Funktion, wie den Blättern, auch dem Parenchym des Fruchtfleisches und der Zwiebelshalen zu; aus dem Austreiben abgehauener Baumstümpfe und anderer Pflanzentheile schließt er, daß sie mit Reservestoffen gefüllt sind (*asservato humore turgent*).

Daß die Gefäße des Holzes wesentlich luftführende Organe sind, daß in den Blättern der rohe Nahrungsaft erst für das Wachsthum vorbereitet, daß solcher Saft in verschiedenen Theilen aufbewahrt wird, während die faserigen Elemente des Holzes die von der Wurzel aufgenommenen rohen Nahrungstoffe bis in die Blätter hinaufführen, das waren also die wesentlichen Punkte in Malpighi's Ernährungstheorie vom Jahre 1671. Von einer Circulation der Säfte, welche der Blutcirculation vergleichbar wäre, findet sich hier Nichts, obgleich ihm später vielfach eine solche Ansicht untergeschoben wurde. Davon geben auch noch die weiteren Betrachtungen Malpighi's Zeugniß; während er nicht zweifelhaft darüber war, in welchen Elementarorganen der aufsteigende Nahrungsaft sich bewege, mußte er sich auf bloße Vermuthungen beschränken, betreffs der Wege, auf denen der im Zellgewebe der Blätter, der Rinde und überhaupt



des Parenchym's zubereitete Nahrungssaft fortgeführt werde. Ueber die Richtung aber war er nicht im Zweifel, er nahm vielmehr an, daß dieser Saft sowohl abwärts durch den Stamm in die Wurzeln bringe, als auch aufwärts in den Zweigen oberhalb der Blätter und zu den Früchten hin; Malpighi hatte somit eine richtigere Vorstellung von der Bewegung der assimilirten Stoffe als die Mehrzahl seiner Nachfolger, welche den sehr unpassenden Ausdruck: „absteigender Saft“ einführten. Er hielt es ferner für wahrscheinlich, daß der zubereitete Nahrungssaft in den Bastbündeln fortgeleitet werde,<sup>1)</sup> ohne jedoch einen continuirlichen Zu- und Abfluß zu haben (absque perenni et considerabili fluxu et refluxu); daß er in den Milchsaftgefäßen gewissermaßen stagnire und je nach Bedürfnis, durch Transpiration und äußere Einflüsse veranlaßt, zuweilen auch in höhere Theile sich bewege, wodurch Wachsthum und Ernährung unterhalten wird. Auch diese letzteren Bemerkungen sind besser als Vieles, was im 18., selbst im 19. Jahrhundert über die Saftbewegung der Pflanzen gesagt worden ist und jedenfalls beweisen sie, daß es ein großes Mißverständniß war, wenn, wie es später häufig geschah, Malpighi als ein Vertheidiger der Saftcirculation im Sinne Major's bezeichnet wurde.

Malpighi hat seine, schon 1671 im Zusammenhang kurz dargestellte Theorie in der ausführlicheren Bearbeitung der Phytotomie von 1674 im Einzelnen weiter begründet; namentlich legte er Werth auf seine Entdeckung, daß die Pflanzen gleich den Thieren der Luft zur Athmung bedürfen und daß die Gefäße des Holzes den Tracheen der Insekten und den Lungen der übrigen Thiere ihrer Function nach entsprechen. Ebenso kommt er wiederholt auf die Bedeutung der Blätter als der Zubereitungsorgane des Nahrungstoffes zurück.

Wenn man Malpighi's Ernährungstheorie der Pflanzen mit den Ansichten seiner Vorgänger vergleicht, so muß man an-

<sup>1)</sup> In mediis vasculis reticularibus, was im Zusammenhang mit seinen histologischen Darstellungen wohl als Bastbündel aufgefaßt werden muß.

erkennen, daß hier etwas ganz Neues geschaffen war, woran die aristotelische Lehre keinerlei Antheil mehr hatte. Hätten Malpighi's Nachfolger das Wesentlichste und Wichtigste seiner Lehre begriffen und sich bestrebt, durch Experimente an der lebenden Pflanze sie durch neue Thatsachen zu stützen und zu klären, so wäre man von zahlreichen Irrthümern und Verirrungen, welche sich später einnisteten und die Ernährungslehre zu einem wahren Chaos von Mißverständnissen machten, verschont geblieben. Mit dem schon mehrerwähnten Mißverständniß, als ob Malpighi, ähnlich wie Major und später Perrault eine continuirliche Circulation der Pflanzensäfte angenommen habe, mußte sich nothwendig eine unrichtige Auffassung der Blattfunction verbinden; ja diese letztere wurde später vielfach ganz vernachlässigt oder vorwiegend in der Transpiration gesucht, indem man ihre chemische Arbeit ganz übersah.

In Malpighi's Ernährungslehre ist von der chemischen Natur der pflanzlichen Nahrungstoffe kaum die Rede; sie beschäftigt sich wesentlich mit der Bedeutung der Organe für die Hauptmomente der Ernährung; ihre Grundlagen sind vorwiegend anatomischer Natur. Grew, der im Wesentlichen Malpighi's Theorie adoptirte, ohne sie jedoch durch seine weitläufigen Diskussionen über einzelne Fragepunkte zu fördern, versuchte zwar die chemische Seite der Pflanzenernährung weiter zu kultiviren; indem er dabei jedoch ganz in der Anschauungsweise der Cartesianischen Corpusculartheorie sich bewegte und die chemischen Vorgänge so zu sagen construirte, dabei aber das principiell Wichtige meist übersah, gelang es ihm nicht, Etwas zu Tage zu fördern, was für die weitere Entwicklung der Ernährungslehre förderlich sein konnte. Gerade in dieser Beziehung aber sind die Ideen eines Mannes von großem Interesse, dessen Namen gegenwärtig nur Wenige in der Geschichte der Pflanzenphysiologie suchen werden. Es ist Mariotte <sup>1)</sup>, der Entdecker des bekannten

<sup>1)</sup> Edme Mariotte's Geburtsjahr ist unbekannt; er stammte aus Bourgogne und wohnte zur Zeit seiner ersten wissenschaftlichen Arbeiten in

Gesetzes der Gase, einer der bedeutendsten Physiker in der letzten Hälfte des 17. Jahrhunderts, der auch die menschliche Physiologie mit werthvollen Entdeckungen bereichert hat. Uns ist ein Brief Mariotte's an einen Herrn Lantin vom Jahre 1679 erhalten, der sich in den Oeuvres de Mariotte (Leyden 1717) unter dem Titel: Sur le sujet des plantes, als ziemlich umfangreiche Abhandlung vorfindet. Es ist in hohem Grade lehrreich, aus diesem Briefe zu erfahren, wie einige Jahre nach Malpighi's epochemachendem Werk und ungefähr gleichzeitig mit der Herausgabe von Grew's Phytotomie einer der berühmtesten und geistreichsten Physiker über die chemischen Vorgänge und Bedingungen der Pflanzenernährung dachte. Daß Mariotte dabei nur ganz nebensächlich und oberflächlich auf die feinere Struktur der Pflanzen Rücksicht nimmt, ist beinahe selbstverständlich; dafür entschädigt uns aber die Hervorhebung des principiell Wichtigen und Neuen, was sich damals über die chemische Seite der Ernährungsvorgänge der Pflanzen sagen ließ. Ueber die „Elemente“ oder „Principien“ der Pflanzen stellt Mariotte drei Hypothesen auf, deren erste in der Annahme liegt, daß es viele unmittelbare Principien (*principis grossiers et visibles*, offenbar was wir nähere Bestandtheile nennen würden) der Pflanzen giebt, wie das Wasser, den Schwefel oder das Del, das gemeine Salz, den Salpeter, das flüchtige Salz oder Ammoniak, einige Erden u. s. w.; und daß diese unmittelbaren Bestandtheile selbst wieder zusammengesetzt sind aus drei oder vier einfacheren Principien, die sich mit einander verbunden haben; der Salpeter z. B. habe sein Phlegma oder geschmackloses Wasser, seinen Spiritus, sein fixes Salz u. s. w.; ebenso habe das gemeine Salz dieselben Bestandtheile und man könne mit viel Wahrscheinlichkeit annehmen, daß auch diese einfacheren

---

Dijon. Er war Geistlicher und wurde Prior von St. Martin sous Beaune bei Dijon; der Academie der Wiss. zu Paris gehörte er seit deren Gründung 1666 an; er war einer der Ersten, die sich in Frankreich der experimentirenden Physik widmeten und die Mathematik auf dieselbe anwandten. Er starb zu Paris 1684 (Biogr. univ.)

Principien noch aus einigen, unter sich verschiedenen Theilen zusammengesetzt sind, die jedoch ihrer Kleinheit wegen durch kein Mittel der Kunst, ihrer Figur oder sonstigen Eigenschaften nach, zu erkennen sind. Nachdem er weiter gezeigt, wie sich gewisse Principien mit einander verbinden, fährt er fort, er wolle denselben durchaus nicht etwa ein Bewußtsein (*connaissance*) zu schreiben, durch welches sie sich zu vereinigen suchen; er glaube vielmehr, daß sie eine natürliche Disposition besitzen, sich reciproc gegen einander zu bewegen und in Folge dessen sich genau zu verbinden, sobald sie einander berühren; obgleich es sehr schwierig sei, die Art dieser Disposition zu bestimmen, genüge es doch zu wissen, daß sich in der Natur viele Beispiele derartiger Bewegungen finden: so bewegen sich die schweren Körper gegen das Centrum der Erde, das Eisen gegen den Magneten; und diese Bewegungen seien kaum schwieriger zu begreifen, als die der Planeten in ihren Kreisen oder diejenigen der Sonne um ihre eigene Ase, oder die Bewegung des Herzens in einem lebenden Thiere. Mit dieser ersten Hypothese stellt sich Mariotte, im Gegensatz zu der damals noch vielfach unter Botanikern und Physiologen herrschenden aristotelischen Lehre mit ihren Entelechieen und Zweckbegriffen, ganz auf den Boden der modernen Naturwissenschaft mit ihrer atomistischen Grundlage und der Annahme nothwendig wirkender Anziehungskräfte.

Mariotte's zweite Hypothese betrifft nun im Specielleren die chemische Natur der Pflanzen selbst; er nimmt an, daß mehrere seiner *principes grossiers* in jeder Pflanze enthalten sind und zunächst sucht er die Herkunft derselben nachzuweisen: die Luftstäubchen, sagt er, die durch den Blitz verbrannt, nach Schwefel riechen, werden von meteorischem Wasser in die Erde geführt und nebst Theilen derselben in die Pflanze aufgenommen. Ferner ergebe die Destillation bei allen Pflanzen Wasser, welches die Chemiker Phlegma nennen, außerdem Säuren und Ammoniak, und wenn man den Destillationsrückstand verbrennt, so bleibe Asche übrig, aus der man eine geschmacklose, in Wasser nicht lösliche Erde und fixe Salze gewinnt, die sich unter einander

durch Mischung von mehr oder weniger saurem und ammoniakalischem Geist oder anderer unbekannter Principien, die das Feuer nicht verflüchtigen konnte, unterscheiden. Man brauche sich nicht zu wundern, daß man diese Principien in den Pflanzen finde, da diese ihre Nahrung aus der Erde ziehen, welche dieselbe enthält. — Man sieht, wie groß der Fortschritt auf diesem Gebiet seit der Zeit war, wo van Helmont durch seinen Vegetationsversuch glaubte bewiesen zu haben, daß alle Pflanzenstoffe aus reinem Wasser entstehen.

Aber noch galt es, einer damals verbreiteten Ansicht über die Herkunft der Pflanzenstoffe entgegen zu treten, welche ebenfalls noch aus dem Inventar der aristotelischen Begriffe übrig geblieben war. Man nahm nämlich an, daß die Stoffe, aus denen die Pflanze sich aufbaut, schon als solche in der Erde enthalten sind und nur einfach von den Wurzeln aufgenommen zu werden brauchen. Aristoteles selbst hatte ausdrücklich gesagt: „Alles ernährt sich von dem, woraus es besteht, und Alles ernährt sich von Mehrerem; auch was sich nur von Einem zu nähren scheint, wie die Pflanzen von Wasser, ernährt sich von Mehrerem, denn Erde ist mit dem Wasser gemischt; daher auch die Landleute mit Mischungen zu begießen pflegen.“ Dieser Satz könnte noch Zweifel übrig lassen, wenn wir nicht noch den andern fänden: „Wieviel Geschmäcke in den Fruchthüllen, soviel walten offenbar auch in der Erde. Daher auch viele der alten Physiologen sagten, sovielartig sei das Wasser, wie der Boden, durch den es rinne.“<sup>1)</sup> Diese Sätze zusammengehalten mit den schon früher citirten zeigen, daß Aristoteles die zum Wachstum der Pflanzen nöthigen Stoffe, wie auch bereits früher hervorgehoben, fertig gebildet aus der Erde in die Pflanzen gelangen ließ, eine Ansicht, die sich nicht nur bis auf Mariotte's Zeit erhalten hat, sondern sogar jetzt noch bei physiologisch Ungebildeten fortlebt. Es ist nun interessant zu sehen, wie Mariotte das

<sup>1)</sup> Vergl. Fragmente der aristotelischen Phytologie in Meyers Gesch. d. Bot. I. p. 119 u. 125.

Unzutreffende, ja Gedankenlose dieser Auffassung schlagend darthut, ohne dabei irgend eine neue Entdeckung zu Hülfe zu nehmen. In seiner dritten Hypothese nämlich behauptet er, daß die Salze, Erden, Oele u. s. w., welche die verschiedenen Pflanzenarten durch die Destillation ergeben, immer dieselben sind, und daß die Unterschiede nur von der Art der Vereinigung dieser principes grossiers und ihrer einfachsten Theile oder auch von ihrer Trennung herrühren, was er folgendermaßen beweist: Wenn man eine Bonchretien-Biene auf eine wilde pfpöpft, so erzeugt derselbe Saft, der auf der letzteren schlechte Birnen bringt, auf dem Pfpöpfreis gute wohlschmeckende Birnen. Pfpöpfe man auf letzteres wieder ein Reis der Waldbirne, so trage dieses abermals schlechte Früchte. Dieses zeige nun, daß derselbe Saft des Stammes in jedem Pfpöpfreis verschiedene Eigenschaften annimmt. Noch schlagender aber ist sein Nachweis dafür, daß die Pflanzen ihre Substanz nicht direct aus der Erde nehmen, sondern sie durch chemische Prozesse selbst erzeugen. Nehmt einen Topf, sagt er, mit 7—8 Pfund Erde und säet in diese eine ganz beliebige Pflanze; sie wird in dieser Erde und in dem darauf gefallenen Regenwasser alle Principien vorfinden, aus denen sie bei der Reife zusammengesetzt ist. Man kann jedoch 3000 oder 4000 verschiedene Pflanzenarten in diese Erde säen; wenn nun ihre Salze, Oele, Erden bei jeder Pflanzenspecies von verschiedener Art wären, so müßten alle diese Principien in dem kleinen Quantum Erde und Regenwasser, welches in drei bis vier Monaten darauf fällt, enthalten sein, was unmöglich ist; denn jede dieser Pflanzen würde im reifen Zustand wenigstens ein Gros fixes Salz und zwei Gros Erde ergeben und alle diese Principien zusammen mit denen, welche mit dem Wasser gemengt sind, würden wenigstens zwei bis drei Unzen wiegen, was multiplicirt mit der Zahl von 4000 Pflanzenarten ein Gewicht von 500 Pfund ergeben würde.

Diese Erwägungen stützen sich ebenso, wie die des Jungius und in der Hauptsache auch die des Malpighi auf Thatfachen, die dem Alterthum im Ganzen ebensogut, wie dem 17. Jahr-

hundert bekannt waren; nur hatte sich eben früher Niemand mit derartigen Erwägungen befaßt, welche an sich vollkommen hinreichen, die aristotelische Lehre von der Pflanzenernährung zu beseitigen.

Im zweiten Theil seines Briefes beschäftigt sich Mariotte mit den von der Ernährung abhängigen Vegetationserscheinungen; den Nährkörper des Samens vergleicht er mit dem Dotter der Thiere; den Eintritt des Wassers in die Wurzel mit dem Steigen desselben in capillaren Röhren; der Milchsaft wird als Nahrungssaft aufgefaßt, der mit dem arteriellen Blut zu vergleichen sei, während die anderen wässrigen Säfte dem venösen entsprechen. Ganz neu ist aber, was Mariotte über den Saftdruck sagt; er weist auf den hohen Druck hin, unter welchem der Saft in den Pflanzen steht, und folgert daraus, daß in der Pflanze Einrichtungen vorhanden sein müssen, welche dem Wasser zwar den Eintritt, nicht aber den Austritt gestatten. Das Vorhandensein des Saftdruckes selbst wird an dem Ausquellen verletzter Milchsaftpflanzen treffend demonstrirt und mit dem Druck verglichen, unter welchem das Blut in den Adern steht. Nicht minder treffend ist Mariotte's weitere Folgerung, daß der Saftdruck die Wurzeln, Zweige und Blätter ausdehne, also zu ihrem Wachsthum beitrage. Der Saft, setzt er hinzu, würde nicht unter diesem Drucke stehen können, wenn er nicht durch Poren einträte, welche ihm den Rücktritt verwehren. In diesen Bemerkungen lagen die ersten Keime theoretischer Betrachtungen über das Wachsthum der Pflanzen, denen wir in etwas anderer Form noch einmal bei Hales begegnen werden, die aber bei der geringen Entwicklung der Phytotomie einer weiteren Ausbildung noch nicht fähig waren und erst von mir wieder, wenn auch von anderen Gesichtspuncten ausgehend, aufgenommen worden sind.

Daß der primäre Saft nicht nur durch die Wurzeln, sondern auch durch die Blätter eindringe, schloß Mariotte daraus, daß der eine Zweig eines größeren Astes einige Tage lang frisch bleibt, wenn der andere Zweig desselben in Wasser taucht, ein,

wie die Zukunft lehrte, nicht ganz gerechtfertigter Schluß. Was er über die Nothwendigkeit des Sonnenlichts zur Ernährung über das Reifen der Früchte und Anderes sagt, stützt sich auf sehr unvollständige Erfahrung und kann hier übergangen werden.

Das Charakteristische und Bedeutende in Mariotte's Ernährungstheorie der Pflanzen ist der entschiedene Gegensatz seines naturwissenschaftlichen Standpunctes gegen die damals noch viel verbreiteten, aristotelischen und scholastischen Ansichten und in diesem Sinne erklärt er auch der aristotelischen Pflanzenseele den Krieg. Seine Betrachtungen über diese knüpft er an die ihn in Verwunderung setzende Thatsache, daß jede Pflanzenart ihre Eigenschaften so genau fortpflanzt; durch die Annahme einer Pflanzenseele, von der man nicht wisse, was sie sei, werde für die Erklärung Nichts gewonnen. Ebenso entschieden aber spricht er sich auch gegen die schon damals verbreitete Evolutionstheorie aus. Gegenüber der Annahme, daß in den Pflanzensamen schon alle künftigen Generationen in einander geschachtelt seien, findet er es viel wahrscheinlicher, daß sie nur die wesentlichen Stoffe enthalten und daß durch deren Einwirkung auf den rohen Nahrungsaft die übrigen Pflanzenstoffe successive entstehen, was wir auch jetzt noch als durchaus zutreffend gelten lassen dürfen. In dem Mariotte den ganzen Ernährungs- und Lebensprozeß der Pflanzen als ein Spiel physischer Kräfte, als Vereinigung und Trennung einfacher Stoffe betrachtet, glaubt er nun auch, als nothwendige Folgerung aus dieser Annahme die damals allgemein angenommene Urzeugung physikalisch beweisen zu können. Hier machte sich jedoch der Mangel hinreichender und kritisch gesichteter Erfahrung geltend, denn er hielt es für einen Beweis der Generatio spontanea, wenn aus dem Boden trockener Sümpfe und ausgeworfener Gräben zahlreiche Pflanzen hervorsprossen. „Man kann also annehmen, sagt er, daß es in der Luft, im Wasser und in der Erde unendlich viele Körperchen giebt, welche so geartet sind, daß zwei oder drei durch ihre Verbindung den Anfang einer Pflanze bilden können und den Samen einer solchen darstellen, wenn sie eine ihrem Wachsthum günstige Erde vorfinden.



Es sei aber nicht glaublich, daß dieser kleine Complex alle Zweige, Blätter, Früchte und Samen dieser Pflanze schon enthalte und noch weniger, daß in diesem Samen schon alle die Zweige, Blätter, Blüthen u. s. w. enthalten seien, welche in infinitum aus dieser ersten Keimung hervorgehen.“ Als Beweis dagegen führt er an, daß aus den Blüthenknospen eines Rosenstockes nach völliger Entlaubung desselben im nächsten Jahr nur Laubspresse hervorkamen, daß also die Blüthen in jenen Knospen nicht präformirt gewesen seien und dasselbe sei daraus zu folgern, daß die Samen eines und desselben Obstbaumes oder einer Melone durch Variation verschiedene Nachkommen erzeugen, ein Beweis gegen die Evolutionstheorie, der viel zutreffender ist, als das Meiste, was vor Koelreuter's Bastardirungen gegen dieselbe gesagt wurde.

Auch anderen Vorurtheilen seiner Zeit trat Mariotte mit guten Gründen entgegen. Die sogenannten virtutes der Pflanzen, d. h. ihre medicinischen Wirkungen, spielten damals nicht nur in der Botanik, sondern noch mehr in der Medicin und Chemie eine große Rolle. Nach Abfertigung der alten Theorie von Wärme und Kälte, Feuchtigkeit und Trockenheit, welche den Pflanzen als wesentlich immanente Eigenschaften ihrer Substanz zugeschrieben wurden, und aus welchen man ihre vermutheten medicinischen Wirkungen erklärte, weist er darauf hin, daß Giftpflanzen in demselben Boden neben unschädlichen wachsen, woraus zu folgern sei, daß, wie er schon vorher bewiesen, die verschiedenen Pflanzen ihre eigenthümlichen Stoffe nicht direct aus dem Boden aufnehmen, sondern sie durch Trennung und Bereinigung der allgemeinen Principien erst erzeugen. Schließlich erklärte er sich auch noch gegen einen der größten aus dem 16. Jahrhundert stammenden Irrthümer, gegen die signatura plantarum, nach welcher man die medicinische Wirksamkeit der Pflanzen aus ganz äußerlichen Merkmalen, zumal aus Aehnlichkeiten ihrer Organe mit Organen des menschlichen Körpers glaubte ableiten zu können. Mariotte dringt darauf, daß man die medici-

schen Wirkungen der Pflanzen durch experimentirende Anwendung derselben an Kranken konstatare.

Mariotte's Brief, dessen wesentlichsten Inhalt ich hier mitgetheilt habe, giebt uns ein lebhaftes Bild von den in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts über das Pflanzenleben verbreiteten Ansichten und zeigt zugleich, wie ein hervorragender Naturforscher, der sich auf die Principien der neueren Philosophie stützte und die bekannten Thatsachen scharfsinnig zu verwenden wußte, jenen veralteten, auf Vorurtheil und Gedankenlosigkeit beruhenden Irrthümern entgegentrat. Nehmen wir, was Malpighi vorwiegend auf phytotomischen Grundlagen über die innere Oekonomie der Pflanzen sagte, zusammen mit den chemisch physikalischen Erörterungen Mariotte's, so haben wir eine vollkommen neue Theorie der Pflanzenernährung, welche der aristotelischen nicht nur gänzlich entgegengesetzt, sondern auch durch einen viel größeren Reichthum an Gedanken und durch scharfsinnigere Combination als diese ausgezeichnet ist.

In der That hatten Malpighi und Mariotte alle diejenigen Principien der Ernährungstheorie aufgefunden, welche bei dem damaligen Zustand der Phytotomie und Chemie überhaupt gefunden werden konnten; namentlich hatte es Mariotte verstanden, aus den schwankenden chemischen Kenntnissen seiner Zeit gerade das Beste zur Erklärung der Vegetationserscheinungen zu benützen. Wie wenig die Chemie damals noch im Einzelnen zur Erklärung der Ernährungsvorgänge der Pflanzen beitragen konnte, zu einer Zeit, wo sie eben erst anfing, sich aus den Vorurtheilen der Jatrochemie frei zu machen, um dem Phlogiston anheimzufallen, wie wenig die Methoden gerade zur Untersuchung organischer Körper damals noch ausgebildet war, darüber findet man viel Belehrendes in einem kleinen 1676 und zum zweiten Mal 1679 herausgegebenem Buche: *Mémoires pour servir à l'histoire des plantes*, welches zwar von Dodart herausgegeben, aber von sämmtlichen Mitgliedern der Pariser Akademie zusammengestellt und gebilligt worden ist. Es enthält nicht Untersuchungsergebnisse, sondern ein ausführliches Programm, nach

welchem das Pflanzenreich allseitig, namentlich auch chemisch untersucht werden sollte. Da heißt es z. B., man müsse die Pflanzen langsam verbrennen, damit die zerstörende und verwandelnde Gewalt des Feuers weniger Einfluß übe, auch spielen die *virtutes plantarum* eine große Rolle in der chemischen Untersuchung der Pflanzen und mit Blut mischte man Pflanzensäfte, um ihre Wirkungen zu erfahren! Noch 1685 leitete ein gewisser *Debu* in einer Abhandlung: *De l'âme des plantes* die Erzeugung und das Wachsthum der Pflanzen aus der Gährung und dem Aufbrausen der Säuren mit den Laugensalzen her, wie *Kurt Sprengel* berichtet. Erst durch den Vergleich mit diesen und ähnlichen Ansichten erkennt man die ganze hervorragende Bedeutung dessen, was *Malpighi* und *Mariotte* über die Ernährung der Pflanzen sagten und noch mehr zeigt sich ihr Scharfsinn darin, daß sie Manches nicht sagten, weil sie es offenbar für unbegründet hielten.

*Malpighi's* und *Mariotte's* Ansichten über die Pflanzenernährung wurden von ihren Zeitgenossen und Nachfolgern zwar vielfach citirt und beachtet; wie es aber leider bis auf die neuere Zeit gewöhnlich der Fall war, wurde auch schon damals das principiell Wichtige und Bedeutende über Nebendingen übersehen oder die Ansichten dieser klar denkenden Männer mit unbestimmten Vorstellungen und mißverstandenen Thatsachen vermengt, so daß längere Zeit ein wirklicher Fortschritt nicht stattfand, wenn auch immerhin verschiedene neue Thatsachen bekannt wurden. Es wurde schon früher hervorgehoben, daß *Malpighi's* richtige Ansicht von der Bedeutung der Blätter für die Ernährung später gewöhnlich mit *Major's* Circulationstheorie für gleichbedeutend genommen wurde und da man die letztere aus verschiedenen Gründen für unzutreffend hielt, so glaubte man damit auch *Malpighi's* Ansicht beseitigt zu haben. Denen gegenüber, welche in den Pflanzen ausschließlich einen im Holz aufsteigenden Saft annahmen, verdiente aber selbst die Circulationstheorie im Sinne *Major's* noch den Vorzug, da sie doch wenigstens geeignet war, gewissen Wachsthumsercheinungen Rech-

nung zu tragen. Einen neuen Vertreter fand dieselbe nun in Claude Perrault 1680, der jedoch wie es scheint <sup>1)</sup> den bündigen Argumenten Malpighi's für die Existenz eines rückkehrenden Saftes wesentlich Neues nicht hinzufügte. Noch weniger gelang es aber seinem Gegner Magnol in einer 1709 publicirten, sehr schwachen Abhandlung etwas Stichhaltiges gegen die Circulationstheorie, die er auch dem Malpighi zuschrieb, zu sagen.

Unter den Vegetationsercheinungen der Holzpflanzen ist kaum eine andere so auffallend, wie das Ausfließen wässrigen Saftes aus verwundeten Weinstöcken und manchen Baumstämmen im Frühjahr. Es konnte nicht fehlen, daß diese Erscheinung ebenso wie das Ausfließen des Milchsaftes, des Gummi's, der Harze u. s. w. von Denen mit lebhaftem Interesse beachtet wurde, welche sich im 17. Jahrhundert mit den Vegetationsercheinungen beschäftigten. Sind die Bewegungen des Wassers im Holz, der Milchsaftes u. s. w. in ihren Kanälen auch nicht nothwendige Begleiter der Ernährung der Pflanzen überhaupt, so lag es in jener Zeit doch nahe, gerade in ihnen auffallende Beweise der mit der Ernährung zusammenhängenden Saftbewegung zu finden und sie in diesem Sinne zu untersuchen. Auch konnte es scheinen, als ob es sich hier um ein leicht zu lösendes Problem handle, denn erst eine spätere Zeit lehrte, daß gerade hier die schwierigsten Fragen der Pflanzenphysiologie sich aufthun. Von dem lebhaften Interesse an diesen Dingen giebt uns eine Reihe brieflicher Mittheilungen Auskunft, welche in den Philosophical transactions vom Jahr 1670 enthalten sind <sup>1)</sup> und von Dr. Tonge, Francis Willoughby und besonders von Dr. Martin Lister herrühren, Es war jedoch gerade diejenige Erscheinung, welche so recht dazu angethan ist, das Verständniß der Wasserbewegungen in den

<sup>1)</sup> Seine Ansichten sind mir jedoch nur aus Magnol's Aufsatz in Histoire de l'Acad. roy. des sc. 1709 und Sprengel's Gesch. der Bot. II, 20 bekannt. Perrault's betreffende Abhandlung ist nach Prizel's Thesaurus vom Jahre 1680, aber in den Oeuvres divers de Perrault 1721 publicirt.

<sup>2)</sup> Sie finden sich besonders l. c. p. 1165, 1201, 2067, 2119.

Holzpflanzen irre zu führen, nämlich das sogenannte Bluten der Bäume im Winter, dem diese Männer ihr Interesse vorwiegend zuwandten. Dieses Bluten des Holzes im Winter, welches von ganz wesentlich anderen Ursachen abhängt, als das Thränen des Weinstocks und anderer Holzpflanzen im Frühjahr, wurde mit eben dieser Erscheinung für identisch gehalten und so eine arge Begriffsverwirrung angerichtet. Zwar zeigte Martin Lister, daß man im kalten Winter an abgeschnittenen Aststücken durch künstliche Erwärmung Wasser aus dem Holz austreiben und dann durch Abkühlung dasselbe wieder einsaugen lassen kann, aber erst einem neueren Pflanzenphysiologen gelang es, den Nachweis zu liefern, daß diese Erscheinung mit dem durch den Wurzeldruck verursachten Bluten abgeschnittener Stöcke Nichts zu thun hat und zur Erklärung desselben nicht benutzt werden kann.

John Ray, der im ersten Band seiner *historia plantarum* 1693 Alles, was man über die Ernährung der Pflanzen bis dahin wußte, übersichtlich und recht verständig darstellte, theilte auch einige von ihm selbst gemachte Erfahrungen über die Bewegungen des Wassers im Holze mit. Dem Sprachgebrauche Grew's folgend, der den aufsteigenden Saft im Holz als Lympe und dem entsprechend die Holzfasern als Lymphgefäße bezeichnete, hob Ray ausdrücklich hervor, daß die Lympe namentlich im Frühjahr weder in Geschmack noch Consistenz von gemeinem Wasser zu unterscheiden sei. Mit Grew stimmte er auch darin überein, daß um diese Zeit die Lympe auch die ächten Gefäßröhren des Holzes erfülle und auf Querschnitten aus ihnen hervorquelle, während sie im Sommer mit Luft gefüllt sind und die Lympe zur Zeit der starken Transpiration der Holzpflanzen nur in den Lymphgefäßen, d. h. in den faserigen Elementen des Holzes und Bastes emporsteige. Durch geeignete Einschnitte in das Holz bewies Ray, daß die Lympe auch seitwärts durch das Holz sich bewegen könne; auch hatte er den guten Gedanken, die Meinung derer, welche in den Hohlräumen des Holzes, namentlich in den Gefäßen, Klappen annahmen, die den Rücktritt der Lympe verhindern sollten, dadurch zu wider-

legen, daß er Wasser durch beiderseits abgeschchnittene Aststücke in den entgegengesetzten Richtungen hindurchfiltriren ließ. Schwach war dagegen, was er über die mechanischen Ursachen der Wasserbewegung im Holz zu sagen wußte.

Ueberhaupt wurde die Kenntniß derartiger Vegetationsvorgänge erst einige Jahrzehnte später durch *Hales* beträchtlich gefördert. Bevor wir jedoch auf dessen bedeutende und diesen Zeitraum abschließende Leistung übergehen, ist noch von einigen minder wichtigen Schriften zu berichten. Ziemlich unbedeutend war, was *Woodward* und *Beale* über die Transpiration und Wasseraufnahme im Interesse der Ernährungstheorie mittheilten. Des Ersteren Angabe, daß eine in Wasser wachsende *Mentha* in drei Monaten sechsundvierzigmahl soviel Wasser aufnahm und durch die Blätter verdunstete, als sie in sich selbst zurückhielt, war vielleicht das Bedeutendste, was er an Thatsächlichem zu Tage förderte, wogegen seine eigenen Folgerungen daraus nichts Brauchbares darboten.

Keine von *Malpighi*'s Lehren hatte ihrerzeit soviel Aufsehen gemaacht, wie die, daß in den Spiralgefäßen des Holzes ähnlich wie in den Tracheen der Insekten die zur Athmung der Pflanzen nöthige Luft sich bewege; während ihm *Grew* und später *Ray* in der Hauptsache beistimmten, wagte dagegen sein Landsmann *Sbaraglia* 1704 sogar die Existenz derartiger Gefäße zu leugnen und bald gerieth die Phytotomie so sehr in Verfall, daß die Frage, ob es überhaupt Gefäße, oder wie man es damals nannte, Spiralgefäße gebe, wiederholt bald bejaht und bald verneint wurde, und schließlich fand man es zweckmäßiger im Interesse der physiologischen Fragen, statt des Mikroskops, das Experiment zu Rathe zu ziehen. So versuchte schon 1715 *Nieuwentijt* mit Hülfe der Luftpumpe die in den Gefäßen enthaltene Luft unter Flüssigkeit in sichtbarer Weise austreten zu lassen. Wie schon früher bei anderen Gelegenheiten begegnen wir nun auch hier wieder als einem eifrigen Vertreter der Pflanzenphysiologie in Deutschland, dem Philosophen *Christian Wolff*, der in dem dritten Theil seines Werkes: „Allerhand nütz-

liche Versuche u. s. w.“ 1721 unter Anderem auch Versuche mittheilte, welche die Gegenwart der Luft in den Pflanzen bestätigten; denn dieß war bei dem damaligen Zustand der Physik und Chemie von größerem Interesse, als die anatomische Beschaffenheit der die Luft führenden Organe. Wolff hatte in luftfreiem Wasser liegende Blätter dem Vacuum der Luftpumpe ausgesetzt und Luftblasen namentlich auf der Unterseite austreten sehen; wenn er aber den atmosphärischen Druck wieder einwirken ließ, so infiltrirten sich die Blätter mit Wasser, und das Gleiche fand er an Tannenholz, welches nach der Infiltration unter sank. Gleiche Versuche mit Aprikosenfrüchten ließen Luft aus der Haut, besonders aber aus dem Stiel derselben austreten. Auch Wolff's Schüler Thümmig beschrieb in seiner „gründlichen Erläuterung der merkwürdigsten Begebenheiten in der Natur“ 1723 ähnliche Versuche und beide blieben in dieser Frage, wie überhaupt in ihren physiologischen und phytotomischen Ansichten treue Anhänger Malpighi's, das Verständigste, was man damals thun konnte. Bei Christian Wolff müssen wir hier jedoch noch länger verweilen, da er einige Jahre später die gesammte Ernährungslehre in übersichtlicher und populärer Form behandelte. Wolff's Verdienste um die Verbreitung der Naturwissenschaft in Deutschland scheinen bisher weniger, als billig, gewürdigt worden zu sein; seine verschiedenen, zum Theil recht umfangreichen und theilweise auf eigene Untersuchung gestützten naturwissenschaftlichen Werke waren in hohem Grade inhaltreich und für ihre Zeit sehr belehrend; sie trugen dazu bei, einer freieren Geistesrichtung die Bahn zu brechen, in einer Zeit, wo selbst unter denen, welche wissenschaftliche Abhandlungen in der deutschen Akademie der Wissenschaften (den Akten der Leopoldina) veröffentlichten, noch krasser Aberglaube herrschte, wie der der Palingenesie. Wenn auch Wolff's eigene naturwissenschaftliche Untersuchungen mehr guten Willen als Geschick verriethen, so hatte er doch vor vielen Anderen eine bedeutende philosophische Bildung voraus; an abstractes Denken gewöhnt, gelang es ihm leicht, das prinzipiell Wichtige aus den Erfahr-

ungen Anderer von dem Nebensächlichen und Unbedeutenden abzusondern und so die naturwissenschaftlichen Kenntnisse seiner Zeit von höheren Gesichtspuncten aus darzustellen. In dieser Beziehung ist besonders sein 1723 erschienenes Werk: „Vernünftige Gedanken von den Wirkungen der Natur“ anerkennend hervorzuheben. Es ist, was man jetzt eine Art „Kosmos“ nennen könnte: Es handelt von den Körpern und ihren physischen Eigenschaften überhaupt, von den Weltkörpern im Allgemeinen, von unserem Planeten im Besonderen, von Meteorologie, physischer Geographie, und endlich von Mineralien, Pflanzen Thieren und Menschen. Seinem Hauptzweck, der allgemeinen Belehrung, entsprechend ist es deutsch und in gut populärem Stil geschrieben unter Benutzung des Besten, was damals von naturwissenschaftlichen Dingen bekannt war, so namentlich auch seine Darstellung der Ernährungsverhältnisse der Pflanzen, wo er die ganze einschlägige Literatur sorgfältig und mit Verständnis benutzte und alles Brauchbare aus Malpighi, Grew, Leeuwenhoeck, van Helmont, Mariotte u. s. w. zu einer zusammenhängenden Lehre von der Ernährung der Pflanze verschmolz, wobei auch gelegentliche, treffend kritische Bemerkungen nicht fehlen. Bei dem Zustand der naturwissenschaftlichen Literatur in Deutschland während der ersten Jahrzehnte des vorigen Jahrhunderts lag in einer solchen zusammenfassenden und orientirenden Behandlung ebensoviel Verdienstliches, wie in neuen Untersuchungen oder in einigen Entdeckungen von untergeordnetem Werth. Für uns aber hat gerade hier Christian Wolff's Capitel über die Ernährung namentlich auch insofern Interesse, als in demselben noch manche, damals schon bekannte, bisher aber nicht erwähnte Wahrnehmungen von Werth mitgetheilt sind. Dieselben beziehen sich vorwiegend auf die chemische Seite der Ernährungsvorgänge und berühren manche Probleme, die ihre Erledigung erst in unserer Zeit gefunden haben; so z. B. die Angabe, es sei eine bekannte Sache: „daß die Erde ihre Fruchtbarkeit verliert, wenn Vieles daraus wächst; sonderlich was viel Nahrung erfordert, und man daher nöthig hat, dieselbe entweder

mit  
Fra  
Wie  
Kür  
fort  
m o  
Sach  
chen  
und  
ölig  
und  
dürf  
foll.  
der  
Del  
Del  
Dese  
Nach  
ri o t  
selbst  
müß  
und  
daß  
gebro  
könn  
Theil  
die  
berlic  
Nahr  
der  
hin u  
Körp  
durch  
man  
Waffe  
e a



mit Mist oder Asche zu düngen“; worin wir also bereits die Frage nach der Erschöpfung des Bodens und die Lehre vom Wiederersatz der durch die Ernten entnommenen Bodenstoffe in Kürze angedeutet finden. „Absonderlich sei bekannt, fährt Wolff fort, wie der Salpeter das Erdreich fruchtbar mache; Vallemont habe den Nutzen des Salpeters gerühmt und andere Sachen angeführt, die wegen ihrer salzigten und öligten Theilchen eine gleiche Wirkung haben, wie das Horn von Hörnern und Klauen der Thiere; der Mist habe gleichfalls salzige und ölige Theilchen in sich, die auch der Asche nicht fehlen, und man sehe daran, daß auch solche Theilchen nicht fehlen dürften, wenn eine Pflanze durch das Wasser ernährt werden soll. Dasselbe zeige auch der Same, der die erste Nahrung der Pflanze bei sich führt, maßen keiner zu finden, der nicht Del und Salz enthält, dergestalt, daß sich aus vielen das Del herauspressen läßt; man finde auch in allen Pflanzen Dele und Salz, wenn man sie chemisch untersucht.“ Mit Nachdruck hebt Wolff auch den von Malpighi und Mariotte begründeten Gedanken hervor, daß in der Pflanze selbst die eingetretenen Nährstoffe chemisch verändert werden müssen. Da eine jede Pflanze, sagt er, ihr besonderes Salz und ihr besonderes Del habe, so werde man leicht zugeben, daß dasselbe erst in der Pflanze erzeugt, aber keineswegs hineingebracht wird. Weil aber gleichwohl die Pflanzen nicht wachsen können, wo die Erde ihnen keine salzige, sonderlich salpetrige Theilchen gewähren kann, so müssen diese doch dazu dienen, daß die Salze und Dele in der Pflanze erzeugt werden und absonderlich auch dazu erforderlich seien, daß das Wasser in einen Nahrungsfaß verwandelt wird. Weiterhin weist er auf die in der Luft schwebenden salpetrigen, salzigen und öligten Theile hin und auch die tägliche Erfahrung zeige, daß von verwesenden Körpern das Meiste in die Luft geht und wenn man das Licht durch eine enge Oeffnung in einen finsternen Ort lasse, könne man auch eine große Menge Stäubchen herumfliegen sehen; das Wasser aber nehme Salz und Erde leicht an sich und die mi-

neralischen Brunnen bezeugen, daß sich auch metallische Theilchen damit vermengen. Derowegen sei wohl auch kein Zweifel, daß nicht auch das Regenwasser mit allerhand Materie vermischt sein sollte, welche es den Pflanzen zuführt. Indem Wolff weiterhin noch einmal auf die nothwendig anzunehmende chemische Veränderung der Nährstoffe in den Pflanzen hinweist, knüpft er daran Betrachtungen über die Organe, in denen dies geschieht, wobei er sich eng an Malpighi anschließt: In Röhren, sagt er, könne dergleichen Aenderung nicht vorgehen, denn darin steige der Saft bloß in die Höhe oder hernieder. Derowegen bleibe wohl Nichts übrig als die schwammigte Materie (das Zellgewebe) darinnen der Nahrungsstoff zubereitet werden könne und vertreten demnach die Bläschen oder sogenannten utriculi die Stelle des Magens; die Veränderung aber, welche mit dem Wasser vorgeht, könne nur darin bestehen, daß die Theilchen verschiedener Materie die im Regenwasser anzutreffen sind, von demselben geschieden und auf eine besondere Art mit einander vereinigt werden, welches ohne besondere Bewegungen nicht geschehen kann. Wolff's Vorstellungen von diesen Saftbewegungen aber sind ziemlich unklar. Als bewegende Kräfte nimmt er die Ausdehnung der Luft und die Capillarität der Holzzöhren in Anspruch. Entschieden stellte er sich auf die Seite derer, welche außer dem aufsteigenden rohen Nahrungsstoff auch einen rückkehrenden annahmen, in welcher Beziehung er sich jedoch auf Major, Perrault, und Mariotte, statt auf Malpighi beruft; gleich diesem aber hebt er das Wachstum umgekehrt gepflanzter Bäume als Beweis hervor, daß die Säfte in den leitenden Organen sich in entgegengesetzten Richtungen bewegen können und mit Mariotte schreibt er die Vergrößerung wachsender Organe der Auseinandertreibung durch die eindringenden Säfte zu.

Nicht nur diese wohlgemeinten Bestrebungen Christian Wolff's, sondern Alles, was seit Malpighi und Mariotte bis auf Ingen-Houß in der Ernährungslehre der Pflanzen geschah, wurde tief in den Schatten gestellt durch die glänzenden

Untersuchungen von **Stephan Hales** <sup>1)</sup>, in denen noch einmal der originelle Erfindungsgeist und die gesunde, urwüchsigte Logik der großen Naturforscher aus Newton's Zeitalter hervortrat. Seine *Statical essays*, welche 1727 zuerst erschienen, kamen noch zweimal englisch, später in französischer, italienischer und deutscher Uebersetzung (diese mit einem Vorwort von Ch. Wolff) heraus. Es war das erste umfangreichere, ganz der Ernährung und Saftbewegung der Pflanzen gewidmete Werk, welches, die bisherige Literatur zwar beachtete, doch wesentlich nur neue Untersuchungen des Verfassers mittheilte. Eine Fülle neuer Experimente und Beobachtungen, Messungen und Berechnungen vereinigte sich hier zu einem lebensvollen Bild. Hatte **Malpighi** vorwiegend durch Analogien und gestützt auf die Struktur der Organe die physiologische Bedeutung derselben zu entziffern gesucht, **Mariotte** durch seine Combination physikalischer und chemischer Thatfachen die Abhängigkeit der Pflanze von ihrer Umgebung in ihren Grundzügen erkannt; so wußte **Hales** dagegen die Pflanzen gewissermaßen selbst reden zu lassen; durch klug ausgedachte, geschickt angestellte Experimente zwang er sie, die in ihnen thätigen Kräfte durch augenfällige Wirkungen zu verrathen, und so zu zeigen, daß in den ruhigen, anscheinend ganz passiven und unthätigen Vegetationsorganen bewegende

<sup>1)</sup> **Stephan Hales** wurde 1677 in der Grafschaft Kent geboren, wo er den ersten Unterricht im Vaterhaus erhielt ohne dabei besondere Begabung zu zeigen; mit 19 Jahren trat er in Cambridge als Pensionär des Christcollege ein, wo sich seine Vorliebe für Physik, Mathematik, Chemie und Naturgeschichte entwickelte; trotzdem blieb er bei der Theologie, in der er sich sogar auszeichnete und schon als junger Mann erhielt er eine kirchliche Anstellung; nach und nach war er Pfarrer in verschiedenen Grafschaften. Die Royal society nahm ihn 1718 auf, dort las er zuerst die *statical essays*. 1733 kam auch seine *Hämostatik* heraus. Nachdem er noch Untersuchungen und Erfindungen der verschiedensten Art gemacht und publicirt hatte, starb er 1761; er wurde in der Kirche zu Riddington, die er auf eigene Kosten neu hatte erbauen lassen, beigesezt; die Prinzessin von Wales ließ ihm in der Westminsterabtei ein Epitaph setzen. (*Eloge in hist. de l'Acad. roy. des sc. 1762*).

Kräfte ganz besonderer Art thätig sind. Ganz durchdrungen von dem Geist des Newton'schen Zeitalters, welcher trotz einer streng teleologischen, ja theologischen Naturauffassung doch alle Lebenserscheinungen mechanisch, durch Anziehung und Abstoßung materieller Theilchen zu erklären suchte, begnügte sich Hales auch nicht damit, die Vegetationserscheinungen überhaupt nur anschaulich zu machen, sondern er ging darauf aus, sie auf die damals bekannten mechanisch-physikalischen Gesetze zurückzuführen. So wurde das von ihm gesammelte Erfahrungsmaterial durch geistvolle Reflexionen belebt, die einzelnen Thatfachen an allgemeinere Betrachtungen geknüpft. Es konnte nicht fehlen, daß ein solches Buch großes Aufsehen machte und selbst für uns ist es noch eine Quelle vielfacher und werthvoller Belehrung im Einzelnen, wenn wir auch immerhin die Gesamtheit der Vegetationserscheinungen in einen anderen Zusammenhang bringen, als Hales.

Den lebhaftesten Anklang fanden seine Untersuchungen über die Transpiration und Wasserbewegung im Holz. Er maß die von den Wurzeln aufgesogenen, von den Blättern ausgehauchten Wassermengen, verglich diese mit dem in der Erde enthaltenen Vorrath an Feuchtigkeit, suchte die Geschwindigkeit zu berechnen, mit der das Wasser im Stamm aufsteigt, und diese zu vergleichen mit der Geschwindigkeit seines Eintritts in die Wurzeln und seines Austritts aus den Blättern. — Besonders auffallend und lehrreich waren die Experimente, durch welche er die Größe der Saugkraft des Holzes und der Wurzel, so wie die des Wurzeldruckes der blutenden Weinrebe demonstirte. Die von ihm angestellten Messungen und die Zahlen, die er seinen Berechnungen zu Grunde legte, waren keineswegs so genau, wie später vielfach geglaubt wurde; er selbst aber ging auch vielmehr darauf aus, runde, ungefähre Zahlen zu gewinnen, die unter den gegebenen Umständen durchaus genügende Grundlagen zur Aufstellung gewisser Sätze gewährten, die damals neu waren und eine gewisse Einsicht in den Haushalt der Pflanze ermöglichten und gerade in diesem Verfahren verrieth sich der geniale Experi-

mentator; denn an lebenden Körpern lassen sich nicht, wie an Metallen und Gasen Constanten auffuchen, die man allgemeinen Rechnungsformeln einschalten könnte, und bei deren Aufstellung daher die äußerste Genauigkeit geboten ist; vielmehr handelt es sich bei Messungen an Pflanzen immer um individuelle Einzelfälle, aus denen durch richtige Deutung die allgemeinen Gesetze der Vegetation zu gewinnen sind.

Um zu zeigen, daß die in der Pflanze thätigen Saug- und Druckkräfte nicht *sui generis* sind, sondern auch von lebloser Materie geltend gemacht werden, daß hier ein Fall der allgemeinen Anziehung der Materie vorliege, worauf man damals besonders achtete, ließ Hales Wasser auch von feinporigen Körpern aufsaugen, und maß er die Kraft, womit dieß geschieht. Diese Vorgänge aber verglich er mit der Kraft, welche quellende Erbsen auf Widerstände ausüben und so gewann er ein richtigeres Bild der bei der Wasserbewegung in der Pflanze thätigen Kräfte, als die Capillarität von Glasröhren gewährte, die Mariotte und Ray zur Veranschaulichung derselben benutzten.

Indem Hales den Werth von Malpighi's Betrachtungen über die Bedeutung der Blätter unterschätzte, und sich durch die Ausgiebigkeit der Wasserverdunstung verführen ließ, dieser eine zu große physiologische Wichtigkeit beizumessen, sah er in den Blättern wesentlich nur Transpirationsorgane, die wie Saugpumpen den Saft aus den Wurzeln durch den Stamm emporziehen. Dem entsprechend läugnete er auch die Existenz eines in der Rinde absteigenden Saftes und nur insofern ließ er eine rückläufige Bewegung zu, als Nachts in Folge der Abkühlung der aufsteigende Saft des Holzes sinken könne, wie das Quecksilber in einem Thermometer. Das war der schwache Punct bei Hales.

Eine seiner bedeutendsten Leistungen ist auch in neuerer Zeit überall übersehen worden; wohl deshalb, weil sie von seinen Nachfolgern im 18. Jahrhundert gänzlich vernachlässigt wurde; es ist der von ihm zuerst bewiesene Satz, daß zum Aufbau des Pflanzenkörpers, zur Bildung seiner festen Sub-

stanz, die Luft mitwirkt, daß gasförmige Bestandtheile in großer Masse zur Ernährung der Pflanzen beitragen; daß also weder das Wasser, noch die von ihm aus der Erde mitgenommenen Bestandtheile allein das Material zum Aufbau der Pflanze liefern, wie man bis dahin allgemein annahm. Er zeigte zunächst, besser als Niewentyt und Wolff, mit Hilfe der Luftpumpe, daß die Luft nicht nur durch die Blätter, sondern auch durch die Oeffnungen der Rinde in die Pflanzen eintreten und sich in den Hohlräumen des Holzes bewegen kann. Dieß brachte er nun in Verbindung mit der von ihm durch zahlreiche Versuche festgestellten Thatsache, daß aus Pflanzensubstanz durch Gährung und trockene Destillation große Quantitäten von „Luft“ gewonnen werden; diese durch Gährung und Hitze frei werdende Luft mußte seiner Ansicht nach während der Vegetationszeit der Pflanze condensirt, in einen festen Zustand übergeführt worden sein. Wir finden sagt er (im 7. Cap.) durch die chemische Analyse (trockene Destillation) der Vegetabilien, daß ihre Substanz aus Schwefel, flüchtigem Salz, Wasser und Erde zusammengesetzt ist; diese Principien sind sämmtlich mit gegenseitiger Anziehungskraft (ihrer Theile) begabt. In die Zusammensetzung der Pflanze tritt aber auch Luft ein, welche im festen Zustand mächtig anziehend, im elastischen jedoch mit größter Kraft abstoßend wirkt. Durch unendlich verschiedene Combinationen, Actionen und Reactionen dieser Principien nun werden alle Thätigkeiten in thierischen und pflanzlichen Körpern bewirkt. Bei der Ernährung ist die Summe der anziehenden Kräfte größer, als die der abstoßenden, wodurch zunächst schleimige (*viscid ductile*), endlich aber, indem das Wasser verdunstet, harte Theile erzeugt werden. Wenn diese jedoch wieder Wasser einsaugen, und dadurch die abstoßenden Kräfte das Uebergewicht gewinnen, dann wird der Zusammenhalt der vegetabilischen Theile aufgehoben, so daß sie durch diese Fäulniß wieder befähigt werden, neue vegetabilische Producte zu erzeugen; daher kann das Capital von Nahrungstoff in der Natur niemals erschöpft werden; diese nämlich ist dieselbe bei

Thieren und Pflanzen und geeignet, durch eine kleine Veränderung der Textur die Einen oder die Anderen zu ernähren.

Aus seinen Experimenten folge, fährt er fort, daß die Blätter bei der Ernährung der Pflanzen sehr nützlich sind, insofern sie Nahrung aus der Erde heraufziehen, sie scheinen jedoch noch zu anderen edlen und wichtigen Diensten geeignet; sie lassen das überflüssige Wasser abdunsten und halten dessen nahrhafte Theile zurück, indem sie auch ihrerseits Salz, Salpeter u. s. w. auch Thau und Regen auffaugen; und indem er, wie Newton, das Licht für einen Stoff hält, schließt er weiter: mag nicht das Licht ebenfalls, indem es in die Flächen der Blätter und Blüthen eindringt, viel zur Bereidung der Stoffe in der Pflanze beitragen?

Aus diesen Aeußerungen könnte man schließen, daß Hales nur den in der Luft suspendirten Stoffen eine Bedeutung für die Ernährung eingeräumt habe; dem ist jedoch nicht so; denn im 6. Capitel heißt es, er habe durch seine Experimente bewiesen, daß eine Menge wahrer, permanent elastischer Luft durch die Gährung und Dissolution (trockene Destillation) aus pflanzlichen und thierischen Körpern erzeugt wird; der Substanz derselben sei die Luft zu einem großen Theil unmittelbar und fest incorporirt und es folge daraus, daß bei der Bildung dieser Körper eine große Quantität von elastischer Luft beständig verbraucht werden muß.

Hales sieht in der Luft aber nicht bloß eine ernährende Substanz, sondern in ihrer Elasticität, welche der Attraktion der anderen Stoffe entgegenwirkt, auch die Kraftquelle, durch welche die inneren Bewegungen unterhalten werden. Wenn alle materiellen Theile, sagt er, nur mit Attraktionskraft begabt wären, so würde die ganze Natur sofort zu einem unthätigen Klumpen sich zusammenziehen; daher war es absolut nöthig, um diese ungeheure Masse attraktiver Materie in Bewegung zu setzen, und zu beleben, daß mit ihr ein hinreichendes Quantum stark abstoßender, elastischer Materie gemengt sei; und da diese elastischen Partikeln beständig in großer Menge durch die Attraktion der

anderen in einen festen Zustand versetzt werden, so mußten sie mit der Eigenschaft begabt sein, ihren elastischen Zustand wieder anzunehmen, wenn sie von der attraktiven Masse befreit werden. So bestehe ein beständiger Kreislauf von Bildung und Auflösung animalischer und vegetabilischer Körper. Die Luft sei nun sehr wichtig bei der Erzeugung und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen in zweifacher Weise; sie gebe ihren Säften Kraft (by invigorating), so lange sie sich im elastischen Zustand befinde, sie trage aber auch viel zur festen Vereinigung der constituirenden Theile bei, wenn sie fixirt worden ist.

Man sieht, wie gut Hales mit dem geringen Capital physikalischer und chemischer Begriffe seiner Zeit Haus zu halten wußte und es verstand, sich damit auf einen hohen Standpunct zu stellen, der ihn die Vegetationserscheinungen in ihren wichtigsten Beziehungen zur übrigen Natur, in ihrem inneren Verlauf und Zusammenhang verstehen ließ. Seine Nachfolger aber verstanden die principielle Bedeutung dieser Betrachtungen nicht und ließen den so fruchtbaren Gedanken, daß ein sehr großer Theil der Pflanzensubstanz aus der Luft und nicht aus Wasser und Erde stammt, unbenuzt liegen, um sich immer wieder darüber zu verwundern, daß doch nur so wenig von der Erde an die Pflanze abgegeben wird, wie schon van Helmont gezeigt hatte, ohne daß man aber mit diesem eine Verwandlung des Wassers in Pflanzensubstanz offen annahm. — Indem man so das Princip verlor, welches schon lange vor Ingen-Houß die wichtigste Beziehung der Pflanze zur Außenwelt, ihre Ernährung durch Bestandtheile der Atmosphäre, genügend erklären konnte und es verabsäumte diesen Gedanken experimentell weiter zu verfolgen, citirte und wiederholte man immer wieder die einzelnen Versuche und Beobachtungen des Hales, ohne das Band zu beachten, welches bei ihm diese einzelnen Wahrnehmungen verknüpfte.

Mit Hales schließt die Reihe der hervorragenden Naturforscher, welche die Pflanzenphysiologie zuerst begründeten. So fremd uns auch Manches bei ihnen anmuthet, sie waren es doch,



welche zuerst einen tieferen Blick in das innere Getriebe des Pflanzenlebens thaten und uns nicht nur vereinzelte Thatsachen desselben, sondern auch ihre wichtigsten Beziehungen überlieferten. Vergleicht man, was vor Malpighi bekannt war mit dem, was die statical essays des Hales enthalten, so staunt man über den raschen in kaum 60 Jahren gemachten Fortschritt, nachdem von Aristoteles bis auf Malpighi fast nichts geleistet worden war.

## 3.

Unfruchtbare Bemühungen um die Saftbewegung der Pflanzen.

1730—1780.

Hätten diejenigen, die sich nach Hales und vor Jengouss mit der Ernährung und vorwiegend der Saftbewegung der Pflanzen beschäftigten, Malpighi's Ansicht, daß in den Blättern die Nährstoffe zum Wachsthum vorbereitet werden, festgehalten und sie mit Hales Gedanken, daß die Pflanzen einen großen Theil ihrer Substanz aus der Luft entnehmen, in Verbindung gebracht, so hätten sie für die Untersuchung der Saftbewegung ein leitendes Princip gehabt, und durch Experimente an der lebenden Pflanze diesen Ideen selbst einen bestimmteren Ausdruck geben können, auch ohne, daß die Chemie und Physik einstweilen noch neue Anhaltspuncte darboten. Wie bereits erwähnt, geschah dieß jedoch nicht; man hielt sich an das Handgreifliche der Vegetationserscheinungen und glaubte so einen sicheren Boden zu haben, auf dem man jedoch über die gewöhnlichste, gedankenlose Empirie nicht hinauskam, da es der Beobachtung an einem Ziel, dem Urtheil an einem Princip fehlte. Man gerieth, wie immer in solchen Fällen, wo nicht eine wohl-durchdachte Hypothese die Beobachtung leitet, auf Abwege, die gerade in diesem Falle zu großer Unklarheit führten, weil man einen der wichtigsten Factoren zum Verständniß der Saftbewegung nicht hinreichend kannte: die feinere Struktur der Pflanzen, deren Kenntniß seit Malpighi und Grew nicht mehr weiter gefördert

worden war. Da die Meisten phytotomische Untersuchungen selbst gar nicht machten, so verstanden sie auch das von jenen Gesagte nur theilweise, man behalf sich mit verschwommenen und oft ganz unrichtigen Vorstellungen vom inneren Bau des Holzes und der Rinde und glaubte doch, mit solchen eine Einsicht in die Saftbewegung gewinnen zu können. Bei der Lectüre von Malpighi's, Grew's, Mariotte's und Gales', ja selbst bei der von Wolff's Schriften erfreut man sich, trotz zahlreicher Fehler im Einzelnen doch an dem logischen Zusammenhang und dem Scharfsinn, womit sie das Wichtige vom Unbedeutenden zu sondern wußten, wogegen uns die hier zu nennenden Beobachter höchstens durch vereinzelte Angaben entschädigen und wir keineswegs die Genugthuung empfinden, in ihnen mit Männern von hervorragendem Verstand zu verkehren.

Die ganz unbedeutenden Schriften von Friedrich Walther (1740), Anton Wilhelm Plaz (1751) und von Rudolph Böhmer (1753) können wir hier als bloße unfruchtbare Stielübungen völlig übergehen. Einige Aufmerksamkeit aber können wir denen von De la Baisse und Reichel schenken, da diese wenigstens bemüht waren, etwas Neues zu Tage zu fördern. Aber freilich war gerade die von ihnen benutzte Methode, farbige Flüssigkeiten von lebenden Pflanzen aufsaugen zu lassen, geeignet, damals und noch lange nachher grobe Irrthümer herbeizuführen. Nachdem schon Magnol 1709 derartige Versuche erwähnt hatte, war es zuerst der Jesuitenpater Sarrabat, genannt De la Baisse, der sich in seiner von der Akademie zu Bordeaux preisgekrönten Dissertation: *Sur la circulation de la sève des plantes* 1733 mit derartigen Experimenten befaßte.<sup>1)</sup> Er setzte die Wurzeln verschiedener Pflanzen in den rothen Saft der *Phytolacca*-Früchte und fand zwei bis drei Tage später die gesammte Wurzelrinde, ganz besonders aber die Endigungen der Wurzel-

<sup>1)</sup> Der Inhalt dieser Schrift ist mir jedoch nur aus Sprengel's Geschichte der Bot. I 229 und aus Reichel's und Bonnet's weiter unten genannten Schriften bekannt.

fasern innerlich roth gefärbt. Damals war der Schluß ganz selbstverständlich, daß gerade diese Theile es seien, welche die Nährstoffe ebenso wie hier den rothen Farbstoff besonders kräftig auffaugen, und in der That erhielt sich diese Meinung selbst bis auf unsere Tage und auf derartige Ergebnisse hin stellte später sogar Pyrame de Candolle seine noch jetzt in Frankreich geltende Theorie von den Wurzelschwämmchen (*spongioles*) auf. Erst in neuester Zeit ist es nämlich bekannt geworden, daß Wurzelrinde und vor Allem die jüngsten Wurzelendigungen erst dann sich in solchem Falle färben, wenn sie vorher durch den Farbstoff vergiftet und getödtet worden sind; derartige Färbungen also, wie sie seit De la Baisse hundertfältig wiederholt worden sind, beweisen durchaus Nichts in Bezug auf die Thätigkeit der lebenden Wurzel und so war gleich von vornherein durch diese Methode des Experimentirens eine Quelle sehr schädlichen Irrthums in die Pflanzenphysiologie eingeführt und wir werden gleich sehen, daß noch andere Irrthümer aus derselben entsprangen. Weniger verwirrend war indessen ein anderes Resultat welches De la Baisse erhielt; als er nämlich die Schnittflächen abgeschnittener Zweige von Holzpflanzen in die farbige Flüssigkeit stellte, färbte sich der Holzkörper derselben nicht bloß, sondern auch die von ihm ausgehenden Holzbündel der Blätter und Blüthentheile roth, während das saftige Gewebe der Rinde und Blätter farblos blieb. Man konnte also folgern, daß der rothe Saft bloß im Holz fortgeleitet werde und durch eine gewagte Analogie schließen, daß auch die in Wasser gelösten Nahrungstoffe der Pflanzen sich ähnlich verhalten; auch diese Ansicht ist freilich gegenwärtig nicht mehr stichhaltig und daß der von den Wurzeln zu den Blättern emporsteigende Nahrungsfaft zumal das Wasser nur im Holzkörper und nicht in der Rinde emporsteigt, war aber bereits durch Hales' und andere Versuche hinlänglich bewiesen. Zu neuen Irrthümern führte die kritiklose Behandlung derartiger Experimente später bei Christian Reichel<sup>1)</sup>,

<sup>1)</sup> Georg Christian Reichel geb. 1727 gest. 1771 war Professor in Leipzig.

dessen hier zu erwähnende Dissertation: *De vasis plantarum spiralibus* 1758 sich übrigens durch sorgfältige Literaturangaben und eigene phytotomische Untersuchungen vor ähnlichen Producten jener Zeit vortheilhaft auszeichnet. Die von Malpighi, Nieuwentyd, Wolff, Thümmig, Hales beigebrachten Beweise für den Luftgehalt der Holzgefäße fand Reichel ungenügend. In abgeschnittenen, mit der Schnittfläche in das rothe Dekokt des Fernambukholzes eingestellten Zweigen holziger und krautiger Pflanzen fand er ganz richtig, daß die rothe Färbung sich in allen Gefäßbündeln, auch in denen der Blüthen und Früchte verbreitete. Bei der mikroskopischen Beobachtung aber fand er die rothe Flüssigkeit zum Theil auch in den Hohlräumen der Gefäße, woraus er voreilig folgerte, daß dieselben auch im natürlichen Zustand nicht Luft, sondern Saft führen. Seine Beschreibung und Abbildung zeigt jedoch, daß nur einige Gefäße und diese nur zum Theil mit der rothen Flüssigkeit sich gefüllt hatten. Reichel ließ dabei ebenso wie seine zahlreichen Nachbeter die Frage außer Acht, ob denn die Gefäße vor dem Versuch mit Luft oder Flüssigkeit gefüllt waren, ob denn dasselbe Resultat auch dann eintreten würde, wenn Pflanzen mit ganz unverletzten, lebendigen Wurzeln die farbige Flüssigkeit aufnehmen, wenn also keine durchschnittenen Gefäße mit der letzteren in Berührung kommen. Nichts hinderte schon damals, die einfache Ueberlegung zu machen, daß die Gefäße eines durchschnittenen, in Flüssigkeit gestellten Zweiges, gerade dann wie enge Glasröhrchen capillar wirken müssen, wenn sie im natürlichen Zustand mit Luft erfüllt sind, und daß bei dem Versuch die Transpiration der Blätter das Aufsteigen des rothen Saftes in den Hohlräumen der Gefäße begünstigen müsse, wie schon aus anderen und besseren Versuchen von Hales zu schließen war. Allein diese einfache Ueberlegung wurde nicht gemacht, vielmehr das Versuchsergebniß ganz gedankenlos hingenommen, und dem wohlbegründeten Urtheil Malpighi's und Grew's, daß die Gefäße Luft führen, die ganz unbegründete Behauptung entgegengestellt, daß sie im natürlichen Zustand saftleitende Organe seien; so war auf Grund

schlecht interpretirter Versuche eine der wichtigsten Entdeckungen in Frage gestellt und noch hundert Jahre später hat es nicht an Personen gefehlt, welche auf dieselben Versuche, wie Reichel, gestützt, den Gefäßen des Holzes die Führung des aufsteigenden Saftes zumutheten, eine Ansicht, durch welche jedes wirkliche Verständniß der Saftströmung im Holzkörper bei transpirirenden Pflanzen von vornherein unmöglich gemacht wird. Aber auch das andere große Ergebnis Malpighi's, daß nämlich die Blätter die nahrungszubereitenden Organe sind, war schon vor Reichel durch Bonnet geleugnet und durch die ganz falsche Ansicht ersetzt worden, daß sie wesentlich zur Aufsaugung von Thau und Regenwasser dienen. Bonnet<sup>1)</sup>, der sich vorher um die Biologie der Insekten verdient gemacht, namentlich die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Blattläuse entdeckt und sich dabei die Augen verdorben hatte, hielt es nun für einen passenden Zeitvertreib sich mit allerlei Experimenten an Pflanzen zu beschäftigen. Unter vielem ganz Unbedeutenden kam dabei auch allerdings Manches zu Tage, was später von urtheilsfähigeren Personen benutzt werden konnte, denn auch das wenige Brauchbare, was Bonnet über die mit dem Wachsthum verbundenen Krümmungen der Pflanzen beobachtete, zeigte von einem auffallenden Mangel an Urtheil. Dasselbe tritt aber auch nicht minder bei denjenigen Beobachtungen hervor, welche Bonnet über die Ernährungsthätigkeit der Blätter anstellte. Es war ein Zeichen der Zeit, daß eine so ganz gedankenlose Zusammenhäufung unverdauter Thatsachen, wie sie 1754 in Bonnet's *récherches sur l'usage des feuilles dans les plantes etc.* enthalten ist, damals all-

<sup>1)</sup> Charles Bonnet, geb. 1720 zu Genf, stammte aus einer reichen Familie und widmete sich anfangs der Jurisprudenz, beschäftigte sich aber schon in seiner Jugend mit naturwissenschaftlichen Beobachtungen, namentlich zoologischer Natur. Später wurde er Mitglied des großen Rathes seiner Vaterstadt und in seinen späteren Jahren schrieb er verschiedene Werke philosophisch-naturwissenschaftlichen, psychologischen und zum Theil theologischen Inhalts. Er starb 1793 auf seiner Besitzung Genthod bei Genf (*Biographie universelle und Carus, Gesch. d. Zool. p. 526*).

gemein für eine bedeutende Leistung gehalten werden konnte. Bonnet erzählt, daß ihn Calandrini darauf aufmerksam gemacht habe, daß wohl die Struktur der Unterseite der Blätter den Zweck haben könne „den aus der Erde aufsteigenden Thau“ aufzufangen und in die Pflanze einzuführen. Von dieser sinnreichen Vermuthung, wie es Bonnet nennt, ausgehend, machte er nun allerlei wirklich sinnlose Experimente mit abgeschnittenen Blättern, welche die Frage überhaupt gar nicht entscheiden konnten. Die abgeschnittenen Blätter wurden bald mit der Ober- bald mit der Unterseite auf Wasser gelegt, mit Del oder anderen schädlichen Dingen bestrichen und die Zeit ihres Verderbens beobachtet. Es ist unmöglich, sich schlechter ausgedachte Vegetationsversuche vorzustellen; denn wenn Bonnet Calandrini's „sinnreiche“ Vermuthung prüfen wollte, so mußte er vor Allem die Blätter an der lebenden Pflanze belassen und den Effect beobachten, den die etwaige Auffaugung von Thau auf die Vegetation hervorbringt. Zudem ist zu beachten, daß er unter dem aufsteigenden Thau offenbar Wasserdampf verstand, denn der wirkliche Thau schlägt sich auf der Oberseite der Blätter vorwiegend nieder; was konnte also für seine Frage herauskommen, wenn er abgeschnittene Blätter auf Wasser legte? Sie bewiesen nicht einmal im Entferntesten, daß die Blätter überhaupt den Thau aufsaugen; trotzdem aber zog Bonnet den Schluß, daß die wichtigste Verrichtung der Blätter eben in der Auffaugung des Thaus bestehe, und um dieses Resultat mit den Untersuchungen von Hales über die Transpiration in Einklang zu bringen, stellte er nun die Theorie auf: <sup>1)</sup> „Der Nahrungsstoff, welcher am Tage aus den Wurzeln in den Stamm steigt, wird von den Holzfaseru mit Hilfe der Luftröhren vornehmlich in die untere Seite der Blätter geführt, wo die Oeffnungen zu seinem Austritt (Verdunstung) in größerer Menge vorhanden sind. Bei Hereinbrechen der Nacht, wenn die Wärme nicht mehr auf die Blätter und die in den Luftröhren enthaltene Luft wirkt, kehrt

<sup>1)</sup> In der deutschen Uebersetzung von Arnold 1762 p. 35.

der Saft wieder nach den Wurzeln zurück; alsdann fängt die Unterseite der Blätter ihre andere Berrichtung an, der langsam von der Erde aufsteigende Thau stößt auf diese Seite, er verdichtet sich hier und wird von den Härchen und sonstigen Berrichtungen aufgehalten (dies geschieht aber auf der Oberseite in viel höherem Grade). Die hier vorhandenen Röhrchen saugen ihn sogleich ein (was handgreiflich falsch ist, da der Thau bis Sonnenaufgang sich vermehrt) und führen ihn in die Zweige, von wo er in den Stamm übergeht.“ Bonnet legte so großen Werth auf diese wunderliche Theorie, daß er sogar die heliotropischen und geotropischen Krümmungen der Blätter und Stengel die er nicht aus einander zu halten wußte, und die Stellung der Blätter am Stamm nur mit Rücksicht auf seine oder besser Calandrini's Theorie teleologisch glaubte erklären zu können. — Es war um so nöthiger hier auf das ganz Sinnlose in Bonnet's Ansicht von der Bedeutung der Blätter hinzuweisen, weil sie insofern von historischer Bedeutung ist, als sie Jahrzehnte lang trotz der besseren älteren Leistungen geglaubt wurde und wir daraus ersehen, wie sehr die Urtheilskraft in solchen Dingen seit Malpighi abgenommen hatte. Das Lob aber, welches Bonnet von seinen Zeitgenossen gespendet wurde, hat offenbar verursacht, daß auch viel spätere Pflanzenphysiologen, die es besser wissen konnten, ihn für eine Autorität auf dem Gebiet der Ernährungslehre gehalten haben. Wo möglich noch unbedeutender als seine Versuche mit abgeschnittenen Blättern, waren seine „Versuche über das Wachsthum der Pflanzen in einer anderen Materie als der Erde.“ Auch hier war nicht einmal der Gedanke originell, denn erst auf die Nachricht hin, daß man in Berlin Landpflanzen statt in Erde, in zusammengehäuften Moos habe wachsen lassen, machte er selbst zahlreiche derartige Versuche und fand, daß manche Pflanzen auf diese Weise recht kräftig wachsen, blühen und Samen tragen. Für die Ernährungslehre war aber damit durchaus Nichts gewonnen, es war eine kindliche Spielerei ohne tieferen Sinn. Die wenigen Seiten, welche Malpighi über die Ernährung der Pflanzen

schrieb, waren viel mehr werth, als Bonnet's ganzes Buch über den Nutzen der Blätter; jener hatte aus einfachen Ueberlegungen und Analogieschlüssen den wahren Nutzen der Blätter wirklich erkannt, Bonnet aus zahlreichen sinnlosen Experimenten ihnen eine ganz andere Function als die richtige zugeschrieben.

Nicht viel günstiger lautet unser Urtheil über die Ernährungslehre eines um die Pflanzenphysiologie sonst viel verdienten Mannes, auf dessen wirkliche Verdienste wir im letzten Capitel noch zurückkommen werden. Zwar war auch Du Hamel<sup>1)</sup>, um den es sich hier handelt, kein Naturforscher, der sich mit einem Malpighi, Mariotte oder Hales hätte vergleichen können; jenen Denkern gegenüber war er wesentlich nur Compiler und zwar ein ziemlich kritikloser. Vor Bonnet aber hatte Du Hamel voraus, daß er kein Dilettant war, sondern ein ernster Fachmann, der sich mit der Pflanzenwelt viel beschäftigt hatte und die Ergebnisse seiner physiologischen Studien praktisch zu verwerthen suchte. Seine langjährige Beschäftigung mit der Pflanzenwelt hatte in ihm einen gewissen Instinkt für das Richtige bei der Behandlung der Pflanzen ausgebildet und seine Art, zu beobachten und Experimente anzustellen, giebt Zeugniß davon; viele seiner Experimente und Beobachtungen sind noch jetzt lehrreich; was ihm jedoch fehlte, das war die Combinationsgabe, welche gerade bei pflanzenphysiologischen Untersuchungen aus Beobachtungen und Experimenten erst einen Sinn zu Tage fördern muß, und die Fähigkeit, das principiell Wichtige von Neben- dingen zu unterscheiden. Dieser Meinung war auch sein Biograph Du Petit-Thouars.

Die hier genannten Vorzüge und Fehler vereinigen sich

<sup>1)</sup> Henry Louis Du Hamel du Monceau geb. 1700 zu Paris, starb 1781. Er war Grundbesitzer im Gatinais und verwerthete seine physikalischen, chemischen, zoologischen und botanischen Studien vorwiegend in einer langen Reihe von Werken, welche der Land- und Forstwirtschaft, dem Seewesen und der Fischerei gewidmet sind. Seit 1728 war er Mitglied der Akademie, nachdem er dieser eine Abhandlung über eine damals herrschende, von einem Pilz bewirkte Krankheit der Safranpflanzungen vorgelegt hatte (Biogr. univers.).



namentlich auch in Du Hamel's berühmtestem Werk: *Physique des arbres*, welches in zwei Bänden 1758 erschien und ein Lehrbuch der gesammten Anatomie und Physiologie der Pflanzen mit zahlreichen Kupfertafeln darstellt. Was er hier über die Ernährung und Saftbewegung der Pflanzen sagt, ist eine weitläufige Compilation, in welcher vorwiegend Malpighi, Mariotte und Gales benutzt werden, ohne daß es dem Verfasser gelingt, grade das theoretisch Wichtige und die umfassenden Gesichtspuncte derselben sich anzueignen. Er versieht in seine Darstellung auch die Resultate seiner eigenen Experimente, die an sich oft lehrreich, doch niemals zur Feststellung einer bestimmten Ansicht über den Zusammenhang der Ernährungsvorgänge benutzt werden. Nur wo es sich um ganz offen daliegende, handgreifliche Dinge handelt, trifft er das Richtige; so setzt er die Holzgefäße wieder in ihr altes Recht ein, folgert er aus Versuchen, wie bereits im 17. Jahrhundert geschehen war, daß in der Rinde ein wachsthumsfähiger Saft sich abwärts bewegt; so auch erkennt er, daß wenn Zwiebeln, Knollen, Wurzeln mit oder ohne Beihilfe aufgenommenen Wassers, Sprosse, selbst Blüthen austreiben, dieß auf Kosten vorhandener Reservestoffe geschieht, eine Wahrnehmung, die er jedoch nicht weiter verwerthet. Das Beste aber verdarb er gründlich: die Blätter waren ihm nur Pumpwerke, welche den Saft aus den Wurzeln emporsaugen; die bessere Ansicht Malpighi's citirt er wie ein Curiosum, auf welches er im Verlauf seiner Untersuchung nicht weiter zurückkommt; dafür aber wird Bonnet's verunglückte Theorie acceptirt, obgleich er selbst zahlreiche Thatsachen anführt, welche für Malpighi's Deutung der Blätter sprechen. Fast noch schlimmer sieht es mit seiner Behandlung der chemischen Ernährungsfragen aus; obgleich er hier die Darlegungen Mariotte's über die Nothwendigkeit einer chemischen Veränderung der Nährstoffe in der Pflanze wiederholt, und selbst Belege dafür beibringt, kann er sich doch von dem Aristotelischen Satz nicht freimachen, daß die Erde wie ein thierischer Magen die Nahrungstoffe der Pflanzen vorbereitet und daß die Wurzeln diese präparirte Substanz wie Chylusge-

fäße auffaugen (phys. des arb. II. p. 189, 230). Obgleich er ferner aus seinen eigenen Vegetationsversuchen, Landpflanzen ohne Erde und durch gewöhnliches Wasser zu ernähren, den Schluß zieht, daß dieses den Pflanzen nur sehr wenig aufgelöste Theile darbiete, weiß er doch aus Gales' Angaben über die Mitwirkung der Luft bei dem Aufbau der Pflanze, keinen Vortheil zu ziehen und schließt (l. c. p. 204), er habe eben nur beweisen wollen, daß das reinste und einfachste Wasser den Pflanzen ihre Nahrung darbieten könne, was seine Versuche nicht beweisen. — So ist fast Alles was Du Hamel über die Ernährung sagt, ein Gemenge richtiger Wahrnehmungen im Einzelnen mit ganz verkehrten Schlüssen und Reflexionen, die sich immer an das Einzelne anklammern, ohne dem Zusammenhang im Ganzen Rechnung zu tragen. In noch viel höherem Grade treten diese Fehler in dem späteren, fast noch umfangreicheren Werk Mustel's: *Traité théorique et pratique de la végétation* 1781 hervor. Je weiter man sich in der Zeit von den Begründern der Pflanzenphysiologie entfernte, desto umfangreicher wurden die Bücher, desto dünner aber auch der Faden, der die einzelnen Erfahrungen zusammenhielt, bis er endlich ganz zerriß. Es war höchste Zeit, daß der Ernährungslehre wieder neues Licht zugeführt wurde, an der sie, wie eine vergeilte und verwässerte Pflanze, nun wieder erstarren konnte. Dieß geschah durch die Entdeckungen des Ingen-Houß und durch den gewaltigen Aufschwung, den die Chemie seit den siebziger Jahren durch Lavoisier nahm.

## 4.

Begründung der neueren Ernährungslehre durch Ingen-Houß und Th. de Saussure.

1779 — 1804.

Die beiden Cardinalfactoren der Ernährungslehre der Pflanzen, daß die Blätter die nahrungsbereitenden Organe sind und daß ein großer Theil der Pflanzensubstanz aus der Atmo-

sphäre stammt, waren, wie wir sahen, von Malpighi und Gales zwar constatirt und theoretisch verwerthet worden, es fehlte aber an einem augenfälligen Nachweis dafür, daß die grünen Blätter einen Bestandtheil der Atmosphäre aufnehmen und ihn zu ihrer Ernährung verwerthen. Der Mangel eines solchen directen Nachweises war es offenbar, der die Nachfolger jener ersten Physiologen veranlaßte, die Wichtigkeit dieser deductiv gefundenen Sätze zu übersehen und nun principlos im Dunkeln herum zu tappen.

Die Entdeckungen Priestley's, Ingen-Houß' und Senebier's, die quantitativen Bestimmungen Saussure's lieferten nun in den Jahren von 1774 bis 1804 den Beweis, daß die grünen Pflanzentheile, also namentlich die Blätter, einen Bestandtheil der Luft aufnehmen und zersetzen, dabei gleichzeitig die Bestandtheile des Wassers assimiliren und dem entsprechend an Gewicht zunehmen, daß dieß jedoch nur dann ausgiebig und in normaler Weise geschieht, wenn von den Wurzeln her gleichzeitig kleine Quantitäten mineralischer Stoffe in die Pflanze eingeführt werden. Die Entdeckungen und Thatsachen, aus denen diese Lehre hervorging, waren dieselben, welche den Sturz der Phlogistontheorie herbeiführten und aus welchen Lavoisier die Principien der neueren Chemie ableitete und erst durch Lavoisier's Lehren wurde auch die neue Ernährungstheorie der Pflanzen möglich; es ist daher nöthig, wenigstens einen flüchtigen Blick auf die in den siebziger und achtziger Jahren sich vollziehende Umwälzung in der Chemie zu werfen. Diese knüpfte bekanntlich <sup>1)</sup> zunächst an die Entdeckung des Sauerstoffgases an, welches Priestley 1774 dargestellt hatte. Während dieser selbst hartnäckiger Anhänger des Phlogistons war und blieb, wurde seine Entdeckung für Lavoisier die Grundlage einer ganz neuen Anschauungsweise der chemischen Prozesse. Schon 1776 erkannte er die Zusammensetzung der „fixen Luft“ aus

<sup>1)</sup> Vergl. Kopp Gesch. der Chemie 1843 I p. 306 ff. und Kopp Entwicklung der Chemie in der neueren Zeit 1873 p. 138 ff.

Kohlenstoff und „Lebensluft“, er gewann dieselbe durch Verbrennung von Kohle und Diamant. Ebenso wurden Phosphorsäure, Schwefelsäure und nach einer vorläufigen Entdeckung von Cavendish auch die Salpetersäure als Verbindungen der Lebensluft mit Phosphor, Schwefel und Stickstoff erkannt; 1777 zeigte Lavoisier, daß bei der Verbrennung organischer Substanzen fixe Luft und Wasser erzeugt wird und nachdem er 1781 die quantitative Zusammensetzung der fixen Luft annähernd festgestellt hatte, nannte er dieselbe Kohlensäure, die bisherige Lebensluft Sauerstoff. Nach einer abermaligen vorläufigen Entdeckung von Cavendish (1783), daß nämlich durch Verbrennung von Wasserstoffgas Wasser entstehe, war es wieder Lavoisier, der nun bewies, daß das Wasser eine Verbindung von Wasserstoff und Sauerstoff sei. — Diese Entdeckungen beseitigten nicht nur Schritt für Schritt die Phlogistontheorie und lieferten nicht nur die Principien der neuen Chemie, sondern sie betrafen auch gerade diejenigen Stoffe, welche bei der Pflanzenernährung die wichtigste Rolle spielen; jede dieser chemischen Entdeckungen ließ sich daher sofort auch physiologisch verwerthen. Schon 1779 fand Priestley, daß grüne Pflanzentheile gelegentlich Lebensluft aushauchen und in demselben Jahr beschrieb Ingen-Houß ausführlichere Untersuchungen, aus denen hervorging, daß dieß nur unter dem Einfluß des Lichtes an grünen Pflanzentheilen geschieht, während im Dunklen vielmehr fixe Luft von diesen ausgehaucht wird, was die nicht grünen sowohl im Licht wie im Finstern thun. Eine richtige Deutung dieser Vorgänge war jedoch 1779 noch nicht möglich; denn erst 1785 war Lavoisier selbst soweit vorgebrungen, sich von der Phlogistontheorie ganz frei zu machen und sein antiphlogistisches System im Zusammenhang zu entwickeln. Noch ist hier nachzutragen, was für die Pflanzenphysiologie später ebenfalls wichtig wurde, daß Lavoisier 1777 die Athmung der Thiere als einen Drydationsprozeß erkannte, der wie jede Verbrennung Wärme, die thierische Eigenwärme erzeugt. Doch dauerte es noch sehr lange, bis dieses Causalverhältniß auch für die Pflanzen erkannt wurde.

Mit der Constatirung der Thatsache, daß Pflanzentheile unter Umständen Sauerstoffgas ab scheiden, war für die Ernährungstheorie der Pflanzen noch wenig oder nichts gewonnen <sup>1)</sup>; mehr aber leistete Priestley für uns nicht. Ingen-Houß dagegen erkannte die Bedingungen der Sauerstoffabscheidung und außerdem, daß alle Pflanzentheile beständig Kohlensäure erzeugen; dieß aber sind die Grundlagen der Ernährung und Athmung der Pflanzen; wir werden also Ingen-Houß als den Begründer der Ernährungs- und Athmungslehre der Pflanzen zu betrachten haben. Da es hierbei um eine Entdeckung von außerordentlicher Tragweite sich handelt, scheint es geboten, etwas näher auf die Einzelheiten einzugehen.

1779 erschien ein Werk Priestley's, welches im folgenden Jahr auch deutsch unter dem Titel: Versuche und Beobachtungen über verschiedene Theile der Naturlehre herauskam und in welchem (p. 257) auch Priestley's Versuche mit Pflanzen beschrieben sind. Die Art, wie er dieselben angestellt hatte, war aber auffallend unzuweckmäßig; auch gab er sie, ohne ein bestimmtes Resultat von physiologischer Bedeutung erzielt zu haben, auf, obgleich er den Gedanken, um den es sich hier handelte klar genug aussprach, indem er sagte: Wenn die von der Pflanze ausgehauchte Luft von besserer Beschaffenheit (sauerstoffreicher) ist, als die atmosphärische, so folge daraus, daß das Phlogiston der Luft in der Pflanze zurückbehalten und zur Ernährung benutzt werde, wodurch der entweichende Theil, feines Phlogistons entledigt, einen hohen Grad von Reinheit gewinnen müsse. Nachdem er seine Versuche mit Pflanzen 1778 aufgegeben hatte, fiel ihm auf, daß in den dabei benutzten Wassergefäßen eine grüne Materie sich abgesetzt hatte, welche eine sehr „reine“ Luft ab-

<sup>1)</sup> Noch weniger mit der von Bonnet gemachten Beobachtung, daß Blätter in lufthaltigem Wasser von der Sonne beschienen, Gasblasen an ihrer Oberfläche zeigen; Bonnet negirte ausdrücklich eine active Betheiligung der Blätter an diesem Vorgang, da abgestorbene Blätter in lufthaltigem Wasser ganz dieselbe Erscheinung zeigen.

schied; zahlreiche weitere Beobachtungen lehrten ihn, daß dies nur unter dem Einfluß des Sonnenlichts geschieht; von der vegetabilischen Natur dieser Substanz, welche später als Priestley'sche Materie bezeichnet und aus Algen bestehend erkannt wurde, hatte Priestley selbst indessen keine Ahnung.

In demselben Jahr (1779) erschien auch die erste ausführlichere Arbeit von Ingen-Houß <sup>1)</sup> über denselben Gegenstand *Experiments upon vegetables, discovering their great power of purifying the common air in the sunshine and of injuring it in the shade and at night*, die sogleich in's Deutsche, Holländische und Französische übersetzt wurde. Schon der Titel zeigt, daß der Verfasser mehr und richtiger beobachtet hatte, als Priestley. Der innere Zusammenhang der Thatsachen aber wurde ihm erst später verständlich, nachdem Lavoisier seine neue antiphlogistische Theorie entwickelt hatte. In seiner 1796 erschienenen, 1798 auch deutsch (von Fischer) herausgegebenen, von A. v. Humboldt eingeleiteten Schrift: „Ueber die Ernährung der Pflanzen und Fruchtbarkeit des Bodens“ sagt Ingen-Houß selbst, als er 1779 seine Entdeckungen gemacht habe, sei das neue System der Chemie noch nicht öffentlich vorgetragen, und unbekannt mit dessen Vorzügen, sei er nicht im Stande gewesen, aus den Thatsachen die wahre Theorie abzuleiten; seitdem man jedoch die Analyse des Wassers und der Luft kenne, sei es weit leichter geworden, die Vegetationsercheinungen zu erklären. Um aber seine Priorität festzustellen, hebt er (p. 56) hervor, er sei glücklich genug gewesen, die wahre Ursache zu entdecken, warum Pflanzen die umgebende Luft zu einer Zeit schlechter machen, eine Ursache, welche von Priestley und Scheele auch nicht einmal geahnt wurde. Er habe im Sommer 1779 entdeckt, daß alle Vegetabilien unaufhörlich kohlenfaures Gas ausgeben, daß aber die grünen Blätter und Schöß-

<sup>1)</sup> Jan Ingen-Houß war Arzt in Breda, dann in London, Kais. österr. Leibarzt; geb. zu Breda in Holland 1730, gest. zu Boward bei London 1799.

linge allein im Sonnenlicht oder hellen Tageslicht Sauerstoff aushauchen. — Ingen-Houß hatte also nicht nur die Kohlenstoffassimilation und die eigentliche Athmung der Pflanzen entdeckt, sondern er wußte auch beide Erscheinungen nach ihren Bedingungen und in ihrer Bedeutung auseinander zu halten. Dem entsprechend war ihm auch der große Unterschied zwischen der Ernährung keimender und älterer grüner Pflanzen, die Unabhängigkeit jener, die Abhängigkeit dieser vom Licht vollkommen klar und daß er die atmosphärische Kohlenensäure als die hauptsächlichste, wenn auch nicht alleinige Quelle des Kohlenstoffs der Pflanzen betrachtete, zeigt seine Widerlegung einer unverständigen Behauptung von Laffenfray, wonach der Kohlenstoff durch die Wurzeln aus dem Boden aufgenommen werde, der er die Bemerkung entgegenstellte: es sei schwer begreiflich, wie ein großer Baum unter diesen Umständen seine Nahrung Jahrhunderte lang an demselben Ort finden könne. Es lag damals eine gewisse Kühnheit, ein großes Vertrauen auf die einmal gewonnene Ueberszeugung in diesen Aeußerungen von Ingen-Houß, da der Kohlen säuregehalt der Luft noch wenig beobachtet und quantitativ noch nicht sicher gestellt war, die relativ kleinen Quantitäten der atmosphärischen Kohlenensäure aber manchen Anderen gewiß davon abgeschreckt hätten, in ihnen das Reservoir der ungeheuren Kohlenstoffmengen zu sehen, welche die Pflanzen in sich anhäufen.

Noch bevor Ingen-Houß in der zuletzt genannten Schrift die Resultate seiner 1779 gemachten Beobachtungen den neuen chemischen Ansichten gemäß deutete, und so die wesentlichen Grundlagen der Ernährungslehre schuf, machte Jean Senebier in Genf <sup>1)</sup> ausgebehnte Untersuchungen über den Einfluß des

<sup>1)</sup> Jean Senebier geb. zu Genf 1742, der Sohn eines Kaufmanns, studirte Theologie und war seit 1765 evang. Pastor. Von einer Reise nach Paris zurückgekehrt, schrieb er „moralische Erzählungen“ und auf seines Freundes Bonnet Rath bewarb er sich um die Harlemer Preisfrage: worin die Kunst zu beobachten bestehe? er erhielt das Accessit. Nachdem er seit 1769 Pastor in Chancy gewesen, wurde er Bibliothekar von Genf

Lichts auf die Vegetation (1782—1788), deren Resultate er in seiner umfangreichen fünfbandigen *physiologie végétale* im Jahr 1800 mit ermüdender Weitschweifigkeit zu einer Ernährungstheorie ausarbeitete. Manches immerhin Werthvolle versteckt sich hier in einem Schwall von unbedeutenden Einzelheiten und langwierigen rhetorischen Stielübungen, die meist den Nagel nicht auf den Kopf treffen. Es ist jedoch nicht zu verkennen, daß Senebier mit gründlicheren chemischen Kenntnissen als Ingen-Houß ausgerüstet, Alles zusammentrug, was damals die chemische Literatur an zerstreuten Thatfachen darbot, um ein vollständigeres Bild der Ernährungsvorgänge zu gewinnen; namentlich war es für jene Zeit von Werth, das Princip zu betonen, daß die Ernährungsvorgänge innerhalb der Pflanze nach den allgemeinen Gesetzen der Chemie beurtheilt werden müssen; die organisirten Wesen, sagte Senebier, sind der Schauplatz, wo die Affinitäten der Bestandtheile der Erde, des Wassers, der Luft auf einander einwirken; die Zersetzung aber werden gewöhnlich durch den Einfluß des Lichts eingeleitet, welches den Sauerstoff der Kohlensäure aus den grünen Theilen der Pflanzen entbindet. Unter den von ihm hervorgehobenen Grundsätzen finden wir auch schon (l. c. II. p. 304) den betont, daß die einfachen Bestandtheile in allen Pflanzen dieselben sind, und daß die Unterschiede nur quantitativer Natur seien. Von diesen Gesichtspuncten ausgehend führt er nun der Reihe nach die einfachen und zusammengesetzten Bestandtheile der Pflanzen vor, unter denen, den Anschauungen jener Zeit entsprechend, auch das Licht und die Wärme als körperliche Wesen figuriren. Die alte

---

1773, wo er nun neben umfangreichen bibliographischen Arbeiten Spalanzani's wichtigere Werke übersezte, chemische Vorträge von Ligny hörte und seine Untersuchungen über die Wirkungen des Lichts ausführte. Für die *Encyclopaédie méthodique* schrieb er die *Pflanzenphysiologie* (1791); die Revolution in Genf veranlaßte ihn, in das Waadland sich zurückzuziehen, wo er seine fünfbandige *Physiologie végétale* ausarbeitete; 1799 nach Genf zurückgekehrt, betheiligte er sich an einer neuen Bibelübersetzung; er starb daselbst 1809 (Biogr. univers.).



Frage nach der Bedeutung der Salze in der Pflanze behandelt er sehr ausführlich und für uns ist lehrreich zu sehen, wie er darüber Anskunft zu geben sucht, ob salpetersaure, schwefelsaure Salze und Ammoniak, die man im Saft der Pflanzen finde, von außen in diese eingeführt seien, oder ob sie erst in dieser selbst aus ihren Bestandtheilen entstehen; schließlich hält er jedoch ersteres für wahrscheinlich. Daß der Kohlenstoff der Pflanzen, wenigstens zum allergrößten Theil aus der Atmosphäre abstammt, konnte nach J n g e n - H o u ß kaum noch zweifelhaft sein; S e n e b i e r widmete aber gerade dieser Frage besondere Aufmerksamkeit und ließ es sich angelegen sein, alle hier mitwirkenden Factoren in Rechnung zu ziehen, namentlich suchte er von Neuem zu beweisen, daß der von der Pflanze am Licht entbundene Sauerstoff von eingefogener Kohlensäure herrührt, daß nur die grünen und keine anderen Organe im Stande sind, diese Zersetzung zu bewirken, und daß sich in der Natur hinreichende Quantitäten von Kohlensäure vorfinden, um die Ernährung der Pflanzen zu unterhalten. Obwohl er sich jedoch überzeugte, daß grüne Blätter die sie umgebende gasförmige Kohlensäure zersetzen, nahm er an, daß diese letztere vorwiegend durch die Wurzeln mit dem aufsteigenden Saft den Blättern zugeführt werde, eine Ansicht, die bei späteren Schriftstellern vielfach zu weiteren Irrthümern Anlaß gegeben hat.

Es war nicht nur die ermüdende Weitschweifigkeit, welche Senebier's Werk zu keiner rechten Anerkennung und Wirkung kommen ließ, vielmehr trat dem das Erscheinen eines Werkes entgegen, welches durch seine glänzenden Vorzüge, durch die enorme Wichtigkeit seines Inhalts, die knappe Sprache und Durchsichtigkeit des Gedankengangs Senebier's verwässerte Stilübungen tief in den Schatten stellte. Dieses Werk war **Théodore de Saussure's** recherches chimiques sur la végétation 1804. Das Neue an diesem Werk<sup>1)</sup> waren nicht bloß

<sup>1)</sup> Nicolas Théodore de Saussure geb. zu Genf 1767, gest. daselbst 1845; er war der Sohn des berühmten Alpenforschers, dem er bei

die neuen Untersuchungen und Resultate, sondern noch viel mehr die neue Methode, die Ernährungsfragen vorwiegend quantitativ zu behandeln; dem entsprechend war natürlich schon die Fragestellung eine bestimmtere und da seine Vegetationsversuche mit souveräner Meisterschaft durchgeführt waren, so wurden die bestimmt gestellten Fragen auch bestimmt beantwortet. Saussure wußte seine Versuche so einzuleiten, daß das Resultat nothwendig deutlich werden mußte; er hatte nicht nöthig, dasselbe aus kleinlichen, sogenannten Genauigkeiten, durch welche ungeschickte Experimentatoren ihre Unsicherheit vertuschen, mühsam herauszurechnen. Diese Geradheit und kurz angebundene Art, mit durchschlagender Sicherheit quantitative Resultate zu Tage zu fördern, die Consequenz und durchsichtige Klarheit des Gedankenganges sind es vorwiegend, die uns bei der Lectüre dieses Werkes, sowie auch bei Saussure's späteren Schriften, ein Gefühl von Vertrauen und Sicherheit einflößen, wie kaum ein anderes Werk seit Hales bis auf die neueste Zeit. Mit den *statical essays* von Hales haben die *recherches chimiques* auch das gemein, daß die thatsächlichen Angaben darin noch später hundertfältig von Anderen theoretisch ausgebeutet worden sind, während man gerade so wie bei Hales vielfach den theoretischen Zusammenhang derselben verlor, wie wir zur Genüge im folgenden Abschnitt sehen werden. Es ist nicht Jedermann's Sache ein Werk wie dieses zu lesen und zu verstehen; denn es ist keine didaktisch zusammenhängende Darstellung der Ernährungstheorie, sondern eine Reihe von Versuchsergebnissen, welche

---

seinen Beobachtungen auf dem Mont-Blanc und Col du Géant half. Schon 1797 schrieb er eine Abhandlung über die Bedeutung der Kohlensäure für die Vegetation, als Vorläufer seiner *recherches chimiques*, die großes Aufsehen machten und ihm die Ernennung zum corresp. Mitglied des franz. Instituts eintrugen. Er hatte Geschmack für Literatur und nahm an öffentlichen Angelegenheiten Theil, er war wiederholt Mitglied des Rathes von Genf. Seine Vorliebe für die Einsamkeit soll ihn vom Lehramt fern gehalten haben. (Vergl. *Biogr. universelle, Supplement* und *Poggendorff's biographisch litter. Handwörterbuch*.)

sich um die fundamentalen Fragen der Pflanzenernährung gruppiren, wobei der theoretische Zusammenhang nur in kurzen Einleitungen und Recapitulationen fortgesponnen wird, während es dem Leser überlassen bleibt, durch sorgfältiges Studium aller Einzelheiten sich die Ueberzeugung selbst zu erwerben. Es war eben kein didaktisches, sondern ein grundlegendes Werk, welches vor Allem nicht lehren, sondern Thatsachen feststellen wollte. Die Darstellung hat daher auch, wie in solchem Falle selbstverständlich, nichts Geniales oder Schwunghaftes, eher tritt uns ein allzu ängstliches Festhalten an dem empirisch Gegebenen entgegen und es ist kein Zweifel, daß manche spätere Verirrungen der Ernährungsliteratur vermieden worden wären, wenn Saussure nach der inductiven Begründung seiner Lehren auch eine didaktisch deduktive Darstellung derselben gegeben hätte.

Die von Saussure untersuchten Vegetationsvorgänge waren im Wesentlichen dieselben, welche schon Ingen-Houß und Senebier ausführlich behandelt und in ihren allgemeinsten Umrissen richtig erkannt hatten. Das wesentlich Neue bei Saussure aber ist eben, daß es nicht bei den allgemeinen Umrissen der Erscheinungen bleibt, daß er vielmehr durch quantitative Bestimmungen eine Bilanz herstellt zwischen dem, was die Pflanze aufnimmt, was sie abgiebt und dabei selbst erwirbt. Auf diesem Wege machte er vor Allem die großen Entdeckungen, daß mit dem Kohlenstoff zugleich die Bestandtheile des Wassers in der Pflanze gebunden werden und daß ohne die Aufnahme von Stickstoffverbindungen und Mineralbestandtheilen eine normale Ernährung der Pflanzen nicht stattfindet. Es ist jedoch nöthig, um Saussure's Verdienst würdigen zu können, seinen Leistungen mehr in's Einzelne zu folgen.

Betrachten wir zunächst, was er über die Kohlenstoffassimilation der Pflanzen feststellte; da ist das wichtige Resultat, daß größere Quantitäten von Kohlenensäure in der die Pflanze umgebenden Atmosphäre nur dann die Vegetation begünstigen, wenn die Pflanzen im Stande sind, jene zu zerlegen, wenn sie also von hinreichend intensivem Licht getroffen werden; daß da-

gegen jede Vermehrung des Kohlen säuregehaltes der Luft im Schatten oder im Finstern die Vegetation beeinträchtigt, und daß eine Steigerung des Kohlen säuregehaltes der Luft über 8% überhaupt schädlich einwirkt. Auf der anderen Seite aber fand er, daß die Zersetzung der Kohlen säure durch die grünen Theile im Licht eine nothwendige Beschäftigung derselben ist, daß die Pflanzen absterben, wenn sie daran verhindert werden. Den ersten tieferen Einblick in die innerhalb der Pflanze selbst bei der Kohlen säurezersehung stattfindenden chemischen Vorgänge gewährte die Wahrnehmung, daß die Pflanzen, indem sie ein bestimmtes Kohlenstoffquantum sich aneignen, ihre Trockensubstanz um ein beträchtlich größeres Quantum vermehren und daß dies nur von einer gleichzeitigen Bindung der Bestandtheile des Wassers herrührt, eine Thatsache, die allerdings erst später, als die Theorie der Kohlenstoffverbindungen, die organische Chemie, begründet war, in ihrer wahren Bedeutung aufgefaßt werden konnte. Was endlich die Bedeutung der Kohlen säurezersehung durch die grünen Organe im Licht für die gesammte Ernährung der Pflanzen betrifft, so kam Saussure durch viel bestimmtere Beweise als Ingen-Houß zu dem Resultat, daß nur ein kleiner Theil der Pflanzensubstanz aus den vom Wasser aufgelösten Bestandtheilen der Erde abstammt, daß die Hauptmasse des vegetabilischen Körpers aus der atmosphärischen Kohlen säure und den Bestandtheilen des Wassers sich aufbaut; diese Ueberzeugung gewann Saussure zum Theil durch die Vergleichung der geringen Quantitäten, welche das Wasser überhaupt aus einem Vegetationsboden aufzulösen im Stande ist, zum Theil durch Vegetationsversuche und Betrachtungen allgemeinerer Natur.

Nicht minder wichtig waren Saussure's Untersuchungen über die Sauerstoffathmung der Pflanzen, welche als Thatsache genommen allerdings schon Ingen-Houß entdeckt hatte. Saussure aber zeigte, daß ohne diesen Athmungsprozeß kein Wachsthum möglich ist, auch nicht bei Keimpflanzen, obgleich diese reich an assimilirten Stoffen sind. Er zeigte ferner, daß grüne Blätter und sich entfaltende Blüthen, überhaupt solche Pflanzentheile,

welche sich durch eine regere Lebensthätigkeit auszeichnen, auch mehr Sauerstoff zur Athmung verbrauchen, als minder thätige und ruhende. Er bestimmte den Gewichtsverlust, welchen die organische Substanz der Keimpflanzen durch die Athmung erleidet und fand auch diesen größer, als dem Gewicht des ausgeathmeten Kohlenstoffs entspricht; bei dem damaligen Zustand der Chemie mußte er jedoch im Zweifel bleiben, wie dieß zu verstehen sei. Fügen wir endlich noch hinzu, daß Saussure später (1822) die wichtigsten Beziehungen zwischen der Selbsterwärmung der Blüthen und dem Sauerstoffverbrauch derselben constatirte, so bleibt kein Zweifel, daß er die wichtigsten Elemente der neueren Athmungstheorie der Pflanzen geliefert hat, obgleich er dieselbe niemals in ihrem Zusammenhang aussprach.

Vor Ingen-Houß war trotz Hales' uns bekannten Ansichten die allgemeine Meinung offenbar die, daß die Pflanzen die überwiegende Quantität ihrer Nahrung den Bestandtheilen der Erde und dem Wasser verdanken. Seit man jedoch wußte, daß der Hauptbestandtheil der Pflanzensubstanz, der Kohlenstoff aus der Atmosphäre stammt und man beachtete, daß die bei Weitem überwiegende Quantität der vegetabilischen Stoffe verbrennlich ist, konnte es zweifelhaft erscheinen, ob denn die unverbrennlichen Aschenbestandtheile für die Ernährung der Pflanzen überhaupt von Bedeutung sind. Dieser ziemlich verbreiteten Ansicht trat nun Saussure entschieden entgegen; er betonte, daß vor Allem diejenigen Aschenbestandtheile, welche sich ausnahmslos in jeder Pflanze vorfinden, nicht wohl als zufällige Beimengungen zu betrachten seien, daß ebenso die geringe Menge derselben kein Beweis für ihre Entbehrlichkeit sei und durch eine große Zahl von Aschenanalysen, die lange Zeit unübertroffen dastanden, zeigte er, daß zwischen dem Vorhandensein gewisser Aschenbestandtheile und den Entwicklungszuständen der Pflanzenorgane gewisse allgemeine Beziehungen stattfinden, so z. B. fand er junge entwicklungsfähige Pflanzentheile reich an Alkalien und Phosphorsäure, ältere und unthätige vorwiegend reich an Kalk und Kieselsäure. Noch wichtiger aber waren Vegetationsversuche

durch welche er zeigte, daß Pflanzen, deren Wurzeln nicht in Erde, sondern in destillirtem Wasser wachsen, nur soviel an Aschenbestandtheilen zunehmen, als dem in das Wasser fallenden Staub entspricht. Viel wichtiger für die Hauptfrage aber war das andere Ergebniß, daß in einem solchen Fall auch die Zunahme der organischen, verbrennlichen Substanz der Pflanze eine nur höchst unbedeutende ist und daß eine normale Vegetation ohne die Aufnahme von genügenden Aschenbestandtheilen überhaupt nicht stattfindet. Leider hat es Saussure versäumt, diese Ergebnisse mit dem nöthigen Nachdruck und mit dem Hinweis auf ihre principielle Wichtigkeit hervorzuheben, so daß noch bis in die dreißiger Jahre hinein Zweifel an der Nothwendigkeit der Aschenbestandtheile für die Vegetation erhoben wurden.

Daß ein Theil der lebendigen Pflanzensubstanz stickstoffhaltig sei, war damals zwar bekannt, fraglich jedoch, wie die Pflanzen den Stickstoff aufnehmen. Da man wußte, daß die Atmosphäre zu  $\frac{4}{5}$  aus diesem Gas besteht, so lag die Annahme sehr nahe, daß die Pflanze eben dieses zur Bildung stickstoffhaltiger Substanz benutze. Saussure suchte diese Frage auf volumetrischem Weg zu entscheiden, der, wie sich später zeigte, in diesem Falle allerdings nicht genügt. Trotzdem traf er das Richtige, daß nämlich das atmosphärische Stickstoffgas von den Pflanzen nicht assimilirt wird. Der Stickstoff mußte also in Form irgend einer chemischen Verbindung und zwar von den Wurzeln aufgenommen werden. Saussure unterließ es jedoch, diese Frage durch Vegetationsversuche zu entscheiden und begnügte sich mit der Vermuthung, daß die vegetabilischen und animalischen Extracte des Bodens, sowie die ammoniakalischen Dünste von den Pflanzen als Stickstoffquelle benutzt werden. Erst ein halbes Jahrhundert später wurde diese von Saussure allerdings ventilirte Frage, nachdem sie zu langwierigen Streitigkeiten Anlaß gegeben, durch Vegetationsversuche von Boussingault entschieden.

Im Zusammenhang mit seiner Untersuchung über die Bedeutung der Aschenbestandtheile legte sich Saussure auch die Frage vor, ob die Wurzeln die ihnen dargebotenen Lösungen

von Salzen oder anderen Substanzen unverändert aufnehmen. Er fand zunächst, daß allerdings die verschiedensten, auch giftigen Stoffe aufgesogen werden, daß also ein Wahlvermögen in dem Sinne, wie es Jungius einst vermuthet hatte, allerdings nicht besteht; dagegen ergab sich aber auch, daß die Lösungen doch nicht unverändert in die Wurzel eintreten, daß vielmehr bei seinen Versuchen jederzeit mehr Wasser als Salz, als der Zusammensetzung der Lösung entsprach, aufgenommen wurde, und daß bei sonst gleichen Verhältnissen einige Salze in größerer, andere in geringerer Quantität in die Pflanze übergehen. Damals und noch lange nachher war es jedoch nicht möglich, diese Thatsachen zu verstehen und richtig zu deuten; noch fehlte die Theorie der Diffusionen und noch mußten fünf bis sechs Decennien vergehen, bis es gelang, in diese von *Saussure* angeregten Fragen Licht zu bringen.

Das hier Mitgetheilte dürfte die wichtigsten Ergebnisse von *Saussure*'s 1804 erschienenem Werke wiedergeben. Was er später noch in einigen wichtigen Fragen der Pflanzenphysiologie leistete, wird weiterhin erwähnt werden. Vergleicht man aber den Inhalt der *recherches chimiques* mit dem, was vor 1780 über die chemische Seite der Pflanzenernährung bekannt war, so erregt der ungeheure Fortschritt in diesen 24 Jahren die lebhafteste Bewunderung. Die letzten Decennien des 18. Jahrhunderts hatten sich für die Theorie der Pflanzenernährung womöglich noch fruchtbarer erwiesen, als die letzten Decennien des 17. Jahrhunderts; beide Perioden haben überhaupt für den Fortschritt der gesammten Pflanzenkunde nach allen Richtungen hin die außerordentliche Fruchtbarkeit in der Entwicklung neuer Gesichtspuncte gemein. Aber auch darin sind beide Perioden einander ähnlich, daß auf jede derselben eine längere Zeit der Ermattung folgte; wie sich die Zeit von *Gales* bis auf *Jouff* höchst unfruchtbar erwies, so auch die nächsten dreißig Jahre nach *Saussure*'s grundlegendem Werk, obgleich hinzugesetzt werden muß, daß in dieser Zeit wenigstens in Frankreich manches Gute geleistet wurde, während in Deutschland die neue

Ernährungstheorie der Pflanzen gerade von Seiten der Hauptvertreter der Botanik den größten Mißverständnissen erlag, wie im folgenden Abschnitt noch gezeigt werden soll. Es darf aber nicht verschwiegen werden, daß eines dieser Mißverständnisse, welches sich sogar bis in die sechziger Jahre hinein erhalten hat, von Saussure selbst veranlaßt worden ist. Er hatte beobachtet, daß die rothen Blätter einer Varietät der Gartenmelde ebensoviel Sauerstoff aus Kohlenäure entbinden, wie die grünen Blätter der gewöhnlichen Art. Sehr voreilig in diesem Fall zog er aus dieser vereinzeltten Wahrnehmung den Schluß, die grüne Farbe sei kein wesentlicher Charakter derjenigen Theile, welche Kohlenäure zerlegen; obgleich er nur nöthig gehabt hätte, die Oberhaut jener rothen Blätter abzuziehen, um sich zu überzeugen, daß das innere Gewebe derselben, ebenso intensiv grün gefärbt ist, wie bei gewöhnlichen grünen Blättern. Der sonst so äußerst sorgfältige Beobachter, war hier nachlässig und spätere Schriftsteller verfehlten nicht, wie es gewöhnlich geschieht, sich gerade an diesen einen schwachen Punct zu hängen und eine der wichtigsten Thatsachen der Pflanzenphysiologie, daß nämlich nur die Chlorophyllhaltigen Zellen Sauerstoff abgeben, immer wieder in Frage zu ziehen.

## 5.

Lebenskraft. — Atmung und Eigenwärme; Endosmose.

1804 — 1840.

In den fünfzehn bis zwanzig Jahren nach dem Erscheinen von Saussure's chemischen Untersuchungen wurde die Theorie der Pflanzenernährung kaum in irgend einer Richtung gefördert und was noch schlimmer war, es wurde das bereits Geleistete nicht einmal verstanden. Verschiedene Umstände wirkten zusammen, Mißverständnisse gerade auf dem Gebiet der Ernährungslehre herbeizuführen: vor Allem die in jener Zeit stärker als früher hervortretende Neigung, den Organismen eine besondere Lebenskraft zuzuschreiben, die man mit den mannigfaltigsten Kunst-



fertigkeiten ausstattete, sogar mit der Fähigkeit, Elementarstoffe, Wärme und Anderes aus Nichts zu erzeugen; wo irgend ein Vorgang in den Organismen der physikalisch-chemischen Erklärung Schwierigkeiten darbot, da überließ man es einfach der Lebenskraft, die fraglichen Erscheinungen in unerklärlicher Weise zu Stande zu bringen. Es handelte sich dabei nicht um die später von tieferen Denkern behandelte Frage, ob überhaupt außer den allgemeinen, die unorganische Natur beherrschenden Kräften, noch irgend ein besonderes Agens in den Organismen thätig sei. Denn gerade eine sorgfältige Untersuchung dieser Frage hätte zu den ernsthaftesten Versuchen, die Lebenserscheinungen ohne Rest physikalisch oder chemisch zu erklären, hinführen müssen; statt dessen aber machte man es sich bequem, und ließ die als erwiesen angenommene Lebenskraft die allerverschiedensten Dinge vollbringen, wobei man sich der Mühe, die Art, wie dieß bewirkt werde, zu erklären, überhob; die Annahme der Lebenskraft wurde nicht als eine die Untersuchung anspornende Hypothese, sondern als ein jedes Nachdenken überflüssig machendes Gespenst behandelt. Dazu kam nun noch, wo sich die Ernährungsfragen um die Saftbewegung drehten, die höchst mangelhafte Kenntniß der inneren Struktur der Pflanzen, deren Zustand wir bereits im zweiten Buch kennen gelernt haben. So wurde z. B. die Frage nach dem absteigenden Saft durch Du Petit-Thouart's Theorie von den zwischen Rinde und Holz absteigenden Knospenswurzeln in einer kaum glaublichen Weise verwirrt; Reichel's so schlecht bewiesene Ansicht vom Aufsteigen des Saftes in den Holzröhren war jetzt so ziemlich Gemeingut geworden und noch schlimmer war es, daß Andere die Interzellularräume des Parenchym's für die eigentlich saftführenden Organe hielten; noch 1812 mußte Moldenhawer und zwar ohne durchschlagenden Erfolg den Luftgehalt der Holzgefäße nachweisen und noch 1821 Treviranus hervorheben, daß die Spaltöffnungen dem Ein- und Austritt der Luft dienen. Was die Naturphilosophen, wie Kieser z. B., über Ernährung und Saftbewegung sagten, braucht hier nicht einmal weiter beachtet zu werden; aber auch diejenigen,

welche sich von den Auswüchsen dieser Richtung fern hielten, waren nicht im Stande, die Leistungen von Ingen-Houff, Senebier und Saussure zu benutzen oder gar zu fördern. Um nur ein Beispiel hervorzuheben, soll aus Link's 1807 erschienenen, uns bereits bekannten „Grundlehren der Anatomie und Physiologie“ citirt werden, was er über die Function der Blätter sagt; sie ist, heißt es daselbst p. 202, die Ausdunstung nach Gales, die Einsaugung nach Bonnet, das Ausschweigen und Absondern verschiedener Flüssigkeiten nach Bjerkander, das Aufbewahren der Säfte nach Hedwig, und insofern die Blätter die grüne Oberfläche der Pflanze vermehren, Spaltöffnungen und Haare tragen, in ihrem häufigen Parenchym eine Menge Säfte fassen, könne man ihnen alle diese Funktionen zuschreiben, nur keine ausschließlich; eigenthümlich sei den Blättern nur, daß sie den jungen Theilen bereite Säfte zuführen.“ Gerade die Hauptsache, daß sie Kohlenensäure zerlegen, wird nicht angeführt. Diese Vernachlässigung der Lehren Ingen-Houff's, Senebier's und Saussure's war jedoch nicht individuell, sondern namentlich in Deutschland allgemein; wie man zumal aus den Bemühungen ersieht, die Existenz eines absteigenden Saftes in der Rinde wieder ganz in derselben Weise, wie es bereits im 17. und 18. Jahrhundert geschehen war, zu erweisen, nämlich durch den Erfolg ringförmiger Entrindungen u. dergl., während die einfache Erwägung, daß nur in den grünen Blättern kohlenstoffhaltige Pflanzensubstanz gebildet wird, die Existenz eines sogenannten absteigenden Saftes als selbstverständlich hätte erscheinen lassen und zu einer viel klareren Auffassung führen mußte. Diese einfache Erwägung aber wurde auch von denen, welche sich experimentell mit der Bewegung des absteigenden Saftes beschäftigten, entweder ganz übersehen, oder doch nur nebenbei angedeutet; so z. B. selbst in Heinrich Cotta's sonst vielfach lehrreichen „Naturbeobachtungen über die Bewegung und Function des Saftes in den Gewächsen“ 1806 und in Knight's ebenfalls anderweitig brauchbaren Experimenten über das Dickenwachsthum der Bäume. Erst viel später im Beginn der dreißiger

Jahre brach sich bei De Candolle und Dutrochet die Erkenntniß Bahn, daß die Assimilationsthätigkeit der grünen Blätter für die Beurtheilung der Saftbewegung im Stamm maßgebend sein müsse.

Nur ein Theil der Ernährungslehre im weiteren Sinn wurde schon in den zwanziger und dreißiger Jahren weiter ausgebildet, theoretisch vertieft und mit neuen Thatsachen bereichert; dieß war die Lehre von der Sauerstoffathmung aller Pflanzentheile, die schon deßhalb den Anschauungen jener Zeit adäquater war, weil hier die Analogieen mit der thierischen Athmung sich nach jeder Richtung hin von selbst darbieten. Schon 1819 hatte *Grishow* gezeigt, daß die Pilze überhaupt niemals Kohlen säure zerlegen, sondern immer nur Sauerstoff einathmen und Kohlen säure aushauchen, was 1834 von *Marcet* noch weiter ausgeführt wurde, nachdem schon vorher 1822 *Lh. de Saussure* eine ausgezeichnete Untersuchung über die Sauerstoffathmung der Blüthen publicirt hatte, eine Arbeit, welche zugleich die erste Grundlage für die Theorie der vegetabilischen Eigenwärme wurde, worauf wir noch zurückkommen. Ausführlich aber wurde zuerst die Sauerstoffathmung der Pflanzen mit der der Thiere verglichen von *Dutrochet* 1837, der auch ausdrücklich hervorhob, daß nicht nur das Wachstum, wie bereits *Saussure* erkannt hatte, sondern auch die Reizbarkeit der Pflanzen, von der Gegenwart des Sauerstoffs, d. h. von ihrer Athmung abhängt. Mit der Erkenntniß, daß die Sauerstoffathmung bei den Pflanzen dieselbe Rolle spielt, wie bei den Thieren, brach sich auch die Ansicht Bahn, daß die vegetabilische Eigenwärme einfach eine Folge der Athmung sei, wie bei den Thieren. Es ist nicht nöthig hier ausführlich auf die vor 1822 über die Eigenwärme der Pflanzen gemachten Versuche einzugehen; sie litten sämmtlich an einer Unklarheit der Fragestellung, die nothwendig jeden Erfolg vereiteln mußte; man suchte die Eigenwärme, von der man annahm, sie müsse sich immer durch eine Temperaturerhöhung der Pflanze über die Umgebung geltend machen, nämlich gerade da nachzuweisen, wo sie am wenigsten zu finden ist, im Holz, in

Früchten und Knollen, überhaupt in ruhenden, unthätigen Theilen. Zudem waren die älteren Versuche, die man in Goepfert's Buch über die Wärmeentwicklung der Pflanzen 1830 zusammengestellt findet, auch in ihrer Ausführung so ungeschickt, daß sie unmöglich zu einem Resultat führen konnten. Wenn es sich um die Frage handelte, ob die Pflanzen überhaupt, ähnlich wie die Thiere, Eigenwärme erzeugen, so konnten die wenigen Fälle lebhafter Wärmeentwicklung an Blüthen um so weniger entscheiden, als man sich damals im Zusammenhang mit der Theorie der Lebenskraft gern dem Gedanken hingab, daß gerade die Blüthen als Fortpflanzungsorgane wohl allein die Fähigkeit der Wärmeproduktion besitzen könnten.

Schon 1777 hatte Lavoisier die Quelle der thierischen Eigenwärme in der Verbrennung kohlenstoffhaltiger Substanz durch den eingeathmeten Sauerstoff klar erkannt und durch Experimente bewiesen. Senebier, der zuerst die Erwärmung des Blütenkolbens von *Arum* mit dem Thermometer beobachtete, hatte in seiner Physiologie (III p. 315) schon 1800 wenigstens die Vermuthung geäußert, daß eine kräftige Sauerstoffathmung die Ursache des Phänomens sein könne. 1804 berichtete Bory de St. Vincent, ein Plantagenbesitzer Hubert auf Madagaskar habe unter Anderem beobachtet, daß die Luft, in welcher ein *Aroiden*-Kolben sich erwärmt hatte, weder thierische Athmung noch Verbrennung unterhalte. Diese Indicien wurden jedoch nicht weiter beachtet, bis Th. de Saussure 1822 direkt den Zusammenhang zwischen Sauerstoffathmung und Erwärmung der Blüthen nachwies. Trotzdem dauerte es noch lange, bis die Eigenwärme der Pflanzen als eine allgemeine und nothwendig mit der Athmung verbundene Thatsache begriffen wurde. Wäre dieß geschehen, so wäre die ganze von Goepfert in seinem erwähnten Buch 1830 angehäuften Masse von Thatsachen überflüssig gewesen, durch welche der Verfasser beweisen wollte, daß die Pflanzen (p. 228) in keiner Epoche ihres Lebens die Fähigkeit besitzen, eine eigene Wärme zu erzeugen, eine Ansicht, die Goepfert jedoch schon 1832 widerrief, indem es ihm gelungen war, an

zusammengehäuften Keimpflanzen, Knollen, Zwiebeln und grünen Pflanzen eine Temperatursteigerung nachzuweisen. Wie schwer es den Physiologen unter der Herrschaft der Lebenskraft wurde, sich an das einfache Princip der Eigenwärme, statt an vereinzelte Beobachtungen zu halten, zeigen auch die Aeußerungen De Candolle's 1835 und noch mehr die von Treviranus 1838. Dagegen ist erfreulich zu sehen, wie Meyen das Princip in seinem neuen System (II 1838) energisch geltend macht und die Wärmeentwicklung der Pflanzen als eine nothwendige Folge der Athmung und der chemischen Prozesse hinstellt. Meyen brachte selbst keine neuen Beobachtungen; dieß thaten aber Brolik und De Brieße 1836 und 39, indem sie durch mühsame Experimente die Abhängigkeit der Selbsterwärmung der Aroideen-Kolben von der Sauerstoffathmung nachwiesen. Principiell wichtiger aber war der von Dutrochet 1840 unternommene Nachweis, daß auch wachsende Sprossen geringe Quantitäten von Wärme erzeugen, was er mit einem thermoelektrischen Apparat darzuthun versuchte; man mag im Einzelnen an diesen Beobachtungen Dutrochet's Manches auszufehen finden; leugnen läßt sich jedoch nicht, daß ihnen eine klare Erkenntniß des Princip's der Eigenwärme zu Grunde liegt, wenn auch immerhin der Gedanke, daß Wärmebildung in der Pflanze nicht nothwendig mit Temperaturerhöhung verbunden sein muß, da abkühlende Ursachen die Wärmebildung überwiegen können, noch nicht zum Durchbruch kam. Jedenfalls war durch Saussure's, Brolik's, de Brieße's und Dutrochet's Beobachtungen, ebenso durch Meyen's und Dutrochet's Geltendmachung des Lavoisier'schen Princip's die Lehre von der Eigenwärme der Pflanzen in der Hauptsache begründet; es dauerte aber freilich wieder mehr als dreißig Jahre, bis sie zum Gemeingut der Pflanzenphysiologie erhoben wurde.

Mit der Erkenntniß, daß die Eigenwärme der Organismen ein Produkt der durch die Athmung angeregten chemischen Vorgänge sei, war der bisherigen rohen Auffassung der Lebenskraft eine ihrer wichtigsten Stützen entzogen, denn gerade diese galt

seit der aristotelischen Zeit als eine ganz spezifische Wirkung derselben. Nunmehr trat aber noch eine andere Entdeckung hervor, welche nicht minder geeignet war, allgemeine und wichtige Lebenserscheinungen der Pflanzen und Thiere auf mechanische Principien zurückzuführen, wo man bisher ebenfalls die Lebenskraft gedankenlos hatte wirken lassen. Es ist für uns ziemlich gleichgiltig, ob man den Breslauer Professor Fischer als den wahren Entdecker der Endosmose (1822) betrachten will; gewiß ist aber, daß Dutrochet<sup>1)</sup> diese Naturerscheinung zuerst genauer studirt und vor Allem ihre außerordentliche Wichtigkeit für die Erklärung gewisser Lebenserscheinungen erkannt hat. Von 1826—1837 hob Dutrochet wiederholt die Bedeutung der Endosmose für die Erklärung physiologischer Vorgänge hervor und versuchte er, die verschiedensten Vegetationserscheinungen auf dieses Agens zurückzuführen. Er hatte die Wirkungen der Endosmose zuerst an organischen Gebilden und zwar in ihren mechanischen Effekten kennen gelernt: der Austritt der Zoosporen eines Wasserpilzes und die Ausstosung des Sperma's aus den Samenbeuteln der Schnecken hatten ihn zuerst auf die Annahme geführt, daß der von den organischen Häuten umschlossene dichtere Inhalt eine

<sup>1)</sup> N. S. Joachim Dutrochet, 1776 geboren, stammte aus einer adeligen Familie des Indre-Departements, welche während der Revolution ihr Vermögen verlor; um sich nun einen Unterhalt zu sichern, studirte Dutrochet Medicin und promovirte 1806 an der Pariser Facultät; 1808 und 1809 machte er als Militärarzt den Feldzug in Spanien mit; sobald es ihm jedoch möglich wurde, gab er die Praxis auf, um in tiefer Zurückgezogenheit seinen physiologischen Studien zu leben; zunächst während einer Reihe von Jahren in der Tourraine. Seit 1819 correspondirendes Mitglied der Akademie, sandte er derselben seine Abhandlungen, und als er 1831 ordentliches Mitglied wurde, zog er nach Paris, wo er jedoch nur die Wintermonate zu verleben pflegte. Ein heftiger Stoß an den Kopf verursachte ihm ein langwieriges Kopfleiden, an welchem er zwei Jahre später 1847 starb. — Dutrochet war auch in der Thierphysiologie einer der erfolgreichsten Vorkämpfer der neueren Richtung, welche in den zwanziger und dreißiger Jahren die alte vitalistische Schule zu verdrängen begann. (Allgemeine Zeitung 1847 p. 780.)

Anziehung auf das umgebende Wasser ausübe, welches in den geschlossenen Raum eindringend daselbst im Stande ist, namhafte Druckkräfte geltend zu machen. Die Hervorhebung dieser mechanischen Wirkung der Endosmose und ihre Verwerthung zur Erklärung verschiedener Lebenserscheinungen ist ganz vorwiegend ein bleibendes Verdienst Dutochet's; zahlreiche Erscheinungen, an deren mechanische Erklärung man bis dahin kaum dachte, konnten nunmehr auf ein mechanisches Princip zurückgeführt werden, dessen Wirkungen sich auch außerhalb des Organismus an künstlichen Apparaten hervorrufen und genauer studiren ließen. Mit Recht legte Dutochet besondern Werth darauf, daß sich durch Endosmose und Exosmose ohne Weiteres die verschiedenen Turgescenz-zustände des Pflanzengewebes erklären lassen, wenn er auch, wie es in solchen Fällen zu geschehen pflegt, das neu erkannte Erklärungsprincip selbst da zur Geltung brachte, wo es nicht am Orte war, wie wir noch weiter sehen werden. Was Dutochet über das Wesen der Endosmose selbst zu Tage förderte, kann gegenwärtig als durchaus veraltet betrachtet werden und ebenso wenig gelang es dem Mathematiker Poisson und dem Physiker Magnus im Beginn der dreißiger Jahre eine genügende Theorie der Endosmose und der Exosmose aufzustellen. Erst im Lauf der nächsten zwanzig bis dreißig Jahre zeigte sich, daß die von Dutochet beobachteten Erscheinungen, welche er als Endosmose und Exosmose bezeichnet hatte, nur besondere complicirtere Fälle der sogenannten Hydrodiffusion darstellen, die selbst wieder mit der Gassdiffusion ein weitläufiges Feld der Molecularphysik ausmacht. Dutochet hatte ebenso, wie seine nächsten Nachfolger seine Untersuchungen über die Osmose mit thierischen und complicirt gebauten pflanzlichen Häuten ausgeführt, und mit diesen jedesmal außer dem endosmotischen Strom, welcher das Wasser zu der dichteren Lösung hinführte, einen Austritt von gelöster Substanz selbst erhalten, woraus er schloß, daß durch die die beiden Flüssigkeiten trennende Haut immer zwei entgegengesetzte Strömungen stattfinden müssen, daß nach seiner Ausdrucksweise mit der Endosmose auch immer Exosmose verbunden sei; dieser

Irrthum, der später sogar zu einer Theorie vom endosmotischen Aequivalent ausgebildet wurde, hat bis auf die neuere Zeit ganz wesentlich dazu beigetragen, die Zurückführung gewisser Vegetationserscheinungen auf die Vorgänge der Hydrodiffusion unmöglich zu machen oder zu erschweren; um hier nur Ein Beispiel zu nennen, hob schon Schleiden mit Recht hervor, daß, wenn die Endosmose in Dutrochet's Sinn die alleinige Ursache der Aufnahme des Wassers durch die Wurzeln sei, nothwendig auch eine entsprechende Exosmose an den Wurzeln stattfinden müsse; eine solche, sogenannte Wurzelabscheidung glaubte nun freilich Macaire Prinssep aufgefunden zu haben und selbst Liebig hielt bis in die neuere Zeit an der Existenz einer solchen fest, obgleich schon Wiegman und Polstorff 1842 und spätere sorgfältigere Untersuchungen zeigten, daß den großen Mengen von Wasser und darin gelösten Stoffen, welche die Wurzeln aufnehmen, keine irgendwie nennenswerthe Abscheidung durch Exosmose entspricht. Auch genügte Dutrochet's Endosmosentheorie noch keineswegs, Rechenschaft davon zu geben, wie die einzelnen Nährstoffe in die Pflanze eintreten und in ihr sich verbreiten. Trotz dieser und mancher anderer Mängel jedoch verdiente sie nicht bloß deshalb die größte Beachtung, weil sie den ersten Anstoß zu der späteren Ausbildung der Diffusionstheorie gab, sondern ebensosehr, weil in ihr ein mechanisches Princip zur Erklärung der verschiedensten, bis dahin unerklärten Vegetationserscheinungen lag. Dutrochet versäumte auch nicht, dieses Letztere wo nur irgend thunlich, zur Geltung zu bringen; so vor Allem in seiner Abhandlung über den auf- und absteigenden Saft. (Memoires 1837 I p. 365 ff.), welche sich vor allem bis dahin über die Saftbewegung in den Pflanzen Geschriebenen durch Klarheit der Fragestellung und Uebersichtlichkeit der Behandlung des Thema's auszeichnet. Namentlich ist hervorzuheben, daß Dutrochet die Bedeutung der Blattfunktion sowohl für den aufsteigenden, wie für den absteigenden Saft richtig erkannte und zum Theil sogar den principiellen Fehler andeutete, der in den früheren Experimenten mit Aufsaugung farbiger Flüssigkeiten



liegt. Nachdem er eine Reihe sehr guter Beobachtungen über die Wege des auf- und absteigenden Saftes mitgetheilt, namentlich auch hervorgehoben, daß die Holzgefäße der Rebe nur zur Zeit des Blutens im Frühjahr der Saftbewegung dienen, dagegen im Sommer, wo durch die Transpiration die lebhafteste Wasserströmung im Holz hervorgerufen wird, Luft führen; ging er zur Betrachtung der Kräfte über, durch welche sowohl im Frühjahr wie im Sommer die Bewegung des im Holz aufsteigenden Saftes vermittelt wird. Sehr zweckmäßig unterscheidet er zunächst, was bis dahin immer vermengt worden war, das Austhränen abgeschnittener Wurzelstöcke von dem Aufsteigen des Saftes im Holz transpirirender Pflanzen; das Erste findet nach ihm durch Impulsion, das Andere durch Attraktion statt, oder wie wir jetzt sagen würden, bei thränenden Wurzelstöcken wird das Wasser hinaufgepreßt, bei transpirirenden Pflanzen hinaufgesogen. Die Erscheinung der Impulsion nun führt er auf die Endosmose an den Wurzeln zurück und, ohne viel auf das Detail der anatomischen Verhältnisse einzugehen, vergleicht er einen blutenden Wurzelstock mit seinem Endosmometer, in dessen Steigrohr sich in Folge der Endosmose die eingesogene Flüssigkeit erhebt und oben sogar ausfließt; ein tieferes Verständniß der Erscheinung war damit freilich nicht erzielt, aber doch wenigstens das Erklärungsprincip angedeutet. Ebenso suchte Dutrochet nun auch die Bewegung des im Holz aufsteigenden Wassers transpirirender Pflanzen durch Endosmose im Holz von Zelle zu Zelle zu erklären. Das war nun freilich, wie die Zukunft lehrte, durchaus verfehlt, sehr gut aber verstand es Dutrochet, die früher versuchten mechanischen Erklärungen als unrichtig zu kennzeichnen und die ganze Abhandlung ist, wenn auch in ihrem Hauptergebniß ungenügend, doch durch eine große Zahl sinnreicher Experimente und scharfsinniger Bemerkungen ausgezeichnet.

Ueberhaupt war Dutrochet in den zwanziger und dreißiger Jahren neben Theodor de Saussure, der sich ausschließlich mit chemisch-physiologischen Fragen beschäftigte, der einzige Vertreter der Pflanzenphysiologie, der sich mit allen wichtigeren

Fragen derselben eingehend und experimentell befaßte: seiner trefflichen Abhandlung über die Athmung der Pflanzen wurde bereits oben gedacht; sie ist außerdem noch deshalb für ihre Zeit von großem Gewicht, weil Dutrochet hier zuerst die chemischen Vorgänge der Athmung, den Ein- und Austritt der Gase mit den Luftwegen der Pflanze, den Spaltöffnungen, Gefäßen und Interzellularräumen in richtigen Zusammenhang brachte und die Zusammensetzung der in den Hohlräumen der Pflanzen enthaltenen Luft einer sorgfältigen Betrachtung unterzog; auch diese Abhandlung war zu ihrer Zeit 1837 und noch lange nachher das Beste, was man über die Athmung der Pflanzen lesen konnte und wenn er auch darin einen Mißgriff beging, daß er als das Hauptagens bei der Athmung den von der Pflanze selbst im Licht entbundenen Sauerstoff betrachtete, während die sonstige Sauerstoffaufnahme ihm nur als subsidiäre galt, so entschädigte doch dafür die entschiedene Betonung der Thatsache, daß nur chlorophyllhaltige Zellen Sauerstoff entbinden und noch mehr die richtige Unterscheidung zwischen Athmung durch Sauerstoffaufnahme und der Kohlensäurezersehung am Licht; diese beiden Vorgänge wurden schon damals und später sehr unzuweckmäßiger Weise als Tages- und Nachtathmung der Pflanzen unterschieden und diese ganz schiefe, das Verständniß durchaus hindernde Ausdrucksweise ist dann trotz des 1851 auch von Garreau erhobenen Protestes doch bis in die sechziger Jahre hinein beibehalten worden, wo es endlich einem neueren deutschen Pflanzenphysiologen gelang, die richtige Unterscheidung zwischen Athmung und Assimilation der Pflanzen allgemein zur Geltung zu bringen. — Auch mit dem Worte Saftcirculation wurde in den dreißiger Jahren eine arge Verwirrung angerichtet: Man glaubte in der von Corti entdeckten, von Amici genauer beschriebenen „Circulation des Sastes“ (Protoplasma's) in den Schläuchen der Charen einen Beweis für die Existenz einer Saftcirculation auch in höheren Pflanzen finden zu müssen; Dutrochet (Memoires I. p. 431) wies ausdrücklich diese Begriffsverwirrung zurück und erwarb sich zugleich das Verdienst,

die „Circulation des Lebensaftes“, welche Schulz-Schulzenstein von der Pariser Akademie sich mit einem Preis hatte krönen lassen, als einen groben Irrthum zurückzuweisen.

Auf seine sehr ausführlichen Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pflanzen, die er ebenfalls zuerst auf endosmotische Turgescenzänderungen in den Geweben zurückzuführen suchte, ohne jedoch den anatomischen Bedingungen derselben gerecht zu werden, kommen wir im folgenden Kapitel noch zurück. Hier aber mag noch die Bemerkung Platz finden, daß Dutrochet's Leistungen, zumal in Deutschland vielfach unterschätzt worden sind und zwar zum großen Schaden der Pflanzenphysiologie selbst. Mit Recht wurde von seinen jüngeren deutschen Zeitgenossen Mohl und Schleiden, später auch von Hofmeister das Irrthümliche und zum Theil Willkürliche in Dutrochet's mechanischen Erklärungen verschiedener Bewegungserscheinungen nachdrücklich hervorgehoben und nicht leugnen läßt sich, daß er vielfach in sehr bedenkliche Unklarheiten verfiel, z. B. wenn er ohne ersichtlichen Zusammenhang, als eine mechanische Bedingung des Saftsteigens, sowie der heliotropischen Krümmungen die Sauerstoffathmung betrachtete und daß seine Erklärungsversuche häufig sehr gezwungen und von vornherein unwahrscheinlich klangen: das Alles hindert jedoch nicht, daß ein aufmerksamer Leser auch jetzt noch in seinen physiologischen Schriften vielfach Belehrung und noch mehr Anregung zu eigener Untersuchung findet. Dutrochet war ein entschieden geistreicher Mann, ein selbständiger Denker, der sich zwar oft durch seine eigenen Vorurtheile heirren ließ, dafür aber den alten überlieferten Schlendrian in der Behandlung physiologischer Begriffe energisch entgegentrat und an die Stelle behaglicher Erzählung und bloßer Anhäufung einzelner Beobachtungen, wie sie damals Mode war, eine kritische Behandlung der Literatur sowohl, wie seiner eigenen Untersuchungen treten ließ. Nach Saussure's *Recherches chimiques* sind bis zum Jahre 1840 Dutrochet's *Memoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux* 1837 ohne Zweifel

das Beste, was die physiologische Literatur in diesem langen Zeitraum aufzuweisen hat; hätten die späteren Botaniker, statt sich an seine Fehler zu hängen, das wirklich Gute in seiner Gesamtaufassung der Pflanzenphysiologie sorgfältig und kritisch weiter kultivirt, so wäre diese Disciplin in den vierziger und fünfziger Jahren gewiß nicht in dem Grade in Verfall gerathen, wie es wirklich geschehen ist. Um zu erfahren, welche Bedeutung Dutrochet in den dreißiger Jahren als Pflanzenphysiolog besaß, braucht man sein erwähntes Werk nur mit den besten Lehrbüchern der Pflanzenphysiologie desselben Jahrzehntes, mit denen von De Candolle, Treviranus und Meyen zu vergleichen. Keines derselben erreicht an Scharfsinn und Tiefe der Behandlung Dutrochet's Memoires.

Die drei eben erwähnten Lehrbücher enthielten zwar wenig oder nichts Neues auf dem Gebiet der Ernährungslehre, weder an Thatfachen, noch an Gedanken; alle drei waren vielmehr Sammlungen des bis dahin Bekannten und eigenthümlich war jedem nur die Auswahl des Stoffes und die Form, welche es der Ernährungslehre zu geben suchte; aber gerade hierin liegt ein Grund, uns diese Bücher noch etwas näher anzusehen, da wir in ihnen den Zeitgeist, wie er sich damals in der Pflanzenphysiologie abspiegelte und sich auf dem Gebiet der Ernährungslehre geltend machte, kennen lernen.

P. de Candolle's Werk erschien in zwei Bänden, von denen der erste allein der Ernährungslehre gewidmet ist, 1832 französisch und schon 1833 in deutscher Uebersetzung unter dem Titel: „Pflanzenphysiologie oder Darstellung der Lebenskräfte und Lebensverrichtungen der Gewächse“ mit zahlreichen, werthvollen Anmerkungen des Uebersetzers Koeper. Das Werk leidet gleich den beiden anderen und gleich den früheren Werken von Du Hamel, Mustel u. a. ganz vorwiegend an einer zu großen Breite der Behandlung, durch welche das principiell Wichtige in einem ungeheuren Ballast von Thatfachen und Literaturangaben sich verbirgt. Sehr Vieles ist darin aufgenommen, was entweder als gänzlich veraltet völlig wegbleiben konnte,

oder als rein chemisches Beobachtungsmaterial eine eigentlich physiologische Auswerthung damals noch nicht erlaubte. Trotzdem verdiente das Werk die große Beachtung, welche ihm zumal in Deutschland lange Zeit geschenkt wurde, denn De Candolle hatte sich die Aufgabe gestellt, die Pflanzenphysiologie als eine in sich abgeschlossene eigenartige Wissenschaft zu behandeln, gleichzeitig den physikalischen, chemischen, phytotomischen und eigentlich biologischen Anforderungen gerecht zu werden und so ein vollständiges und allseitiges Bild des Pflanzenlebens zu entwerfen; während gerade das Beste, was seit Du Hamel zumal über die Ernährung der Pflanzen geschrieben worden war, von Chemikern und Physikern, zum Theil von Pflanzenzüchtern, wie Knight und Cotta herrührte, von denen jeder einseitig seinen eigenen Standpunct geltend machte, keiner aber die Gesamtheit aller Vegetationserscheinungen in Zusammenhang zu bringen suchte; dem gegenüber ist De Candolle's Pflanzenphysiologie eben durch die Gesamtsform, welche er der Wissenschaft zu geben suchte, seit Du Hamel's *Physique des arbres* die bedeutendste Leistung und wenn es darauf ankommt, zu erfahren, welchen Fortschritt die gesammte Pflanzenphysiologie und in Besonderen die Ernährungslehre in dem Zeitraum von 1758—1832 gemacht hat, so braucht man nur den Inhalt dieser beiden Werke zu vergleichen; daß dieser Fortschritt immerhin ein sehr beträchtlicher war, wird eine kurze Uebersicht der gesammten Ernährungstheorie, wie De Candolle sich dieselbe am Schluß des ersten Bandes zurecht legte, deutlich genug erkennen lassen; zugleich zeigt uns dieselbe, daß De Candolle vorwiegend darauf ausging, mehr die gesammte innere Oekonomie der Pflanze zu klarer Vorstellung zu bringen, als die treibenden Kräfte, die Ursachen und Wirkungen aufzusuchen. Von letzterem mußte ihn schon die Annahme der Lebenskraft abhalten. Er unterschied nämlich vier Arten von Kräften: die Anziehungskraft, welche die physikalischen; die Wahlverwandtschaft, welche die chemischen Erscheinungen hervorruft; ferner die Lebenskraft als den Urquell aller physiologischen, und die Seelenkraft als

den der psychischen Phänomene. Von diesen Kräften seien nur die ersten drei in der Pflanze thätig und wenn es auch nothwendig sei, genau zu untersuchen, welche Vegetationsercheinungen physikalischer oder chemischer Natur sind, so bleibe doch die Hauptaufgabe der Pflanzenphysiologie gerade die Erkenntniß derjenigen Erscheinungen, welche durch die Lebenskraft hervorgerufen werden. Die letzteren seien aber vorwiegend solche, welche mit dem Tode der Pflanze aufhören (p. 6). Natürlich mußten auf diese Weise alle eigentlichen Ernährungsercheinungen, welche ausschließlich an der lebenden Pflanze auftreten, mit in das Bereich der Lebenskraft fallen. Man muß jedoch zugestehen, daß De Candolle von seinem Standpunct aus einen sehr mäßigen Gebrauch von der Lebenskraft machte, sich, wo irgend möglich, an physikalisch-chemische Erklärungen hielt und wenn es ihm nicht gelang auf diesem Wege Vieles, was er vitalistisch erklärte, physikalisch-chemisch zu deuten, so war daran weniger sein philosophischer Standpunct, als vielmehr seine weniger auf Forschung als auf Belehrung und Ueberlieferung ausgehende Darstellung Schuld. Zwar war De Candolle mit den Thatfachen der Physik und Chemie seiner Zeit vielleicht besser als irgend ein anderer Botaniker bekannt, und aller Anerkennung werth ist es, daß er neben seiner großartigen Thätigkeit als Systematiker und Morpholog sich soviel Verständniß physikalisch-chemischer Dinge aneignen konnte; aber immerhin fehlte es ihm, in späteren Jahren wenigstens, an der Übung und Gewohnheit physikalischen Denkens, welches dem Physiologen wichtiger ist, als zahlreiche physikalische Einzelkenntnisse. Das eben Gesagte trifft jedoch den großen Systematiker in weit geringerem Grade als Treviranus und Meyen, deren Werke bald darauf erschienen.

Nachdem De Candolle Alles zusammengetragen, was die Literatur seit der ältesten Zeit an physiologischen Thatfachen, namentlich auch in den letzten Jahrzehnten an chemischen Untersuchungen der Pflanzenstoffe zu Tage gefördert hatte, sucht er schließlich ein Gesamtbild der Ernährungsvorgänge der Pflanzen

zu entwerfen: „Die Saugschwämmchen (*spongiolae*, eine trüb-  
felige Erfindung De Candolle's, die seitdem nicht mehr aus  
der französischen Literatur verschwunden ist und selbst in Liebig's  
neuestem Werk noch eine Rolle spielt) der Wurzeln saugen, ver-  
möge ihrer lebsthätigen Contractilität und mit Hilfe der  
ihrem Gewebe inwohnenden Haarröhrchenthätigkeit und hygros-  
kopischen Kraft, das sie umgebende Wasser nebst den salzartigen  
organischen oder gasförmigen Theilen ein, mit denen es etwa  
beladen ist. Durch die Wirkung einer sich vorzüglich durch die  
Contractilität der Zellen und vielleicht auch der Gefäße äußern-  
den, durch die Hygroskopicität und Haarröhrchenthätigkeit des  
Gewebes, sowie den durch die Aushauchung hervorgebrachten  
leeren Raum und noch andere Ursachen unterstützten Thätigkeit  
wird das von den Wurzeln eingefogene Wasser durch den Holz-  
körper hindurch und insbesondere in den Interzellulargängen bis  
zu den blattartigen Theilen geführt. Zu den blattartigen Theilen  
gelangt dieses Wasser indem es in senkrechter Richtung von den  
Blättern und in seitlicher Richtung, zu jeder Jahreszeit, vorzüg-  
lich aber im Frühling von der zelligen Hülle (Rindenparenchym)  
angezogen wird; ein beträchtlicher Theil wird den Tag über  
durch die Spaltöffnungen als reines Wasser in die Außenwelt  
ausgehauht, und läßt in den Organen, in welchen diese Aus-  
hauchung stattfindet, alle salzartigen Theile und namentlich alle  
mineralischen Bestandtheile, welche es enthielt, zurück. — Der  
rohe Nahrungsast, welcher in den blattartigen Theilen anlangt,  
wird daselbst von dem Sonnenlichte getroffen, und vermittelt  
dieser Kraft wird das im Nahrungsaste aufgelöste kohlen-  
saure Gas (mag dieses nun von dem durch die Wurzeln eingefogenem  
Wasser oder aus der atmosphärischen Luft herrühren, oder auch  
demjenigen angehören, welches der Sauerstoff der Luft mit dem  
überschüssigen Kohlenstoff der Pflanze erzeugte) während des  
Tages zerlegt; der Kohlenstoff setzt sich an die Pflanze ab, und  
der Sauerstoff wird als Gas in die Außenwelt entleert. Die  
unmittelbare Folge dieser Operation scheint die Bildung von  
Gummi zu sein, welches aus einem Atom Wasser und einem

Atom Kohlenstoff besteht, und durch sehr geringe Umänderungen in Stärkemehl, Zucker und Holzstoff verwandelt werden kann, lauter Verbindungen, deren Zusammensetzung fast die gleiche ist. Der durch diese Bearbeitungen gelieferte Nahrungsstoff, welcher in einfachsten und gewöhnlichsten Zustande Gummi zu sein scheint, steigt während der Nacht, bei den Exogenen längs der Rinde und dem Spint, bei den Endogenen längs dem Holzkörper, von den Blättern zu den Wurzeln wieder hinab. Unterwegs stößt er, vorzüglich in der Rinde und nahe bei dem Ort, wo er gebildet ward, auf Drüsen oder drüsige Zellen, die sich von ihm vollsaugen und in ihrem inneren Raume besondere Substanzen erzeugen, von denen die meisten nicht zur Ernährung der Pflanzen dienen können und welche dazu bestimmt sind, in die Außenwelt entleert, oder anderen Stellen des Gewebes zugeführt zu werden. Auf seinem Wege setzt er die Nahrungsstoffe ab, welche in dem Holzkörper mehr oder minder mit dem aufsteigenden rohen Nahrungssafte gemengt, oder mit dem Wasser, welches die Zellenhülle seitwärts durch die Markstrahlen an sich zieht, eingefogen, von den Zellen und insbesondere den rundlichen oder nur wenig lang gestreckten Zellen aufgefogen und weiter ausgebildet werden. Diese Ablagerung von Nahrungsstoffen, welche hauptsächlich aus Gummi, Stärkemehl, Zucker, vielleicht aus Holzstoff, und bisweilen aus fettem Del besteht, findet häufig in dazu vorausbestimmten Organen statt, aus welchen diese Stoffe später wieder aufgefogen werden, um alsdann zur Ernährung anderer Organe zu dienen. — Das Wasser, welches von der Wurzel zu den blattartigen Theilen in die Höhe steigt, kommt in diesen fast rein an, wenn es durch holzige Theile, deren Moleküle wenig auflöslich sind, schnell durchströmt. Wenn im Gegentheil das Wasser solche Stellen durchströmt, an denen viel rundliches, mit Nahrungsstoffen angefülltes Zellgewebe vorkommt, so fließt es langsamer, vermengt sich mit diesen Stoffen und löst sie auf; wird es nun durch die Lebensthätigkeit der sich entwickelnden Theile über diese Stellen hinaus angezogen, so gelangt es nicht mehr als reines Wasser, sondern als Nahrungsstoffe führendes



Wasser zu den erwähnten Theilen. Die Säfte der Pflanzen scheinen hauptsächlich durch die Interzellulargänge weiter geschafft zu werden. Die Gefäße nehmen wahrscheinlich in gewissen Fällen an diesen Berrichtungen Theil, dienen aber meistens nur als Luftkanäle. — Wie es scheint, sind die Zellen, die bei der Ernährung wirklich thätigen Organe, in denen die Zerfetzung und Assimilation der Säfte vor sich geht. Die Cyclose (nämlich des Schulze'schen Lebenssaftes) ist eine Erscheinung, die nur mit der Bereitung der Milchsäfte in genauer Verbindung zu stehen scheint und durch die lebhafte Contractilität der Zellwände oder der Röhren veranlaßt wird. In jeder Zelle setzen sich holzige oder andere Substanzen in je nach den Arten und Nebenumständen verschiedenen Mengen ab und bekleiden ihre Wände; die ungleiche Dicke dieser abgelagerten Schicht scheint nach Hugo Mohl die Veranlassung zur Annahme durchlöcherter Zellen gegeben zu haben; es erscheinen nämlich die durchsichtig bleibenden Stellen der Zellwände unter dem Mikroskope wie Poren. — Jede Zelle kann allerdings als ein Körper betrachtet werden, der in seinem Innern Säfte bereitet; es steht aber bei den Gefäßpflanzen ihre Thätigkeit dermaßen mit einem aus Organen zusammengesetzten Ganzen in Verbindung, daß eine einzelne Zelle nicht das ganze Wesen vorstellt, wie man es hingegen von den unter sich ähnlichen Zellen gewisser Zellularpflanzen sagen kann. — Einen dem Kreislaufe der Thiere wirklich ähnlichen Kreislauf beobachtet man bei den Pflanzen nicht, wohl aber findet ein abwechselndes Auf- und Absteigen des rohen Nahrungsaftes und des mit ihm oft vermengten Bildungsaftes statt. Diese beiden allgemeinen Erscheinungen werden vielleicht durch die Contractilität der noch jungen Zellen bedingt, welches Zusammenziehungsvermögen alsdann die wahre Lebensverrichtung der Pflanzen sein würde."

Das für uns Fremdartige in De Candolle's Ernährungsstheorie verdankt sie ganz vorwiegend dem Vorwalten der Lebenskraft; dabei giebt sie jedoch die Thatsachen in ihrem Gesamtzusammenhang und das Beste an ihr ist, daß im Centrum

sämmtlicher Ernährungsvorgänge die richtig erkannte Blattfunktion, die Zerfetzung der Kohlenfäure am Licht und die Erzeugung der organisirbaren Substanz in den Blättern steht. Ganz anders gestalteten sich in dieser Beziehung die Ansichten der beiden hervorragendsten deutschen Pflanzenphysiologen am Schluß des hier betrachteten Zeitraums: von *Treviranus* nämlich und *Meyen*, so verschieden auch beide sonst in ihrer Gesamtauffassung der Pflanzenphysiologie sich darstellen. In *Treviranus* gipfelt gewissermaßen Alles, was die ersten drei Jahrzehnte unseres Jahrhunderts an Vorurtheilen und Irrthümern auf Grund der Annahme der Lebenskraft hervorgebracht haben; zu einer Zeit, wo Andere bereits die physikalisch-mechanische Erklärung der Vegetationsercheinungen, als das anzustrebende Ziel, aufstellten, suchte *Treviranus* noch einmal das ganze Rüstzeug der veralteten Lebenskraftlehre hervor, so zwar, daß seine Physiologie der Gewächse, als sie 1835 erschien, auch schon als veraltet gelten konnte. In scharfem Gegensatz zu ihm trat *Meyen* im zweiten Band seines neuen Systems der Pflanzenphysiologie 1838; wo irgend möglich sucht er die Vegetationsercheinungen auf physikalisch mechanische und chemische Ursachen wieder zurückzuführen, wenn es ihm auch selten gelingt, in dieser Richtung etwas Neues und dauernd Brauchbares zu Tage zu fördern. Denn ihm sowohl, wie *Treviranus* fehlte gründliche physikalische und chemische Bildung; sie standen nicht wie einst *Hales* und *Malpighi* in dieser Beziehung auf der Höhe ihrer Zeit; dabei lag aber ein großer Unterschied in der Behandlung der ihnen vorliegenden Literatur: *Treviranus*, der in früheren Jahren sich um die Phytotomie namhafte Verdienste erworben hatte, war dieser Aufgabe nicht gewachsen; in allen seinen physiologischen Darlegungen spricht sich eine greisenhafte Gedankenschwäche, eine Unfähigkeit, den Zusammenhang der Thatsachen zu übersehen, aus; alles in den letzten Jahrzehnten Geleistete ist ihm verdächtig, fast überall stützt er sich auf das im 18. Jahrhundert Publicirte, ja er lebt in den Vorstellungen dieser Vergangenheit, ohne sich indessen an der treffenden Logik und Gedankenfrische eines *Mal-*

pighi, Mariotte und Hales zu erwärmen. Ganz im Gegensatz dazu erscheint Meyen's Behandlung der Physiologie frisch und jugendlich; ohne das Alte zu mißachten, hält er sich doch vorwiegend an die neueren Errungenschaften der Wissenschaft; während Treviranus mit merkwürdigem Mißgeschick fast immer das Brauchbare und Folgenreiche übersieht, findet Meyen aus der vorliegenden Literatur gewöhnlich das Beste heraus; furchtsam vermeidet Treviranus, irgend eine Ansicht entschieden auszusprechen und sie festzuhalten, wogegen Meyen, bei seiner uns bereits bekannten Massenproduktion, keine Zeit findet, seine Gedanken zu ordnen, in seinem Urtheil sich vielfach überstürzt und sich häufig widerspricht. Trotz dieser Mängel in Meyen's Darstellung, erscheint er jedoch als Vorkämpfer der sich neu anbahnenden Richtung; während Treviranus ganz und gar in der Vergangenheit lebt, und in ihm keine Spur des rüstig schaffenden Geistes zu finden ist, der sich bald darauf im Beginn der vierziger Jahre auf allen Gebieten der Naturwissenschaft so kräftig entfalten sollte.

Betrachten wir nun, was beide auf dem Gebiet der Ernährungslehre leisteten, so zeigen sich die angegebenen Unterschiede ihrer Gesamtauffassung zunächst in der Behandlung der aufsaugenden Thätigkeit der Wurzel, der Mechanik des aufsteigenden Saftes; hier ist bei Treviranus Alles Lebenskraft, die Gefäße des Holzes leiten vermittelst derselben die Säfte aus den Wurzeln in die Blätter und dergleichen Veraltetes mehr; Meyen dagegen acceptirt Dutrochet's Standpunct und weist sogar die Wurzelschwämmchen De Candolle's zurück. Mit der Athmung weiß Treviranus Nichts anzufangen; Meyen erklärt sie rundweg als eine der thierischen Athmung entsprechende Function und findet in ihr die Hauptursache der Eigenwärme, welche Treviranus in alterthümlicher mystischer Weise aus der Lebenskraft ableitet. In Einem Punct aber stimmen beide überein, in der völligen Verkennung der maßgebenden Bedeutung der Kohlenäurezersehung in den Blättern für die gesammte Ernährung der Pflanzen. Es ist zum Verständniß der Begriffsverwirrung,

welche sich damals in die Ernährungslehre eingeschlichen hatte und zur richtigen Würdigung dessen, was bald darauf Liebig und Boussingault leisteten, nöthig, noch etwas näher auf die chemische Seite der Ernährungstheorie bei Treviranus und Meyen einzugehen.

Treviranus lehnte zwar in der Einleitung seines Werkes eine von der Materie trennbare Lebenskraft ab, war aber trotzdem ganz und gar in dem Gedankenkreise derselben befangen und machte von ihr einen viel ausgiebigeren Gebrauch als De CandoUe; noch schlimmer aber war, daß ihn seine höchst mangelhafte chemische Bildung auf die grob materialistische Annahme einer Lebensmaterie verfallen ließ (l. c. I. p. 6). Diese Lebensmaterie sei jenes halbflüssige Wesen, welches man durch Kochen und Fäulniß aus allen belebt gewesenen Körpern erhalte. Sie entstehe zwar aus den Elementen, sei aber selbst der eigentliche Elementarstoff, mit dem es die Physiologie allein zu thun habe; sie sei dem Thier- und Pflanzenreich gemeinschaftlich, am reinsten zeige sie sich in Form von Schleim, Eiweiß und Gallert; da Thiere und Pflanzen gleichmäßig aus dieser Lebensmaterie bestehen, so erkläre sich, warum die Pflanzen den Thieren und umgekehrt, die Thiere den Pflanzen zur Nahrung dienen. Im weiteren Verfolg von Treviranus' Ernährungslehre zeigt sich nun, daß eine ähnliche schmierige Substanz, welche die Chemiker den Extraktivstoff des Bodens nannten, und den auch allerdings viele Chemiker für einen wesentlichen Nährstoff der Pflanzen hielten, die eigentliche Nahrung der Pflanzen darstelle. Der Extraktivstoff des Bodens war also die Lebensmaterie, welche die Pflanzen aufsaugen; es war natürlich daß Treviranus auf die Kohlensäurezersehung in den Blättern kein weiteres Gewicht legte, um so mehr, als er den chemischen Zusammenhang alles dessen, was Ingen-Houß, Senebier und Saussure geleistet, nicht verstand. Die Mitwirkung des Lichts zur Ernährung der Pflanzen erklärte er für eine bloß „formelle Bedingung“ und die im Bodenwasser gelösten Salze waren ihm Reizmittel für die Wurzelenden, die sich dadurch in „Lebensturgese-

zenz“ versetzt fühlten, und da für Treviranus die Blattfunktionen, wie Malpighi und Gales sie geahnt, Ingen-Houß, Senebier und Saussure sie bewiesen hatten, nicht existirte, so fand nach ihm auch die Assimilation des Bodensaftes einfach unterwegs statt, während er die Pflanze aufsteigend und absteigend durchströmte. Es läßt sich, wie man sieht, Nichts Kläglicheres denken, als diese Ernährungstheorie; sie wäre schlecht gewesen am Ende des 17. Jahrhunderts, sie war ein unbegreiflicher Rückschritt dreißig Jahre nach Saussure's Werk.

Im Einzelnen ist Vieles besser in Meyen's Ansichten über die chemischen Vorgänge bei der Ernährung der Pflanzen; vor Allem weiß er aus den früheren Versuchen zu folgern, daß die mit dem Wasser in die Wurzeln eintretenden Salze nicht bloß Reizmittel, sondern Nahrungstoffe sind und, wie schon erwähnt, wußte er sich die Sauerstoffathmung der Pflanzen nach Saussure's Beobachtung trefflich zurecht zu legen; aber auch ihm war die Kohlenstoffassimilation der Stein des Anstoßes; wie so Vielen vor und nach ihm, wurde auch ihm das Verständniß verwirrt durch die simple Thatsache, daß es sich sowohl bei der Ernährung, wie bei der Athmung der Pflanzen um gasförmige Stoffe handelt; indem er beide Vorgänge als Respirationprocessse in einen Topf warf, schien ihm die Sauerstoffathmung als die allein wichtige und begreifliche Funktion; während ihm die Kohlen säurezersehung am Licht unnöthig, für den Haushalt der Pflanze gleichgiltig erschien; statt eine einfache Rechnung anzustellen, ob die anscheinend so geringe Menge der atmosphärischen Kohlen säure nicht doch vielleicht ausreiche, um die Vegetation mit Kohlenstoff zu versehen, erklärt er sie einfach für ungenügend, und weil Pflanzen in sterilem Boden mit kohlen saurem Wasser begossen nicht gedeihen wollten, war es mit der Bedeutung der Kohlen säure vorbei. Auch ihm war die von den Chemikern unterdessen ausgebildete Humustheorie bequemer; wie Treviranus ließ auch er den gesammten Kohlenstoff der Pflanzen aus Bodenextrakt sich absetzen, ohne auch nur die hier einschlägigen Thatsachen sich genauer anzusehen; daß ein Bege-

tationsboden durch die Pflanzen nicht ärmer, sondern reicher an Humus wird, leugnete Meyen ausdrücklich. Es versteht sich nun von selbst, daß alles, was Treviranus und Meyen über die chemische Seite der Pflanzenernährung etwa sonst noch im Einzelnen richtig zu sagen wußten, doch für eine Gesamtaufassung der Ernährungsvorgänge völlig werthlos blieb, da die Cardinalpunkte der gesammten Ernährungstheorie der Pflanzen: die Herkunft des Kohlenstoffs derselben, die Mitwirkung des Lichts und der Atmosphäre durchaus verkannt waren. Das Beste, was Ingen-Houß, Senebier und Saussure geleistet hatten, war so für die deutschen Pflanzenphysiologen völlig abhanden gekommen.

## 6.

## Feststellung des Nahrungsmaterials der Pflanzen.

1840 — 1860.

Im vorigen Abschnitt zeigte sich bereits, wie schon im Lauf der dreißiger Jahre Ansichten hervortraten, welche geeignet waren, die Annahme der Lebenskraft wenigstens bei der Erklärung einzelner wichtiger Vegetationserscheinungen als überflüssig erscheinen zu lassen: so die Erklärung der Eigenwärme durch chemische Vorgänge, die der Saftbewegung durch Diöziose; auch auf dem Gebiet der Chemie, wo noch 1827 Berzelius die organischen Stoffe als die unter dem Einfluß der Lebenskraft gebildeten von den unorganischen unterschieden hatte, brach sich schon im Lauf der dreißiger Jahre die Ansicht Bahn, daß ein derartiges Eingreifen der Lebenskraft zurückzuweisen sei, da es wiederholt gelang, organische Verbindungen auf künstlichem Wege aus unorganischem Material, also ohne die Hilfe der Lebenskraft zu erzeugen. Ueberhaupt lag es in der nunmehr zur Geltung kommenden, gegen die frühere Naturphilosophie sich kehrenden Richtung, die mit dem Begriff der Lebenskraft verknüpfte Unklarheit abzuweisen und dem Gedanken Geltung zu verschaffen, daß die chemischen und physikalischen Geseze außerhalb wie innerhalb der Organismen in gleicher Weise gültig sind und von den hervorragenderen Vertretern

der Naturwissenschaft wurde dieser Gedanke seit 1840 wie ein Axiom, wenn auch nicht immer ausgesprochen, so doch bei jedem Erklärungsversuch physiologischer Erscheinungen zu Grunde gelegt.

Von dieser Seite her also war der geistigen Bewegung schon vor dem Jahre 1840 eine freiere Bahn geöffnet, und wie auf dem Gebiet der Morphologie und Phytotomie um diese Zeit die streng inductive Forschung, vor Allem die Feststellung der Thatfachen und eine strengere Handhabung der Logik gefordert wurde, so geschah dasselbe auch auf dem Gebiet der Ernährungslehre. Hier handelte es sich aber zunächst weniger darum, neue Thatfachen zu entdecken, als vielmehr das bereits Bekannte, das, was Ingen-Houff, Senebier und Saussure geleistet, richtig zu würdigen und es von all den Verirrungen der letzten Jahrzehnte zu befreien. Die Hauptvertreter der Pflanzenphysiologie, De Candoile, Treviranus, Meyen u. A. hatten sich die Aufgabe erschwert, indem sie die einzelnen Fragen der Ernährungsphysiologie, zumal die chemischen von den mechanischen nicht streng genug sonderten; über einem ganz überflüssigen Wüsth von Nebendingen war die nächstliegende Frage: aus was für Stoffen denn überhaupt die Nahrung der Pflanzen bestehe, mehr nebensächlich behandelt worden, und durch die von den Chemikern und Landwirthen ausgebildete Humustheorie, die sich bei Treviranus u. A. so leicht in die Lehre von der Lebenskraft einreihen ließ, wurde die Sache vollends verdorben. Es war Liebig's großes Verdienst, diese Unklarheiten und all den überflüssigen Ballast, der sich an die Frage nach den Nährstoffen der Pflanze nach und nach angehängt hatte, zu beseitigen und die hier in Betracht kommenden Fragepunkte vollkommen klar zu legen; war dieß einmal geschehen, so verstand sich ihre Beantwortung fast von selbst, denn die vorliegenden Erfahrungen lieferten dazu genügendes empirisches Material. Manche sich hierbei ergebenden tiefer in das Einzelne eindringenden Fragen erforderten dagegen neue, ausgedehnte experimentelle Untersuchungen, welche im Lauf der vierziger und fünfziger Jahre an Boussingault ihren fruchtbarsten und befähigsten Bearbeiter fanden.

Bevor wir jedoch auf eine nähere Betrachtung der Leistungen Liebig's und Boussingault's eingehen, mag zur Charakteristik der Schwankung, welche die Ansichten in den Jahren vor und nach 1840 erfuhren, noch einer anderen Literatur-Erscheinung gedacht werden. Ein ungenannter „Freund der Wissenschaft“ hatte 1838 der Göttinger Akademie einen Preis für die Beantwortung der Frage zur Verfügung gestellt: „ob die sogenannten unorganischen Elemente, welche in der Asche der Pflanzen gefunden werden, auch dann in den Pflanzen sich finden, wenn sie denselben von außen nicht dargeboten werden; und ob jene Elemente so wesentliche Bestandtheile des vegetabilischen Organismus sind, daß dieser sie zu seiner völligen Ausbildung durchaus bedarf.“ Der erste Satz dieser Frage erscheint uns jetzt geradezu unsinnig, insofern er die Möglichkeit zuläßt, daß Elementarstoffe überhaupt entstehen, und daß speciell gewisse Elemente in den Pflanzen entstehen sollen, eine Annahme, die noch ganz in den Gedankenkreis der Naturphilosophie und Lebenskraft gehört. Es war den Verfassern der gekrönten Preisschrift: Wiegman und Polstorff (1842), zwei Männern der neueren Richtung, nicht schwer, diesen ersten Theil der Frage zu verneinen, um so mehr, als die Beantwortung des zweiten Theiles diese Verneinung bereits in sich schloß. Die zum Zweck der letzteren von Wiegman und Polstorff angestellten Untersuchungen waren in durchaus verständiger Weise eingeleitet, wenn sie auch immerhin noch von der Annahme ausgingen, daß ein gewisses Quantum humus-saurer Verbindungen in den Nahrungsgemenge nicht fehlen dürfe. Ihre viel zweckmäßiger, als alle früheren, durchgeführten Vegetationsversuche, zeigten schlagend, daß die Aufnahme der Aschenbestandtheile zur normalen Ernährung der Pflanzen nothwendig ist und zugleich ließen es sich die Verfasser angelegen sein, eine Reihe anderer Ernährungsfragen in den Kreis ihrer Betrachtung zu ziehen, wobei sich jedoch bereits der Einfluß von Liebig's unterdessen erschienenem Buch geltend machte.

Es war dieß die 1840 zuerst erschienene, später noch vielfach neu aufgelegte und erweiterte Schrift: „Die organische



Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie.“ Schon der Name des Autors, des hervorragendsten Chemikers Deutschlands, ließ erwarten, daß hier die Ernährungsfragen in einer ganz andern Form, als bisher würden behandelt werden und diese Erwartung wurde nicht nur nicht getäuscht, sondern noch weit übertroffen durch die Neuheit und Kühnheit, mit welcher Liebig die wichtigsten Punkte der Ernährungstheorie beleuchtete, das principiell Wichtige herausgriff und unbekümmert um alles Herkommen das Nebensächliche und Unbedeutende, was die Frage bisher nur verwirrt hatte, ganz außer Acht ließ. Dazu kam, daß sich Liebig gerade in den wichtigsten Punkten auf längst bekannte Thatsachen stützen konnte und daß er dieselben nur mit dem Licht seines chemischen Wissens zu beleuchten brauchte, um an die Stelle des bisherigen Dunkels, plötzlich Klarheit treten zu lassen. Seiner Hauptabsicht entsprechend, die organische Chemie und Pflanzenphysiologie der Agricultur dienstbar zu machen, richtete Liebig die Schärfe seiner Kritik zunächst gegen die bisher von den Chemikern und Landwirthen ausgebildete, von verschiedenen Pflanzenphysiologen unbedachtsam angenommene Humustheorie; sie mußte vor Allem beseitigt sein, wenn die Frage beantwortet werden sollte, aus welchen Stoffen die Nahrungssubstanz der Pflanzen besteht; denn die Humustheorie war nicht nur unrichtig, sondern viel schlimmer als das, sie war das Produkt einer Gedankenlosigkeit, welche die ganz offen daliegenden Thatsachen übersah; Liebig zeigte, daß der sogenannte Humus durch die Vegetation nicht nur nicht vermindert, sondern beständig vermehrt wird, daß der vorhandene zur Ernährung einer kräftigen Vegetation auf die Dauer gar nicht hinreichen würde und daß er von Pflanzen überhaupt nicht aufgenommen wird. War dies einmal festgestellt, und Liebig's Berechnungen ließen darüber keinen Zweifel, so blieb eben nur eine einzige Quelle des Kohlenstoffs der Pflanze übrig: die atmosphärische Kohlensäure, von welcher eine sehr einfache, auf die eudiometrischen Ergebnisse gestützte Rechnung darthat, daß ihre Quantität auf undenkliche Zeiten hinaus für die Vegetation der gesammten Erde ausreicht.

Freilich ging Liebig in seinem Eifer viel zu weit, wenn er in der ächten Athmung der Pflanzen, weil dieselbe mit Kohlensäure-Aushauchung verbunden ist, etwas Widersinniges fand und die Thatsächlichkeit derselben einfach bestritt. Dagegen fand erst jetzt die von *Saussure* festgestellte Thatsache, daß mit dem Kohlenstoff zugleich die Elemente des Wassers assimilirt werden, ihre klare theoretische Beleuchtung. Besser als *Saussure* verstand es *Liebig*, die ganze Bedeutung dieser Thatsache für die Ernährungstheorie zu verwerthen. Doch waren es nicht diese gewichtigen Erwägungen, welche von den Anhängern und Gegnern *Liebig's* in erster Linie beachtet wurden; die praktische Tendenz seines Buches brachte es vielmehr mit sich, daß sich die Diskussion, welche dasselbe zumal bei Chemikern und Landwirthen hervorrief, vorwiegend um die Frage nach der Herkunft des Stickstoffs der Pflanzensubstanz drehte. Wie den Kohlenstoff, so ließ die bisherige Humustheorie auch den Stickstoff in Form organischer Verbindungen in die Pflanzen eintreten. *Saussure* hatte zwar in seinem grundlegenden Werk 1804, wie wir sahen, das Ammoniak als eine Stickstoffverbindung genannt, welche mit in Betracht gezogen werden könne, ohne jedoch zu einer bestimmteren Entscheidung zu gelangen. Von ganz anderen Gesichtspuncten ausgehend, gestützt auf seine eigenen Untersuchungen über die Natur des Stickstoffs und seiner Verbindungen, kam dagegen *Liebig* zu dem Resultat, daß das Ammoniak in letzter Instanz die einzige Quelle des Stickstoffs der Pflanzensubstanz sein müsse und daß das Ammoniak in der Atmosphäre und im Boden vollkommen hinreiche, um die Vegetation mit genügenden Stickstoffmengen zu versehen, gerade so, wie die atmosphärische Kohlensäure zuletzt die einzige Quelle alles Kohlenstoffs der Pflanzen ist; und so kam *Liebig* zu dem Schluß: „Kohlensäure, Ammoniak und Wasser enthalten in ihren Elementen die Bedingungen zur Erzeugung aller Thier- und Pflanzenstoffe während ihres Lebens. Kohlensäure, Ammoniak und Wasser sind die letzten Produkte des chemischen Processes ihrer Fäulniß und Verwesung.“

Weniger glücklich, unseres Bedünkens, war wenigstens in der

Form der Darstellung, was Liebig über die Nothwendigkeit und specifische Bedeutung der Aschenbestandtheile für die Ernährung der Pflanze sagt. Statt den Nachdruck auf die experimentelle Beantwortung der Frage zu legen: welche Bestandtheile der Asche sind für das Gedeihen einer oder aller Pflanzen absolut unentbehrlich, verlor sich Liebig hier in geistreiche chemische Theorien, welche über die Bedeutung der unorganischen Basen für die Bindung der Pflanzensäuren Auskunft geben sollten, über die gegenseitige Ersetzbarkeit verschiedener Basen u. s. w.

Es ist für unsern Zweck nicht nöthig, den Anwendungen zu folgen, welche Liebig von seinen theoretischen Betrachtungen auf die Agricultur machte und noch viel weniger brauchen wir uns hier mit dem ungeheuren Aufsehen und den Diskussionen zu befassen, welche Liebig's Werk unter praktischen und theoretischen Landwirthen und Agriculturchemikern hervorrief. Keiner und bestimmter, als auf diesen Gebieten trat der wissenschaftliche Gewinn von Liebig's Betrachtungen über die Ernährung der Pflanzen bei den Pflanzenphysiologen hervor; für diese kamen ganz vorwiegend die oben hervorgehobenen Punkte in Betracht. Zwar rief Liebig's Werk auch hier lebhaften Widerspruch hervor und gerade die beiden Hauptvertreter der Pflanzenphysiologie im Anfang der vierziger Jahre, Schleiden und Mohl, traten mit schonungsloser Kritik gegen ihn auf, die zum Theil jedenfalls durch die eigenthümliche Beweisführung Liebig's, durch die den Botanikern ganz ungewohnte deduktive Behandlung physiologischer Fragen hervorgerufen war; außerdem aber hielten es beide für ihre Pflicht, den ehrenrührigen Auslassungen Liebig's gegen die Pflanzenphysiologen entgegenzutreten. Diesen letzteren und den Botanikern hatte er nämlich die Verantwortung für den ganzen Nonsens der Humustheorie und ihrer Dependenz aufgebürdet, und mit Recht fragte Mohl, ob etwa Saussure, Davy, Carl Sprengel, Berzelius, Mulder, welche die Humustheorie begründet hatten, Botaniker seien. Ganz überflüssig aber war, daß Mohl, Schleiden u. A. sich durch Liebig's Vorwurf getroffen fühlten, insofern es sich um Pflan-

zenphysiologen von Fach handelte; sie waren das ebensowenig wie Davy, Berzelius oder Mulder. Pflanzenphysiologen von Fach, officiële öffentliche Vertreter der Pflanzenphysiologie gab es ja überhaupt nicht und damals wie jetzt wurde eben Jeder, der sich gelegentlich mit pflanzenphysiologischen Fragen beschäftigte, als Pflanzenphysiolog bezeichnet. Die Polemik lief in dieser Beziehung also auf einen Wortstreit hinaus, während Liebig, Mohl und Schleiden sich die schöne Gelegenheit entgehen ließen, dem Gedanken öffentlich Geltung zu verschaffen, daß es hohe Zeit sei, für eine so wichtige Disciplin endlich öffentliche officiële Vertreter anzustellen, die sich ihr ganz ausschließlich widmen konnten; wie sollte man von den Professoren der Botanik, von denen Regierung und Publikum die Förderung und Ueberlieferung der Systematik, nunmehr auch die der Phytotomie, zudem die der Pharmacognosie erwarteten, und denen die Verwaltung botanischer Gärten einen guten Theil ihrer Zeit raubte, eine energische Förderung der Pflanzenphysiologie erwarten, die ihrerseits ausgedehnte physikalische und chemische Studien verlangt, und wo waren denn die Laboratorien und die Instrumente zum fachmäßigen Betrieb der Pflanzenphysiologie? Dieß Alles wurde nicht angeregt und so blieb es denn einstweilen bei altem Herkommen.

In der Sache selbst bezog sich übrigens die von Mohl, Schleiden, verschiedenen Agriculturchemikern u. dgl. gegen Liebig erhobene Polemik mehr auf Nebendinge, zu denen auch das gerechnet werden konnte, daß Liebig von den anatomischen Verhältnissen der Pflanze so gut wie Nichts verstand. Denn Hauptsache war, daß er die schiefen Ansichten über die wahre Natur der Pflanzennahrung zurecht gerichtet, grobe Irrthümer abgewiesen, das principiell Wichtige vom Unbedeutenden gesondert hatte. Daß ihm dieß vollkommen gelungen war, zeigt die gesammte Literatur über die Pflanzenernährung nach 1840; auch die erwähnten Streitschriften standen in der Hauptsache auf dem von Liebig geklärten Boden. Auf einmal wußten jetzt Alle, welche Bedeutung die Kohlen säurezersehung in grünen Pflanzen-

theilen habe, daß die Aschenbestandtheile für die Vegetation nicht bloß ein Gewürz sind u. dergl. m.; für Alle war in diesen Dingen ein fester Boden gewonnen, eine Anzahl von wissenschaftlichen Sätzen zum dauernden Gemeingut geworden; das schloß freilich nicht aus, daß es nunmehr für die Andern ein Verdienst war, die übrigen von Liebig aufgestellten Theorieen zu prüfen, z. B. seinen großen Mißgriff Betreffs der Athmung der Pflanzen zu corrigiren, was Mohl mit Nachdruck that.

Es ist bei den hier verfolgten Aufgaben weder möglich noch thunlich, auf alle die Einzelheiten einzugehen, welche in Folge der von Liebig gegebenen Anregungen nunmehr bis in die sechziger Jahre hinein diskutirt wurden, zumal alles das, was über die ersten Assimilationsprodukte in den Pflanzen und ihre etwaigen weiteren Metamorphosen durch den Stoffwechsel zur Sprache kam: ob die basischen Mineralbestandtheile nur wesentlich zur Bindung von Pflanzen Säuren dienen, ob diese letzteren die ersten Produkte der Assimilation sind, oder ob diese sofort Kohlenhydrate erzeugt u. s. w. mehr bloße Vermuthung, Deduktion und Combination blieb, die sich auf sichere Beobachtungen und geeignete Methoden nicht stützte; erst nach 1860 wurden in dieser Richtung neue Wege eingeschlagen und Resultate von Belang erzielt. Viel wichtiger war in jener Zeit für den Fortschritt der Wissenschaft die weitere Bearbeitung der Frage nach der Herkunft des in den Pflanzen assimilirten Stickstoffs; eine definitive Entscheidung hierüber war um so nöthiger, als Liebig's Deduktionen noch manchen Zweifeln Raum gaben und gerade der berühmteste Vertreter der Pflanzenphysiologie, Theodor de Saussure, in seinen alten Tagen den Fehler beging, sich zum Vertheidiger der Humustheorie Liebig gegenüber aufzuwerfen und die Behauptung aufzustellen (1842), daß das Ammoniak oder salpetersaure Salze nicht selbst Nahrungsmittel der Pflanze sind, sondern nur zur Auflösung des Humus dienen. Auch Andere konnten sich schwer von der alten, liebgewordenen Humuslehre ganz lossagen; wenn man sich auch, wie Mohl, der Wahrnehmung nicht verschloß, daß der Kohlenstoff der Pflanzen der Hauptsache nach aus der

Atmosphäre allein stammt, so glaubte man doch dem Humus schon wegen seines Stickstoffgehaltes eine die Vegetation wesentlich begünstigende Rolle zuschreiben zu müssen. Unter solchen Umständen war es höchst verdienstlich, daß Boussingault, der sich schon vor dem Erscheinen von Liebig's Buch mit experimentellen und analytischen Untersuchungen über die Keimung und Vegetation, speciell auch mit solchen über die Herkunft des Stickstoffs in den Pflanzen beschäftigt hatte, diese Frage aufnahm. Seine 1837 und 1838 hierüber ausgeführten Vegetationsversuche waren ohne ganz durchschlagendes Resultat geblieben; Boussingault aber setzte seine Vegetationsversuche Jahre lang fort und bildete von Jahr zu Jahr die Untersuchungsmethoden weiter aus. Durch seine zwischen 1851 und 1855 angestellten zahlreichen Experimente wurde endlich mit aller Sicherheit das Ergebniß festgestellt, daß die Pflanzen nicht im Stande sind, den freien Stickstoff der Atmosphäre zu assimiliren, daß man dagegen eine normale und kräftige Vegetation erzielt, wenn ihnen der Stickstoff in Form von salpetersauren Salzen dargeboten wird. Diese Vegetationsversuche Boussingault's lehrten zugleich, daß es möglich ist, in einem Boden, dem durch Ausglühen jede Spur organischer Substanz entzogen worden ist, dem man aber außer den Aschenbestandtheilen ein salpetersaures Salz zusetzt, eine normale Ernährung der Pflanzen zu erzielen; wodurch zugleich bewiesen war, daß der gesammte Kohlenstoffgehalt solcher Pflanzen ausschließlich aus der atmosphärischen Kohlensäure stammt, und daß die Mitwirkung des Humus dabei ganz überflüssig ist, daß also die günstige Wirkung eines humusreichen Bodens auf die Vegetation ganz andere Ursachen haben müsse, als die von der Humustheorie früher angenommenen. Es ist unmöglich, Boussingault's weitere Verdienste um die Ernährungstheorie der Pflanzen hier zur Sprache zu bringen, da sie sich zum Theil auf Spezialitäten beziehen, die besten und wichtigsten derselben aber erst nach 1860 publicirt worden sind, und deßhalb nicht mehr in den Rahmen unserer Geschichte gehören. Das aber ist hervorzuheben, daß Boussingault als der Be-

gründer der neueren Methoden. Ernährungsversuche anzustellen, genannt werden muß. Wie kläglich die Art und Weise war, in welcher man nach Saussure bis in die dreißiger Jahre hinein Vegetationsversuche im Interesse der Ernährungstheorie anzustellen pflegte, darüber hatte sich bereits Liebig drastisch genug ausgesprochen, ohne jedoch selbst bessere Methoden einzuführen; dies aber that Boussingault; um nur Eins z. B. hervorzuheben, hatten sich diejenigen, welche die Humusfrage experimentell entscheiden wollten, wie z. B. Hartig im Einverständniß mit Liebig u. A. gewöhnlich damit befaßt, den Pflanzen humusfaure Verbindungen darzubieten und zu sehen, was nun daraus entstehen würde. Boussingault machte es hier wie Columbus mit dem Ei: er zwang einfach die Pflanzen ohne jede Spur von Humus in einem künstlich bereiteten Boden und Nährstoffgemenge sich zu ernähren, um so unwiderleglich zu zeigen, daß sie des Humus nicht bedürfen.

In ähnlicher Weise wie Boussingault experimentirte auch in Deutschland der Fürst Salm-Horstmar, der sich vorwiegend mit der Frage beschäftigte, welche Bedeutung die einzelnen Säuren und Basen der Asche für die Ernährung der Pflanzen haben, ob einzelne derselben entbehrlich sind und welche die Pflanze nothwendig aufnehmen muß; Fragen die indessen erst im Lauf der sechziger Jahre ihrer Erledigung entgegengeführt wurden und zum Theil noch jetzt nicht entschieden sind.

Die Feststellung der Thatsache, daß chlorophyllhaltige Pflanzen die Gesamtmasse ihres Kohlenstoffs aus der atmosphärischen Kohlenäure beziehen, und daß diese auch für die nicht chlorophyllhaltigen Pflanzen und Thiere die ursprüngliche Quelle des Kohlenstoffs ist, daß ferner der in den Pflanzen assimilirte Stickstoff in Form von Ammoniak- oder salpetersauren Salzen aufgenommen wird und daß die Alkalien, alkalischen Erden in Form von schwefelsauren und phosphorsauren Salzen zur Ernährung der Pflanzen unerläßlich sind, halte ich für die Hauptergebnisse aller Bestrebungen auf dem Gebiet der Ernährungslehre in dem Zeitraum von 1840 — 1860, ohne damit behaupten zu wollen,

daß nicht schon Vieles angebahnt wurde, was erst nachher in den Vordergrund der Forschung trat.

Kaum nennenswerth sind dagegen die geringen Fortschritte, welche die Theorie der Saftbewegung der Pflanzen seit Dutrochet bis tief in die fünfziger Jahre hinein gemacht hat; doch war es ein Fortschritt, daß man die Endosmosenlehre nach und nach in ihrer physiologischen Bedeutung immer mehr schätzen lernte und daß die tiefere Begründung und die genauere Kenntniß der osmotischen Vorgänge nach und nach eine mehr in's Einzelne gehende Erklärung der Stoffbewegung ermöglichte, wenn auch noch keineswegs ein genügender Abschluß erzielt wurde; als eine Entdeckung von großem Belang ist hier aber vor Allem auf die 1857 von Hofmeister constatirte Thatsache hinzuweisen, daß dieselbe Erscheinung, welche man seit Jahrhunderten an der Weinrebe und an einigen Bäumen, später auch an den Agaven und an manchen Schlingpflanzen der Tropen unter dem Namen des Thränens oder Blutens kannte, und welche man auf gewisse Vegetationsperioden beschränkt glaubte, nicht nur allen mit ächten Holzzellen versehenen Gewächsen zukommt, sondern an diesen auch durch geeignete Mittel zu jeder Zeit hervorgerufen werden kann. Diese Verallgemeinerung war für die weitere Erforschung des Thränens selbst von großer Bedeutung.

Am schlimmsten sah es auch in dieser Periode noch mit der Lehre vom absteigenden Saft aus; auch jetzt noch berief man sich in dieser Beziehung immer wieder auf Experimente von derselben Art, wie bereits Malpighi, Du Hamel und Cotta sie angestellt hatten, Experimente, die im Grunde gar Nichts anderes bewiesen, als daß bei dikotylen Holzpflanzen überhaupt eine von den Blättern bereitete Nahrung durch die Rinde abwärts geführt wird. War jedoch einmal erkannt, daß alle organische Substanz ursprünglich in den Blättern entsteht, woran seit 1840 Niemand zweifeln konnte, so verstand es sich auch ohne solche Experimente von selbst, daß die zum Wachsthum der Wurzeln, wie der Knospen und Früchte



nöthigen Bildungstoffe aus den Blättern dorthin geleitet werden müssen. Die Frage konnte gar nicht mehr sein, ob überhaupt eine derartige Bewegung assimilirter Stoffe stattfindet, vielmehr trat jetzt die neue Frage heran, welche Gewebeformen diese Fortleitung vermitteln und von welcher Natur die in den Blättern erzeugten und in den übrigen Organen fortgeleiteten Substanzen sind. Beide Fragen ließen sich der Organisation der Pflanze entsprechend wesentlich nur auf mikrochemischem Wege entscheiden, ein Weg, der jedoch erst seit 1857 betreten und dann weiter ausgebildet wurde. Ueber die chemischen Verbindungen, welche durch die Assimilation in den Blättern zuerst erzeugt werden, wußte man, wie schon erwähnt, auch in den vierziger und fünfziger Jahren nichts Gewisses; De Candolle hatte, wie wir sahen eine gummiartige Substanz als primären Bildungsfaß daselbst entstehen lassen, aus welchem sich nun in den verschiedenen Gewebeformen die verschiedensten anderen Pflanzenstoffe abscheiden sollten. Theodor Hartig der sich in den fünfziger Jahren durch seine Untersuchungen über die Stärke im Holz der Bäume, das Klebermehl in den Samen, durch die Entdeckung der Siebröhren, durch Beobachtung des Wassergehaltes der Hölzer in verschiedenen Jahreszeiten und durch verschiedene andere Beiträge verdient gemacht hatte, beschäftigte sich auch mit der Theorie des absteigenden Saftes, den er sich als einen formlosen Urschleim dachte, aus welchem ähnlich, wie aus De Candolle's Gummi, unterwegs die verschiedensten anderen Pflanzenstoffe sich absetzen. „In den Blättern, sagt Hartig bot. Zeitung 1858 p. 341, wird der rohe Nahrungsfaß zu primitivem Bildungsfaß umgewandelt,“ und ferner „die Bildung der festen Reservestoffe (aus jenem) kann nicht ohne Abscheidung bedeutender Mengen wässriger Flüssigkeit geschehen.“ Die gelegentlichen Bemerkungen der verschiedensten Pflanzenphysiologen in den vierziger und fünfziger Jahren beweisen, daß ähnliche Vorstellungen von der Bildung eines derartigen Urschleims in den Blättern allgemein verbreitet waren.

### Drittes Capitel.

#### Geschichte der Phytodynamik.<sup>1)</sup>

Es ist gegenwärtig kaum zweifelhaft, daß die Mechanik des Wachstums, die der geotropischen und heliotropischen Krümmungen, der verschiedenen Arten periodischer Bewegungen, des Schlingens der Ranken und Schlingpflanzen, sowie der Reizbewegungen auf ein gemeinsames Princip sich wird zurückführen lassen, und daß bei allen diesen Bewegungen außer der Elasticität der Zellwände die noch unbekanntten Eigenschaften des Protoplasmas die wichtigste Rolle spielen; und insofern das Letztere der Fall ist, werden auch die sogenannten Protoplasmaströmungen und das Schwimmen der Schwärmsporen und ähnliche Vorgänge jenen phytodynamischen Erscheinungen anzureihen sein. Unter diesem Gesichtspunct erscheint die Phytodynamik als eine der wichtigsten Grundlagen der gesammten Pflanzenphysiologie. Die Erkenntniß dieses Sachverhaltes ist jedoch neuesten Datums und es hieße der Vergangenheit etwas ihr ganz Fremdes andichten, wenn man annehmen wollte, daß den früheren Pflanzenphysiologen eine derartige Auffassung der Bewegungen im Pflanzenreich vorgeschwebt habe. Vielmehr wurden diese in früheren Jahrhunderten kaum als Curiositäten beachtet und einiges Nachdenken begann man ihnen erst am Ende des 17. Jahrhunderts

<sup>1)</sup> Zur Vermeidung des weitschweifigen Ausdruckes: „Lehre von den Bewegungen im Pflanzenreich“ sei es erlaubt, den kürzeren: Phytodynamik zu benutzen.

zu widmen und nur sehr langsam gelang es später, die zum Theil sehr verwickelten, hier in Betracht kommenden Verhältnisse zu entwirren, die Abhängigkeit der phytodynamischen Erscheinungen von äußeren Einflüssen zu bestimmen und die mechanischen Bedingungen ihres Geschehens einigermaßen klar zu legen.

Einzelne Bewegungen von Pflanzentheilen zogen schon in alter Zeit die Aufmerksamkeit verschiedener Schriftsteller auf sich, die ihrer jedoch nur flüchtig erwähnen; so rührt die erste Nachricht über die heliotropischen Bewegungen mancher Blüthenstiele schon von Varro her, nach welchem man damals solche Blumen als heliotropische bezeichnete und im folgenden Jahrhundert erwähnte Plinius, daß bei herannahendem Unwetter die Blätter des Klees sich schließen; Albertus Magnus im 13., Valerius Cordus und Garcias del Huerto im 16. Jahrhundert hielten zuerst die täglichen periodischen Bewegungen der Fiederblättchen einiger Leguminosen der Erwähnung werth; Caesalpin aber beachtete auch schon die Bewegungen der Ranken und Schlingpflanzen und wunderte sich darüber, daß die letzteren ihre Stützen gewissermaßen aufsuchen. Mehr als diese alltäglichen Erscheinungen mußte die auffallende Reizbarkeit der Blätter der aus Amerika eingeführten *Mimosa pudica* die Aufmerksamkeit auf sich ziehen, und so finden wir schon in Robert Hooke's Mikrographie 1667 eine Abhandlung über die Ursachen derselben. Aber auch die Reizbarkeit der Staubgefäße von *Centaurea* wurde schon 1653 von Borelli erwähnt.

1) Die ersten theoretischen Bestrebungen treten uns auch auf diesem Gebiet am Ende des 17. Jahrhunderts entgegen. Eine zusammenfassende Darstellung phytodynamischer Erscheinungen gab Ray in seiner *Historia plantarum* 1693 und zwar sogleich im Beginn seiner allgemeinen Betrachtungen über das Wesen der Pflanze, die er an den Satz des Jungius: *Planta est corpus vivens, non sentiens etc.* anknüpft. Obgleich er noch ähnlich, wie Caesalpin, an eine aristotelische Pflanzenseele zu glauben scheint, geht seine Behandlung doch wesentlich darauf aus, die Bewegungen, über welche er berichtet, mechanisch-physikalisch zu

erklären; namentlich sucht er darzuthun, daß die Reizbarkeit der Mimose nicht auf Empfindung, sondern auf bekannten physikalischen Ursachen beruhe. Er betrachtet die Reizbewegungen in Folge einer Berührung als durch eine Zusammenziehung verursacht, die ihrerseits durch Wellen oder Erschlaffung hervorgebracht werde. Von dem mechanischen Vorgang der Reizbewegung selbst sucht er nach Maßgabe der damals vorhandenen Kenntnisse Rechenenschaft zu geben: die Blätter, sagt er, bleiben überhaupt nur deshalb straff, weil ihr Verdunstungsverlust vom Stamme her immer durch zufließendes Wasser ersetzt wird; wenn nun in Folge einer Berührung die Saftwege der Mimosenblätter zusammengedrückt werden, so reiche der Zufluß nicht mehr hin, sie vor Erschlaffung zu schützen. Wie es auch bis auf die neue Zeit geschehen ist, verwechselte Ray dabei die Reizbewegungen mit den täglichen periodischen, deren Vorkommen er nicht nur bei den Blättern der Leguminosen, sondern bei fast allen ähnlich gefiederten Blättern angiebt; mit diesen periodischen Blattbewegungen stellt er aber auch das periodische Oeffnen und Schließen der Blüthen von Calendula, Cichorium, Convolvulus u. a. in eine Reihe. Daß diese letzteren aber durch Temperaturveränderungen hervorgerufen werden, schien ihm durch ein Experiment des Jacob Cornutus mit Anemonen-Blüthen bewiesen, welche abgeschnitten und an einem warmen Ort in einem wohlverschlossenen Kasten sich zu ungewohnter Zeit öffneten, wenn auch nur der Blüthenstiel in warmes Wasser tauchte. Diese ganz richtige, später verloren gegangene und erst vor wenigen Jahren neu entdeckte Abhängigkeit der Blüthenbewegungen von Temperaturveränderungen übertrug nun Ray auch auf die periodischen Bewegungen der Laubblätter, welche wie er sich ausdrückt, bei hereinbrechender Nachtkälte sich zusammenlegen, um sich am Tage wieder zu entfalten und da er diese mit den Reizbewegungen der Mimose für gleichartig hielt, so glaubte er auch erklären zu müssen, in welcher Weise Abkühlung einen ähnlichen Reiz bewirken könne, wie bloße Berührung. Es lag bei dem damaligen Stand der Naturwissenschaft überhaupt sehr nahe,

Wärmeänderungen als erste Ursache verschiedener Bewegungen anzunehmen, da man eben von Bewegungsursachen, außer dem Stoß, andere kaum kannte. So erklärte denn Ray auch die jetzt als heliotropische bezeichneten Bewegungen wachsender Stengel durch eine Temperaturdifferenz auf den entgegengesetzten Seiten derselben. Eine gewisser Dr. Sharron hatte die Stengel seiner Versuchspflanzen nach derjenigen Stelle eines Fensters hinwachsen sehen, wo die Luft durch eine Oeffnung freien Zutritt fand; hieraus und aus der starken Verlängerung von Pflanzen in geschlossenen Räumen, die er der höheren Temperatur zuschrieb, zog er den Schluß, daß die kältere Luft die von ihr getroffene Seite eines Stengels am raschen Wachsthum hindert, und daß somit eine Concavität auf dieser Seite eintreten müsse. Aehnlich wie De Candolle 140 Jahre später benutzte also schon Ray das Etiollement der Pflanzen in geschlossenen Räumen zur Erklärung ihrer heliotropischen Krümmungen, nur mit dem Unterschied, daß er die rasche Verlängerung vergeilter Pflanzen, nicht wie De Candolle dem Lichtmangel, sondern der höheren Temperatur zuschrieb. Dagegen erkannte Ray klar genug, daß das Ergrünen der Blätter nicht durch den Luftzutritt, sondern durch das Licht bewirkt wird, da, wie er sagt, die Pflanzen unter Glasglocken ergrünen, was unter einem opaken Gefäß nicht geschieht; wenn sie aber unter Glas weniger ergrünen, als in freier Luft, so rühre dieß daher, daß das Glas gewisse Lichtstrahlen absorhirt und andere reflektirt. Indessen hielt Ray ebenso, wie fast alle späteren Beobachter bis auf die neueste Zeit, die Verlängerung und Mißfärbung etiolirter Pflanzen nicht hinreichend aneinander; seine Darstellung dieser Erscheinung leidet daher an manchen Unklarheiten.

Es ist schon von Anderen darauf hingewiesen worden, daß eine der merkwürdigsten hieher gehörigen Erscheinungen gerade deshalb gewöhnlich gar nicht beachtet wird, weil sie durch ihre Alltäglichkeit als etwas Selbstverständliches nicht weiter auffällt: die Thatsache, daß die Hauptstämme senkrecht aufwärts, die Hauptwurzeln abwärts wachsen. Der französische Akademiker

Dodart, dem wir schon in der Geschichte der Ernährungslehre begegnet sind, erwarb sich das große Verdienst, zuerst 1700 diese anscheinend selbstverständliche Erscheinung sehr merkwürdig zu finden, sich zunächst durch Versuche an Keimpflanzen davon zu überzeugen, daß diese vertikalen Stellungen durch Krümmungen zu Stande kommen und sich zu fragen, was möglicher Weise die physikalische Ursache davon sein könne, daß sich Hauptwurzeln aus abnormer Lage immer nach unten, Hauptstämme nach oben krümmen, bis sie senkrecht stehen. Es war von untergeordneter Bedeutung, daß seine mechanische Erklärung ganz ungenügend ausfiel, indem er annahm, daß die Fasern der Wurzeln sich auf der feuchteren Seite zusammenziehen, die des Stammes auf derselben ausdehnen; denn viel wichtiger war, daß diese merkwürdigen Erscheinungen überhaupt zum Gegenstand wissenschaftlicher Forschung gemacht wurden und die Literatur zeigt, daß bald darauf verschiedene Naturforscher ihr Interesse derselben zuwandten und ihren Scharfsinn an Erklärungsversuchen übten, worauf wir noch zurückkommen.

Eine noch allgemeinere Erscheinung als der vertikale Wuchs der Hauptstämme und Wurzeln ist aber das Wachsthum der Pflanzen überhaupt und sicherlich gehörte ebensoviel, ja noch größerer Forschungsgeist dazu, sich die Frage vorzulegen, ob und wie das Wachsen der Pflanzen mechanisch erklärt werden könne. Mariotte hatte schon 1679, wenn auch nur gelegentlich, diese Frage berührt und die Ausdehnung des Markes, das hieß damals des parenchymatischen Gewebes, als die Ursache des Wachsthums der Pflanzentheile in Anspruch genommen; ein Gedanke, der wohl aus der aristotelischen Lehre vom Sitz der Pflanzenseele im Mark entsprungen sein möchte, den aber Mariotte physikalisch zu begründen suchte. Viel eingehender beschäftigte sich Hales in seinen *Statical essays* 1727 mit Betrachtungen über das Wachsthum der Pflanzen. An den schon in der Ernährungslehre vorgeführten Gedankengang anknüpfend, leitet Hales seine Betrachtungen über das Wachsthum mit der Bemerkung ein, daß die Pflanzen aus Schwefel, flüchtigen Salzen

Erde, Wasser und Luft zusammengesetzt sind, von denen die ersten vier einander anziehen und deshalb den festen, trägen Theil der Pflanzensubstanz bilden; dasselbe thue jedoch die Luft nur solange, als sie durch jene in einem festen Zustand erhalten wird; sobald sie aber frei werde, sei sie expansibel; und auf diese Ausdehnungskraft der Luft, durch welche die Pflanzensäfte belebt und gekräftigt werden, baut er seine mechanische Theorie des Wachsthum; nach ihr werden so die geschmeidigen Theile der Pflanze ausgedehnt und indem sich die Luft mit anderen Bestandtheilen verbindet, also fest wird, werde Wärme und Bewegung erzeugt, wodurch die Safttheilchen nach und nach eine Gestalt annehmen. Das waren die Principien, von denen Hales ausging. Um aber etwas Näheres zu erfahren über die Art, wie das Wachsthum der Pflanzentheile fortschreitet, machte er an jungen Stengeln und Blättern äquidistante Einstiche und es fand sich, daß diese durch das Wachsthum ihre Entfernungen um so mehr vergrößerten, je jünger die zwischen ihnen liegenden Theile waren. Dabei fiel ihm besonders die starke Verlängerung durch das Wachsthum auf, weil wie er sagt, die Gefäße trotz derselben doch hohl bleiben, gerade so, wie ein Glasröhrchen auch bei der stärksten Ausziehung seinen Kanal behält. Er findet nämlich Borelli's Meinung bestätigt, der junge Trieb wachse dadurch, daß die Feuchtigkeit im schwammigen Mark sich ausdehnt; daß hierbei der wachsende Sproß nicht auch in gleichem Grade quer ausgedehnt wird, sich also nicht kugelig abrundet wie ein Apfel, sucht er aus der Struktur des Zellgewebes darzuthun. Daß aber die im Zellgewebe eingeschlossene Luft und der Saft mit hinreichender Kraft eindringe, um eine so große Ausdehnung zu bewirken, findet Hales durch seine Versuche bewiesen, welche über die große Kraft, womit das Wasser in blutenden Weinstöcken emporsteigt und in quellende Erbsen eindringt, Auskunft geben; auch wisse man, daß Wasser mit großer Kraft wirke, wenn es in einer Maschine erhitzt wird, in welcher Wasser durch Hitze in die Höhe getrieben werden kann; der Pflanzensaft, der nichts Anderes sei, als eine Verbindung von Wasser, Luft und

anderen wirksamen Theilen, bringe deshalb mit sehr großer Kraft in die Röhren und Zellen, wenn er durch die Sonne erwärmt wird.

2) Im Lauf des 18. Jahrhunderts mehrte sich nach und nach die Zahl der phytodynamischen Erscheinungen, denen die Physiologen mehr oder weniger Beachtung schenkten; auch wurden wiederholt Versuche zur mechanischen Erklärung derselben gemacht, die aber meist ganz ungenügend ausfielen, da man die verschiedenartigsten Bewegungen confundirte, ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen nicht genau erkannte und von dem anatomischen Bau der beweglichen Theile, bei dem gänzlichen Verfall der Phytotomie in jener Zeit, nur höchst unklare Vorstellungen hatte. Die wichtigste Rolle bei den Erklärungen spielte die Feuchtigkeit und Wärme, deren Wirkungsweise jedoch immer nur in ganz allgemeinen Ausdrücken angedeutet wurde; man sprach von den mechanischen Vorgängen in der Pflanze ungefähr so, wie Jemand, der nur ganz unbestimmte Vorstellungen von den Eigenschaften des Dampfes und dem inneren Bau einer Dampfmaschine besitzt, über die Bewegungen derselben reden würde. Es kam der Mehrzahl der Schriftsteller, dem Zeitgeist entsprechend, offenbar mehr darauf an, im Allgemeinen nur zu bekennen, daß sie die Lebenserscheinungen der Pflanzen nicht auf ein unbekanntes Seelenprincip, sondern auf mechanisch-physikalische Ursachen zurückführen wollten, ohne jedoch den Erscheinungen diejenige Anstrengung des Verstandes zu widmen, welche gerade auf diesem Gebiet ganz allein zu theoretischen Ergebnissen führen kann.

Daß Linné, der 1751 die periodischen Bewegungen der Blüten, 1755 die der Laubblätter zum Gegenstand seiner Betrachtung machte, sich auf eine mechanische Erklärung derselben nicht weiter einließ, lag ganz in seiner Art; er begnügte sich, die Aeußerlichkeiten dieser Erscheinungen an zahlreichen Pflanzenarten zu konstatiren, sie zu classificiren und die periodischen Bewegungen mit einem neuen Namen zu belegen, indem er die nächtlichen Stellungen als Pflanzenschlaf bezeichnete; diesen Ausdruck nahm



er jedoch keineswegs nur sinnbildlich oder metaphorisch, vielmehr sah er in dem Pflanzenschlaf eine, dem thierischen ganz analoge Erscheinung. Daß die Schlafbewegungen nicht willkürliche, sondern durch äußere Einflüsse bewirkt seien, folgte für ihn aus dem Wesen und Begriff der Pflanze, wonach diese zwar lebt und wächst, aber der Empfindung entbehrt. Hervorzuheben ist aber die richtige Wahrnehmung, daß es nicht oder nicht allein Wärme-, sondern Lichtveränderungen sind, welche die Schlafbewegungen der Blätter veranlassen, da dieselben in der gleichmäßigen Temperatur eines Gewächshauses ebenfalls stattfinden.

Im Gegensatz zu der zwar nur formalen, aber doch wohlgeordneten Behandlung, welche Linné diesen Bewegungsformen widmete, steht die gleichzeitige Bearbeitung dieser und anderer Erscheinungen von Seiten Bonnet's. Es läßt sich kaum etwas Formloseres, kaum eine gründlichere Verwirrung des Allerverschiedensten denken, als in den Experimenten und Reflexionen Bonnet's über die verschiedenen Bewegungen der Blätter und Stengel in seinem Werk „über den Nutzen der Blätter“ 1754; geotropische und heliotropische Krümmungen, Nutationen und periodische Blattbewegungen, Alles läuft hier durch einander; seine Versuche bieten zwar Jemanden, der schon weiß, worauf es ankommt, im Einzelnen ab und zu etwas Brauchbares, er selbst aber wußte Nichts aus ihnen zu machen. Eine vorgefaßte Meinung verdarb ihm von vornherein das Verständniß dessen, was seine Experimente ihm zeigten; ihm kam es nur darauf an, durch recht viele Beispiele zu beweisen, daß Stengel und Blätter unter allen Umständen sich so krümmen, drehen und wenden, daß die Blattunterseiten abwärts gerichtet werden, um den Thau auffangen zu können, der nach Bonnet die Hauptnahrung der Pflanzen ist und aus der Erde emporsteigt. Es ist nur ein geringes Lob, daß sich bei aller Verwirrung doch auch ab und zu einzelne richtige Wahrnehmungen ihm aufdrängten, wie die, daß vorwiegend die jungen und dehnbaren Organe, wenn sie aus ihrer natürlichen Lage gebracht worden sind, durch Krümmungen und Drehungen dieselbe wieder zu gewinnen suchen. Ganz ge-

danke los ist dagegen, was er aus seinen Versuchen über die mechanischen Ursachen derartiger Bewegungen folgerte; denn bei nur einigermaßen kritischer Behandlung hätte er zu ganz anderen Folgerungen gelangen müssen: die Wärme und Feuchtigkeit, sagt er nämlich, scheinen also die natürlichen Ursachen der Bewegung zu sein, die Wärme aber wirke stärker als die Feuchtigkeit und die Wärme der Sonne sei wirksamer, als die der Luft. Diese Erklärung traf nun gerade für die hauptsächlich von ihm beobachteten geotropischen und heliotropischen Krümmungen nicht zu. Nur in Einem Punct traf er schließlich das Richtige, daß nämlich die starke Verlängerung der Stengel, das Kleinbleiben der Blätter und ihre mangelhafte Färbung bei Pflanzen, welche in geschlossenen Räumen wachsen, durch partiellen oder gänzlichen Lichtmangel hervorgerufen wird, was übrigens bezüglich der Färbung schon Ray bewiesen hatte.

Obgleich Du Hamel die kritisch- und planlosen Untersuchungen Bonnet's, wie es auch später gewöhnlich geschah, mit großem Respekt behandelte, war doch seine eigene übersichtliche Darstellung verschiedener Pflanzenbewegungen viel besser. Im 6. Capitel des vierten Buches seiner *Physique des arbres* 1758, behandelte er unter dem Titel: Ueber die Richtung der Stengel und Wurzeln und über die Mutation der Pflanzentheile, die ihm bekannten phytodynamischen Erscheinungen. Unter der Rubrik: Aufrechte oder schiefe Richtung der Stengel und Wurzeln bespricht er die geotropischen, heliotropischen und einige andere Krümmungen; dann folgt ein Capitel über das Etiollement und unter dem Titel: Bewegungen von Pflanzen, welche gewissermaßen den freiwilligen Bewegungen der Thiere sich nähern, untersucht er die periodischen und Reizbewegungen der Mimosenblätter, um mit einem kurzen Bericht über Linné's Blüthenuhr und die hygroskopischen Bewegungen der Fruchtschalen zu schließen. Die Bewegungen der Ranken und schlingenden Stengel, von denen Du Hamel nur Wenig gewußt zu haben scheint, werden in dieser Zusammenstellung nicht behandelt; sie sind aber in einem früheren Capitel, im Zusammenhang mit

den Haaren, Dornen u. dergl. ähnlich wie schon bei Caesalpin erwähnt. Wenn wir in dieser Behandlungsweise der verschiedenen Bewegungen der Pflanzen eine Classification derselben sehen dürfen; so war diese jedenfalls noch eine höchst ungenügende, insofern sie Gleichartiges trennte, ganz Ungleichartiges vereinigte; trotzdem war sie doch schon eine viel geordnetere als bei Bonnet und im Einzelnen finden wir hier sogar recht werthvolle neue Beobachtungen. Du Hamel kann zunächst als derjenige gelten, der zuerst das Licht als die Veranlassung heliotropischer Krümmung in Anspruch nahm; was er bezeichnend genug aus Bonnet's Experimenten ableitete. Nachdem er sich in ähnlicher Weise wie Gales mit der Vertheilung des Wachsthums an Sprossen beschäftigt und erkannt hatte, daß dieses mit beginnender Verholzung aufhört, legte er sich auch die Frage vor: an welchen Stellen die Verlängerung der Wurzeln stattfindet und durch zweckmäßige Experimente fand er, daß jeder Wurzelsaden nur an seinem, einige Linien langen, Endstück wächst, alles Uebrige aber keine weitere Verlängerung erfährt. In dem Capitel über die Richtung der Pflanzentheile prüft er nun die Richtigkeit der bis dahin versuchten Erklärungen der geotropischen Krümmungen. Astruc und de la Hire hatten das Gewicht des absteigenden Saftes als die Ursache der Abwärtskrümmung der Wurzeln und die im Gewebe aufsteigenden leichteren Dünste als die Ursache der Aufwärtskrümmung der Stengel in Anspruch genommen, Bazin dagegen die Feuchtigkeit der Erde für den Geotropismus der Wurzel verantwortlich gemacht. Du Hamel unternahm es nun, zu entscheiden, ob es die Feuchtigkeit, geringere Temperatur oder Dunkelheit der Erde sei, welche die Abwärtskrümmung der Wurzeln veranlaßte, was er nach dem Ausfall seiner Versuche verneinen mußte. Uebrigens sah es mit seiner mechanischen Erklärung derjenigen Bewegungen, welche wir jetzt als geotropische, heliotropische und periodische bezeichnen würden, übel aus; denn er kam zu dem Schluß, daß die „Richtung der Dämpfe“ innerhalb der Pflanzengefäße und in der Umgebung der Pflanze mehr als andere Ursachen zur Her-

vorrufung derartiger Bewegungen beitragen, und wenn die Wärme und das Licht Einfluß darauf zu nehmen scheinen, so sei es vielleicht nur deshalb, weil sie Dämpfe erzeugen, oder diesen eine bestimmte Bewegung ertheilen. — Betreffs der Bewegungen der Mimosenblätter wiederholte Du Hamel einen schon 1729 von Mairan gemachten Versuch, bei welchem die periodische Bewegung auch in constanter Finsterniß fortbauerte; er kam zu demselben Resultate, aus dem er schloß, daß die periodischen Bewegungen der Mimose von Temperatur und Lichtänderungen nicht wesentlich abhängen; 1757 hatte Hill den Beleuchtungswechsel als die Ursache der Schlafbewegungen in Anspruch genommen, da er fand, daß eine am Tage vorgenommene Verdunkelung die Nachtstellung hervorrief; wogegen wieder Zinn 1759 zu einem ähnlichen Schluß wie Mairan und Du Hamel gelangte. Erst lange nachher wurde die Frage durch Dutrochet zum Theil geklärt. Du Hamel hielt es für nöthig, die früher von Tournefort geäußerte Meinung, daß die Pflanzenbewegungen durch Muskeln vermittelt werden, besonders zu widerlegen und zu zeigen, daß Tournefort's Pflanzenmuskeln hygroskopische Fasern sind.

Schließlich ist noch zu erwähnen, daß er zuerst bemerkte, daß die beiden Gabeläste einer Weinranke um eine zwischen ihnen befindliche Stütze in entgegengesetzter Richtung sich winden; auch scheint er der Erste gewesen zu sein, der die Reizbarkeit der Staubfäden von *Opuntia* und *Berberis* mit der der Mimosenblätter verglich; die Staubgefäße von *Berberis* wurden später mehrfach, zumal von Covolo 1764, Koelreuter 1788, Smith 1790 u. a. untersucht, ohne jedoch zu neuen Ergebnissen über die Natur der Reizbarkeit zu führen. Dieß geschah dagegen durch dal Covolo's berühmte Abhandlung 1764 über die Staubfäden der *Cynareen*, die zwar noch kein definitives Resultat ergab, aber werthvolle Einzelheiten brachte, welche einiges Licht auf die Mechanik dieser Reizbewegungen warfen. Koelreuter, der sich 1766 auch mit diesen Objecten beschäftigte, ging dabei weniger auf eine mechanische Erklärung derselben,

als da  
für di  
Anspr  
deckte  
genau  
Beweg  
mit d  
und n  
in Be  
fest, d  
in der  
der sic  
sich m  
band,  
Circul  
weilig  
wieder  
ranu  
der R  
deckte,  
latori  
des I  
wenig  
Pflan  
Schon  
hier,  
ander  
Wissen  
der M  
doch i  
zu mi  
mecha  
waren  
unmö

als darauf aus, die Reizbarkeit der Staubgefäße als Beweise für die Nothwendigkeit der Insectenhilfe bei der Bestäubung in Anspruch zu nehmen. — Eine Bewegung ganz neuer Art entdeckte Corti 1772 in den Schläuchen der Charen: die jetzt sogenannte Circulation des Protoplasma's; diese Form pflanzlicher Bewegung schien jedoch zunächst nicht die geringste Aehnlichkeit mit den damals bekannten phytodynamischen Vorgängen zu haben und wurde daher auch und noch lange nachher mit diesen nicht in Verbindung gebracht; vielmehr setzte sich bald der Irrthum fest, daß man es hier mit einer Circulation des Nahrungsaftes in dem Sinne früherer Physiologen zu thun habe; ein Irrthum der sich noch tief bis in unser Jahrhundert herein erhielt und sich mit den mißverstandenen Bewegungen des Milchsaftes verband, um sich bei Schulz Schulzenstein zur Lehre von der Circulation des Lebensaftes auszubilden. Uebrigens war zeitweilig Corti's Entdeckung wohl ihrer Fremdartigkeit wegen wieder in Vergessenheit gerathen, so daß sie 1811 von Treviranus erneuert werden mußte. Nicht viel besser stand es mit der Bewegung der Oscillatorien, (welche Adanson 1767 entdeckte, da sie Vaucher zunächst nur dazu verleitetete), die Oscillatorien für Thiere zu erklären.

3) So unvollkommen auch die theoretischen Bestrebungen des 18. Jahrhunderts auf diesem Gebiet waren, gingen sie doch wenigstens darauf aus, die verschiedenen Bewegungsformen der Pflanzen auf ein Spiel physikalischer Kräfte zurückzuführen. Schon in den letzten Jahren des Jahrhunderts trat jedoch auch hier, wie auf allen Gebieten der Botanik und Zoologie eine andere Auffassungsweise der gesunden Weiterentwicklung der Wissenschaft entgegen. Auch die Mehrzahl derer, die sich von der Naturphilosophie und ihren Redensarten fern hielten, glaubten doch in den Organismen etwas der übrigen Natur Fremdes sehen zu müssen; da die bisherigen Versuche, die Lebenserscheinungen mechanisch zu erklären, im Ganzen sehr ungenügend ausgefallen waren, hielt man jede derartige Erklärung überhaupt für ganz unmöglich, selbst für widersinnig, ohne zu bemerken, daß die

Lebenskraft, die nunmehr Alles erklären sollte, eben nur ein Wort war, in welchem man alles Unerklärliche im Leben der Organismen zusammenfaßte. Die Lebenskraft wurde personificirt, und bei den Bewegungen der Pflanzen glaubte man sie förmlich mit Händen greifen zu können. War aber eine Erscheinung einmal der Lebenskraft verfallen, dann gab man jede weitere Untersuchung auf; man verhielt sich namentlich den phytodynamischen Erscheinungen gegenüber, wie jener Bauer, der sich die Bewegung der Locomotive nur durch ein darin enthaltenes Pferd erklären konnte. Dazu kam, daß mit dem Ende des vorigen Jahrhunderts die Kenntniß des inneren Baues der Pflanzen ihren niedrigsten Stand erreicht hatte; das einzige Strukturelement, dessen Form man einigermaßen kannte, waren die abrollbaren Spiralfasern, in deren hygroskopischen Bewegungen man die Zuckungen der Lebenskraft mit der Spiraltendenz der Pflanze vereinigt sah. Indem man zugleich ganze Gefäßbündel für Spiralfasern hielt, oder doch die Gefäßbündel ganz aus solchen bestehen ließ, sah man in ihnen die vegetabilischen Muskeln, die sich durch Reize der verschiedensten Art contrahiren und so die Bewegungen der Pflanzenorgane verursachen sollten, wobei man nicht einmal bedachte, daß gerade bei den Organen, welche, wie die der reizbaren und periodisch beweglichen Blätter, die auffallendsten Bewegungen zeigen, dieser Muskel eine centrale Lage besitzt, die ihn zu der ihm zugeschriebenen Funktion ganz unfähig macht. Es wäre ziemlich nutzlos und ermüdend, das Gesagte mit zahlreichen Beispielen, die sich leicht sammeln ließen, zu belegen; nur einige Sätze aus Link's Grundlehren der Anatomie und Physiologie 1807 will ich anführen; sie sind besonders lehrreich, weil Link sich gegen die Naturphilosophie erklärte und auf Seiten der inductiven Wissenschaft zu stehen behauptete. Unter dem Titel: „Bewegungen der Pflanzen“ behandelte er aber die geotropischen Krümmungen, ebenso wie andere Bewegungen mit der damals gewöhnlichen Oberflächlichkeit, um schließlich zu finden, daß die Wachstumsrichtung der Stämme und Wurzeln durch eine in jeder Pflanze bestimmte Polarität bewirkt wird,

„die uns auf höhere Verbindungen unseres Planeten im Welt-  
raum“ schließen läßt. „Daß das Licht die Ursache des Pflanzen-  
schlafs sei, ließ sich bald vermuthen“, sagt er, worauf nun die  
einander widersprechenden Angaben Hill's, Zinn's und De  
Candolle's zu einem unentwirrbaren Knoten verschlungen, an-  
geführt werden, der jeder logischen Behandlung spottet. Dann  
weist er aber die mechanischen Erklärungsversuche mit der Be-  
merkung ab, daß die Pflanzen ihren regelmäßigen Schlaf auch  
im Dunkeln und in der Kühle behalten, denn diese so merk-  
liche Angewöhnung sei eines der wichtigsten Kennzeichen der Vitalität.  
Zu demselben Resultat führt ihn Desfontaine's Erfahrung,  
daß eine Mimose, der Erschütterung einer Wagenfahrt ausgesetzt, sich  
anfangs zwar schließt, dann aber wieder ausbreitet. Bezüglich  
der raschen Schwingungen der Blättchen von *Hedysarum gyrans*  
und ähnlicher Bewegungen, weist er zwar Percival's An-  
nahme eines Willens der Pflanzen zurück; sie aber von mecha-  
nischen oder chemischen Gründen ableiten zu wollen, habe bisher  
nur zu Spielerei geführt.

Daß Männer, die Solches und noch weit Schlimmeres  
drucken ließen, auf diesem Gebiet nichts leisten konnten, liegt auf  
der Hand. Der eben so breite, als seichte Strom derartiger  
Meinungen fluthete aber noch lange, selbst bis in die dreißiger  
Jahre fort, bis er sich endlich verließ, als nach und nach seine  
Quellen durch neue Entdeckungen verstopft wurden und wissen-  
schaftliche Forschungen wieder die Oberhand gewannen. Denn  
einzelne ruhigere Denker, die sich mit leeren Worten nicht be-  
gnügten, hatten unterdessen den von Ray, Dodart, Gales,  
Du Hamel betretenen Weg weiter verfolgt und durch Experi-  
mente und ernstes Nachdenken neue Thatsachen zu Tage gefördert,  
welche die mechanische Erklärung phytodynamischer Erscheinungen  
wenigstens anbahnen konnten. In diesem Sinne hatte schon am  
Anfang dieses Zeitraums Senebier in seiner *Physiologie  
végétale* 1700 eine sehr ausführliche Untersuchung des Etiole-  
ments mitgetheilt, welche zwar an dem großen Fehler litt, daß  
er die im Finstern nicht stattfindende Kohlensäurezersehung für

die Mißfärbung der Blätter und die starke Streckung der Stengel verantwortlich machte; dafür aber brachte er die echt naturwissenschaftliche Methode zur Geltung, deren Geist sich auch darin ausdrückte, daß Senebier den Linné'schen Ausdruck Pflanzenschlaf unzutreffend fand, weil, wie er bemerkte, die schlafenden Blätter keineswegs erschläft, sondern ebenso schraff wie am Tage sind. — Ähnlich wie Senebier experimentirte auch De CandoUe über den Einfluß des Lichts auf die Vegetation (1806) und es gelang ihm nachzuweisen, daß die tägliche Periode der Blätter sich durch künstliche Beleuchtung umkehren läßt; wie schon in der Geschichte der Ernährungslehre erwähnt, war er zwar Anhänger der Lebenskraft, von der er jedoch nur dann Gebrauch machte, wenn physikalische Erklärungen versagten. — In das Jahr 1806 fällt aber noch eine der glänzendsten Entdeckungen, die den Naturphilosophen und Anhängern der Lebenskraft um jeden Preis, sehr unbequem wurde und gewiß dazu beigetragen hat, die wissenschaftliche Behandlung der Pflanzenbewegungen wieder auf die rechte Bahn zu leiten. Es war der von Andrew Knight<sup>1)</sup> gelieferte, experimentelle Nachweis, daß der verticale Wuchs der Stämme und Hauptwurzeln durch die Schwerkraft verursacht wird, indem er keimende Pflanzen an einem sich rasch drehenden Rade befestigte und sie so der Centrifugalkraft allein oder unter Mitwirkung der Schwere aussetzte; wie sonst der letzteren, so folgten hier die Keimwurzeln der Richtung der Centrifugalkraft, während die Keimstengel die entgegengesetzte Richtung annahmen. Die Frage war nun aber, auf welche Art die Schwere, resp. die Centrifugalkraft, es bewirkt, daß Wurzel und Stengel gerade entgegengesetzte Richtungen einschlagen, warum z. B. bei einer horizontal gelegten Pflanze die Wurzelspitze sich abwärts, der Stengel sich aufwärts krümmt. Knight nahm an, daß jene, wie eine halbweiche Masse durch ihr eigenes Ge-

<sup>1)</sup> Thomas Andrew Knight war Präsident der horticultural society, zu Wormsley Grange bei Herford 1758 geboren, zu London 1838 gest.



wicht sich abwärts biege, wogegen im Stengel der Nahrungsjaft sich nach der Unterseite hinzieht und diese so lange zu stärkerem Wachsthum veranlaßt, bis durch die so bewirkte Krümmung der Stengel wieder grade aufgerichtet ist. Auch hier, wie einst bei Dohart, kam zunächst wenig darauf an, daß die Erklärung sich später als ungenügend erwies; in jener Zeit konnte man sich bei ihr beruhigen, denn sie erklärte, was man von der Erscheinung kannte, genügend. Derselbe Geist echter Naturforschung, der sich in Knight's Erklärung des Geotropismus ausdrückte, fand übrigens seinen Ausdruck auch in zahlreichen anderen Beiträgen zur Pflanzenphysiologie, unter denen hier nur noch zwei erwähnt werden sollen; 1811 zeigte er, daß unter geeigneten Umständen Wurzeln von ihrer verticalen Richtung durch feuchte Erde abgelenkt werden können, eine Beobachtung, die später (1828) zwar von Johnson bestätigt, dann aber ganz vergessen wurde. Mehr Beachtung fand seine Entdeckung (1812), daß die Ranken von *Vitis* und *Ampelopsis* negativ heliotropisch sind, d. h. sich von der Lichtquelle wegwenden; die ersten Fälle dieser Art von Heliotropismus, für welche man auch jetzt eine nur geringe Zahl von Beispielen kennt, die aber deshalb von großem Interesse sind, weil sie lehren, daß die Beziehungen der Pflanzen zum Licht denselben Gegensatz zeigen, wie die zur Schwerkraft. Es war etwas von Hales' grader und kühner Logik in seinem Landsmanne Knight, der der Lebenskraft zum Troß mit mechanischen Erklärungen, wo sich die Möglichkeit bot, sofort bei der Hand war; so erklärte er auch das Winden der Ranken dadurch, daß der Druck der Stütze die Säfte nach der entgegengesetzten Seite treibe, die in Folge dessen stärker wächst und so die Krümmung bewirkt, durch welche die Ranke die Stütze umwindet. Diese Theorie war jedenfalls besser, als was später (1827) Hugo Mohl an ihre Stelle zu setzen suchte und bis auf die letzten Jahre ist keine bessere gegeben worden. Ähnlich war es auch mit Knight's Erklärung der geotropischen Krümmungen; zwar zeigte 1828 Johnson, daß abwärts krümmende Wurzelspitzen ein Gewicht, schwerer als sie selbst, in Bewegung

setzen, also nicht einfach hinabsinken, und Pinot 1829, daß sie auch in Quecksilber eindringen, daß also Knight's Theorie wenigstens betreffs der Wurzeln ungenügend ist; eine bessere wurde jedoch selbst bis heute nicht gefunden und seine Ansicht von dem Vorgang der Aufwärtskrümmung der Stengel ist ebenfalls auch heut noch nicht durch eine andere, allgemein angenommene ersetzt.

Bis in die zwanziger Jahre hatte sich allgemein die Annahme erhalten, daß die Bewegungen der Pflanzentheile durch die Spiralgefäße, oder, was damals gleichbedeutend war, durch die Gefäßbündel vermittelt werden. Da war es ein Ereigniß von Bedeutung, als Dutrochet 1822 bewies, daß die Bewegungen der Mimosenblätter durch die wechselnde Expansion der antagonistischen Parenchymmassen ihrer Polster hervorgerufen werden, daß bei den Krümmungen der letzteren das centrale Gefäßbündel also nur passiv mitgekrümmt wird. Zu dieser Ansicht war allerdings schon 1790 Lindsay durch ganz ähnliche Versuche, wie Dutrochet gelangt; seine ungedruckte Abhandlung darüber wurde aber erst 1827 von Burnett und Mayo an's Licht gezogen. Unter dessen hatte Dutrochet auch schon erkannt, daß das Licht die Bewegungen der Blätter in sehr verschiedenem Sinne beeinflusst, indem es die in dauernder Finsterniß starr gewordenen erst wieder in den normalen beweglichen Zustand versetzt, daß aber Beleuchtungswechsel auf diesen letzteren als Bewegungsreiz einwirkt.

Im Laufe der zwanziger Jahre regte sich vielseitig das Interesse an den verschiedenen Bewegungen der Pflanzenorgane. Im Jahr 1826 stellte die medicinische Facultät in Tübingen eine Preisfrage, welche Auskunft über die Eigenschaften der Ranken und Schlingpflanzen verlangte und dabei alle diejenigen Punkte hervorhob, welche nothwendig erst bereinigt sein mußten, wenn eine tiefere Einsicht in die Bewegungen dieser Organe, die man bis dahin fast ganz vernachlässigt hatte, gewonnen werden sollte. Die beiden gekrönten Preisschriften wurden 1827 publicirt. Die eine war von Palm, die andere von Hugo Mohl, beide

aber von sehr verschiedenem Werth; Palm's Schrift ist eine gute fleißige Schülerarbeit, die von Mohl hat durchaus nichts von einer solchen an sich; die Art der Darstellung, die genaue Literaturkenntniß, die Fülle eigener Erfahrung, die durchschlagende Kritik, die Hervorhebung des principiell Wichtigen, das Gefühl der Sicherheit und Ueberlegenheit, das sich hier ausspricht, läßt den Leser vergessen, daß er nicht die Arbeit eines gereiften Fachmannes, sondern die eines zweiundzwanzigjährigen Studenten vor sich hat. Diese akademische Preisschrift: über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen war nicht nur eine von Mohl's besten Abhandlungen, sondern überhaupt das Beste, was über diesen Gegenstand bis auf Darwin's denselben behandelnde Schrift 1865 geleistet worden ist. Es muß hier aber sogleich gesagt werden, daß Mohl die eigentlich mechanischen Vorgänge im Gewebe windender Ranken und Schlingpflanzen nicht erklärte, da er in beiden Fällen zur Annahme einer Reizbarkeit gelangte, in Folge deren die Umwindung der Stütze stattfindet und er diese Reizbarkeit nur „dynamisch“ nicht aber „mechanisch“ glaubte auffassen zu müssen; das hinderte jedoch nicht, daß Mohl seine Untersuchung bis auf diesen Punct durchaus im Sinne einer streng naturwissenschaftlichen durchführte und diejenigen Thatsachen, welche sich durch Beobachtung und Experiment feststellen ließen, so genau studirte, wie es bis dahin noch bei keiner Pflanzenbewegung geschehen war. Es war eine echt Mohl'sche Arbeit: streng inductiv bis zu dem Puncte, wo die deductive Forschung hätte anfangen müssen. Sehr werthvoll war zunächst die zweckmäßige Unterscheidung der hier in Betracht kommenden Organe in Ranken und schlingende Stengel, da das Verhalten beider wesentliche Verschiedenheiten zeigt; noch werthvoller die Entdeckung, daß die Berührung mit der Stütze als Reiz auf die Ranke wirkt, was er allerdings irrthümlich auch auf die schlingenden Stengel ausdehnte. Mohl trat sofort der neuen Ansicht Dutrochet's bei, daß es nicht die Gefäßbündel, sondern die Parenchymschichten sind, welche die Bewegungen vermitteln; die seit Caesalpin

immer wiederholte, wenn auch nur verschämt ausgedrückte Ansicht, daß die Ranken und Schlingpflanzen ihre Stützen „gleichsam auffuchen“, die seit Grew oft wiederholte, ganz gedankenlose Annahme, daß die verschiedene Richtung des Schlingens der Stengel durch den verschiedenen Einfluß des Laufs der Sonne und des Mondes bewirkt werde, wies er schlagend ab; dafür zeigte er, wie die Nutationsbewegungen der schlingenden Stengel vollkommen hinreichen, das sogenannte Auffuchen der Stützen zu erklären und wenn er die entsprechende Erscheinung bei den Ranken auch nicht entdeckte, so genügte das, was er sah, doch zur Abweisung jener veralteten Meinung. Auf die sehr zahlreichen, meist guten Einzelheiten einzugehen ist hier nicht der Ort, und daß manche derselben später berichtigt werden mußten, braucht kaum erwähnt zu werden. Hauptsache war, daß durch Mohl's umfangreiche Untersuchung ein Muster geliefert war, wie phytodynamische Erscheinungen allseitig zu studiren sind, bevor man an eine eigentlich mechanische Erklärung derselben denken kann.

Auch wenn es Mohl versucht hätte, die Vorgänge im Gewebe windender Organe mechanisch zu erklären, so hätte dieser Versuch doch scheitern müssen, da ein Agens, welches hier sicherlich mit in Betracht kommen mußte, die Diffusionsvorgänge, erst in demselben Jahr (1826), wo er die Bearbeitung unternahm, von Dutrochet entdeckt und erst später soweit studirt wurde, daß es sich zur Erklärung von Vegetationserscheinungen benutzen ließ. Dutrochet suchte die Endosmose schon 1828 in die Phytodynamik einzuführen, und insofern es sich dabei nur um den Nachweis handelt, wie überhaupt und im Allgemeinen durch Endosmose und Exosmose Turgescenzänderungen des Gewebes zu Stande kommen, war damit auch in der That ein neues mechanisches Erklärungsmittel für solche Vorgänge gewonnen, die man bis dahin vitalistisch glaubte auffassen zu müssen; allein in seinen späteren, ausführlichen Bearbeitungen des Geotropismus, Heliotropismus, der periodischen und Reizbewegungen u. s. w., die er in den „Mémoires“ 1837 zusammenstellte, gerieth Dutrochet in einen zwiefachen Irrthum; einerseits nahm er, um

durch Endosmose die verschiedensten Krümmungen zu erklären, Größen- und Schichtungsverhältnisse der Zellen an, die factisch nicht existiren und anderseits genügte ihm die Endosmose im Parenchym nicht; er zog vielmehr auch Veränderungen in den Gefäßbündeln herbei, welche durch die Einwirkung des Sauerstoffs in unerklärter Weise hervorgerufen werden sollten. So gab sich Dutrochet bei der Erklärung der einzelnen Vorgänge allerdings Blößen und seine mechanischen Theorien blieben unbefriedigend; Anerkennung verdient aber, und für die Entwicklung der Phytodynamik werthvoll war, daß Dutrochet mit ganz entschiedenem Ernst darauf ausging, die Pflanzenbewegungen im Einzelnen mechanisch zu erklären; denn selbst die Gegner solcher Erklärungen mußten sich, um ihn zu widerlegen, doch in mechanische Verhältnisse vertiefen und mit der einfachen Behauptung, das Alles mache die Lebenskraft, konnte man jetzt Niemandem mehr imponiren; selbst ein so ganz in der Lebenskraft befangener Mann, wie Treviranus, mußte sich mit der Endosmose abzufinden suchen. Uebrigens boten Dutrochet's ausführliche phytodynamische Untersuchungen eine Fülle interessanter Erfahrungen, feiner Combinationen und anregender Betrachtungen, durch welche die Lectüre derselben noch jetzt lehrreich, jedem der sich selbst mit derartigen Forschungen beschäftigt, sogar unentbehrlich ist; eine Vergleichung seiner betreffenden Aufsätze in den Mémoires von 1837 mit dem, was vorher über die Mechanik der Pflanzenbewegungen bekannt war, läßt nicht verkennen, daß hier an die Stelle der früheren behaglichen Gedankenlosigkeit, energische Verstandesarbeit getreten war.

Vollständig mechanisch erklärt war also noch keine einzige Pflanzenbewegung; wohl aber hatten sich bis zum Schluß der dreißiger Jahre die Ansichten geklärt; die Mitwirkung der äußeren Agentien war in der Hauptsache bekannt, die verschiedenen Bewegungsformen besser auseinander gehalten, wenn auch in dieser Richtung noch viel zu thun übrig blieb; und was die mechanischen Veränderungen im Gewebe der beweglichen Theile anbelangt, so war in der Endosmose wenigstens ein Factor gegeben,

mit dem sich rechnen ließ, wenn auch seine Anwendung anders als bisher versucht werden mußte.

Bevor ich nun über die weiteren theoretischen Bestrebungen auf diesem Gebiet zwischen 1840 und 1860 berichte, ist noch darauf hinzuweisen, daß man unterdessen auch wieder neue Fälle verschiedener Pflanzenbewegungen auffand. Dutrochet hatte den Keimstengel von *Viscum* als ein negativ heliotropisches Organ erkannt und sein Verhalten sorgfältig studirt; der alten Ansicht, daß die geotropische Abwärtskrümmung ein Vorrecht der Hauptwurzeln sei, und daß sie dadurch in „polarem“ Gegensatz zum Stamm stehen, trat er mit dem Hinweis auf die Rhizomspresse von *Sagittaria*, *Sparganium*, *Typha* u. a. entgegen, welche wenigstens in ihrer Jugend mit Gewalt sich abwärts krümmen; und indem er Knight's Rotationsversuche erweiterte, fand er, daß auch die Blätter einen eigenthümlichen Geotropismus zeigen. — Diese Wahrnehmungen und manche neue Beispiele periodischer und Reizbewegung traten nun ohne Schwierigkeit in Verbindung mit den längst bekannten Bewegungsformen im Pflanzenreiche, indem sie zugleich zur Berichtigung der Ansichten über diese beitrugen. Nicht so war es einstweilen mit zwei anderen in das Gebiet der Phytodynamik gehörigen Erscheinungen: mit dem normalen Wachsthum einer-, mit den Protoplasma- bewegungen andererseits, in denen so zu sagen die beiden entgegengesetzten Extreme der hierher gehörigen Thatsachen auftreten. Ueber das Wachsthum hatte man seit dem Beginn des Jahrhunderts verschiedene Messungen gemacht, seine Abhängigkeit von Licht und Wärme ohne nennenswerthen Erfolg zu constatiren versucht; die Bewegungen des Protoplasmas hatte 1811 Treviranus wieder in den Nitellen aufgefunden; durch Amici, Meyen und Schleiden wurden ähnliche Bewegungen auch in den Zellen höherer Pflanzen vielfach nachgewiesen, aber für Strömungen des Zellsaftes gehalten; daß es sich hier um Bewegungen derselben organisirten Substanz handelt, welche in Form von Schwärmsporen ganz frei im Wasser herumschwimmt, war noch unbekannt. Alle diese Erscheinungen, zumal auch die

Bewegungen der Schwärmsporen in den dreißiger Jahren, wurden zwar beachtet und im Einzelnen studirt; man dachte aber noch nicht daran, sie und die Mechanik des normalen Wachstums mit denjenigen Erscheinungen, welche man gewöhnlich unter dem Titel: Bewegungen im Pflanzenreich zu behandeln pflegte in Zusammenhang zu bringen; De Candolle und Meyen erwähnten ihrer in ihren bekannten Compendien (1835 und 1839) in diesem Zusammenhange nicht; vielmehr behandelte Meyen die „Circulation des Zellsaftes“ bei der Ernährung und das Schwimmen der Schwärmsporen bei der Fortpflanzung der Algen.

— Die längst bekannten Bewegungen im Pflanzenreich, welche man gewöhnlich im Zusammenhang aufzuführen pflegte, trennten die genannten Schriftsteller, ähnlich wie es Du Hamel gethan hatte, in zwei Hauptgruppen, indem sie die geotropischen und heliotropischen Krümmungen, die Bewegungen der Ranken und Schlingpflanzen unter dem Titel: „Richtung der Pflanzen“, die periodischen und Reizbewegungen aber unter dem der: „Bewegungen“ behandelten, ohne daß man jedoch die Argumente dieser Eintheilung angab; offenbar lag ihr das dunkle, der klaren Erkenntniß vorausseilende Gefühl zu Grunde, daß es sich bei jenen um wachsende, bei diesen um ausgewachsene Pflanzentheile handelt. Dutrochet machte eine derartige Unterscheidung jedoch nicht. Er war aber unter den Hauptvertretern der Pflanzenphysiologie in den dreißiger Jahren der einzige, der sich den phytodynamischen Erscheinungen gegenüber schon ganz auf den Standpunct der mechanischen Auffassung gestellt hatte. Daß Treviranus gänzlich in der Lebenskraft befangen war, wurde schon erwähnt; De Candolle und Meyen suchten zwar die einzelnen Pflanzenbewegungen womöglich mechanisch zu erklären, verfielen aber doch bei allgemeineren Betrachtungen gern noch in veraltete Ansichten; so war die Reizbarkeit der Mimosen für De Candolle ein Fall höchster „Excitabilität“ und Röper übersetzte, in Uebereinstimmung mit seinen sonstigen Ansichten, De Candolle's Ausdruck: autonome Bewegungen mit dem: „eigenwillige“ Bewegungen. Meyen nannte die hier gemeinten Bewegungen von

Hedysarum gyrans, denen er auch die von Oscillatoria anreichte, „freiwillige“ Bewegungen; daß er hierbei wohl noch dunkle Reminiscenzen an die alte Pflanzenseele hegte, zeigt der Titel des betreffenden Abschnitts seines Werkes, welcher: „Von den Bewegungen und der Empfindung der Pflanzen“ lautet; auch ist diesem Abschnitt ein Schlußkapitel gewidmet, wo Meyen den Pflanzen, wenn auch in sehr gewundenen Ausdrücken, doch eine Art Empfindung zuschreibt, die er aus der offenbaren Zweckmäßigkeit ihrer Bewegungen folgert.

5) Mit dem Beginn der vierziger Jahre verschwanden auch auf diesem Gebiet die Unklarheiten der Naturphilosophie und der Lebenskraft; die inductive, methodisch naturwissenschaftliche Forschung, die noch in den dreißiger Jahren mit ihnen zu kämpfen hatte, galt wieder für die allein berechtigte; zwar fehlte es nicht an einigen Nachzüglern, sie fanden aber keinen Anklang. Man drang vor Allem auf genaue Untersuchung der einzelnen Facta, um für spätere Theorieen eine festere Basis zu gewinnen. Zu einem irgend wie abschließenden Resultat, oder zu ganz neuen Gesichtspuncten, wie in der Phytotomie, Morphologie und Systematik gelangte man jedoch bis 1860 in der Phytodynamik nicht, da sich die besten Kräfte, die hervorragendsten Forscher der Förderung jener Disciplinen fast ausschließlich widmeten und die phytodynamischen Studien fast ganz aus dem Gesichtskreis der meisten Botaniker verschwanden. Eine so dauernde, extensive und intensive Bearbeitung, wie Dutrochet sie diesen Dingen in den zwanziger und dreißiger Jahren zugewendet hatte, wurde ihnen in den beiden folgenden Jahrzehnten nicht zu Theil; wohl aber wirkte der von ihm gegebene Anstoß zunächst insofern kräftig nach, als nunmehr die Endosmose neu bearbeitet, als ein specieller Fall der Molecularphysik behandelt wurde; der so erweiterte Gesichtskreis gestattete später eine freiere Bewegung bei der mechanischen Behandlung phytodynamischer Fragen, die gleichzeitig durch die Fortschritte der Phytotomie eine festere Basis gewannen. Was aber, abgesehen von Brücke's Abhandlung über die Mimose (1848) geleistet wurde, hatte doch mehr den Character des



kritisch Sichtenden bezüglich der früheren Leistungen, und was an Neuem und Positivem zum Vorschein kam, blieb unvollendet bis in die Zeit, in welche unsere Geschichte nicht mehr fortzuführen ist. Bei dieser Sachlage ist eine zusammenfassende Darstellung der Leistungen dieses Zeitraums kaum möglich und beschränke ich mich darauf, die wichtigeren neuen Entdeckungen und theoretischen Bestrebungen einzeln vorzuführen.

Im Anfang der vierziger Jahre beschäftigten sich verschiedene Beobachter mit dem Einflusse des Lichts auf wachsende Pflanzentheile. Payer behauptete 1843, daß die Keimwurzeln verschiedener Phanerogamen das Licht fliehen, worüber sich zwischen ihm und Dutrochet ein Streit entspann, an welchem sich 1845 auch Durand betheiligte; ohne daß es später auch nur betreffs der Thatsache selbst zu einem bestimmten Abschluß kam. Viel wichtiger hätte die schöne Entdeckung von Schmitz 1843 werden können, daß die Rhizomorphen im Licht zwar langsamer als im Finstern wachsen, aber dennoch negativ heliotropisch sind; eine Thatsache, deren theoretischer Werth jedoch bis auf die neueste Zeit vollständig verkannt worden ist. — Sebastian Poggioli hatte schon 1817 die stark brechbaren Strahlen des Lichtes als die heliotropisch wirksameren erkannt und 1842 wurde dieß von Payer bestätigt, dem jedoch Dutrochet 1843 mit der unrichtigen Behauptung entgegentrat, daß nicht die Brechbarkeit, sondern die Helligkeit des Lichtes der entscheidende Factor sei. Zantedeschi fand aber 1843, daß rothes, oranges und gelbes Licht heliotropisch unwirksam ist, wogegen Gardner 1844 und Guillemain 1857 mit Hülfe des Spektrums zu dem Resultat kamen, daß alle Strahlen desselben heliotropisch wirksam sind; mit welchen Widersprüchen behaftet, die Frage liegen blieb, bis sie erst 1864 wieder neu aufgenommen wurde. Ganz ähnlich ging es, um dieß hier nachzutragen, mit der Wirkung des verschiedenfarbigen Lichts auf die Sauerstoffabscheidung und die Chlorophyllbildung; schon 1836 hatte sich Daubeny damit beschäftigt und sich der Ansicht zugeneigt, daß nicht sowohl die Brechbarkeit, als die Helligkeit des Lichtes ent-

scheide und auch Draper's 1844 mit Hilfe des Spektrums gemachte Beobachtung, daß die Sauerstoffabscheidung im gelben Licht eine maximale ist und beiderseits davon abnimmt, wurde später allgemein in dem Sinne gedeutet, als ob es sich auch hier nur um die Helligkeit des Lichtes handle, eine Ansicht, die erst in neuester Zeit definitiv beseitigt wurde, wie denn überhaupt alle soeben erwähnten Untersuchungen bis in die sechziger Jahre hinein zu keinem befriedigenden Abschluß gelangten und theoretisch kaum verwerthet wurden.

Den Glanzpunct in der Entwicklung der Phytodynamik bildet aber eine Abhandlung Brücke's über die Bewegungen der Mimosenblätter 1848, nicht bloß wegen ihrer außerordentlich wichtigen Resultate, sondern noch mehr durch die Craktheit ihrer Methode, die geradezu das Vorbild für jede weitere Untersuchung auf diesem Gebiet geworden ist. Von den Resultaten ist namentlich zu erwähnen, daß Brücke zuerst die wesentliche Verschiedenheit der periodischen Nachtstellung der Mimosenblätter von ihrer Reizstellung erkannte, indem jene mit einer Turgescenz-Zunahme, diese dagegen mit einer Erschlaffung verbunden ist: er zeigte ferner, daß nach Entfernung der oberen Hälfte des Bewegungsorgans nicht nur die periodischen Bewegungen fortauern, sondern auch die Reizbarkeit noch erhalten ist. Methodisch wichtig war namentlich die klare Darlegung der zwischen dem Gefäßbündel und dem turgescenten Parenchymmantel bestehenden Spannung und die Zurückführung der periodischen und Reizbewegungen auf Wasserbewegungen in den antagonistischen Parenchymmassen, die zwar im Einzelnen noch Manches zu wünschen übrig ließ, aber den großen Vortheil darbot, den mit dem Begriff der Reizbarkeit verbundenen Mysticismus, welchen selbst Mohl noch nicht abgestreift hatte, zu beseitigen.

Eine ausführliche Untersuchung Wigand's über die Abwärtskrümmung der Wurzeln 1854 war die einzige dieses Thema behandelnde Arbeit in diesem Zeitraum, die auch deshalb hervorgehoben zu werden verdient, weil sie zum ersten Mal seit langer Zeit wieder die eigentlich mechanischen Fragen dieses Vorgangs

theoretisch beleuchtete und, neben manchem sonst Lehrreichen, Dutrochet's von Mohl acceptirte, auf Endosmose und Gewebestruktur gegründete Theorie mit der einfachen Bemerkung besetzte, daß auch einzellige Organe geotropische Krümmungen zeigen, wie denn überhaupt im Lauf der sechziger und siebziger Jahre erkannt worden ist, welch' große theoretische Bedeutung die Thatsache besitzt, daß abgesehen von den Reizbewegungen die verschiedensten phytodynamischen Erscheinungen auch an einzelligen Organen auftreten.

Es wurde oben darauf aufmerksam gemacht, daß Corti's 1772 gemachte, von Treviranus 1811 wiederholte Entdeckung der Circulation in den Zellen ohne theoretisches Ergebnis blieb und im Grunde war es auch so mit den späteren Beobachtungen Amici's, Meyen's und Schleiden's, durch welche zunächst die große Verbreitung derartiger Bewegungen in den Pflanzenzellen constatirt wurde. Ebenso waren die schon vor 1840 bekannten, ziemlich zahlreichen Fälle der Schwärmsporenbewegungen mehr ein Gegenstand der Verwunderung als wissenschaftlicher Betrachtung; diese letztere konnte in der That erst dann Platz greifen, als Nägeli und Mohl 1846 in dem Protoplasma das wahre Substrat der sogenannten Saftbewegung in den Zellen erkannten, und 1848 Alexander Braun die Schwärmsporen als hautlose Protoplasmanmassen, aber als wahre Pflanzenzellen proklamirte. Man hatte also nunmehr ein neues Substrat und zwar das allereinfachste für die Pflanzenbewegungen entdeckt und Nägeli machte schon 1849 den Versuch, die Bewegungen der Schwärmsporen mechanisch zu erklären. Kam es bezüglich dieser Erscheinungen, für welche 1859 De Bary in den Mycomyceten die lehrreichsten Objekte aufwies, noch zu keiner mechanischen Einsicht, so führten sie später doch zu der Vermuthung, daß möglicherweise auch bei allen übrigen phytodynamischen Erscheinungen das Protoplasma in erster Linie theilhaftig sei und Unger's 1855 gemachter Hinweis auf die Ähnlichkeit des pflanzlichen und thierischen Protoplasma's mußte diesem Gedanken eine ganz besondere Tragweite geben. Zum

Abſchluß allerdings gelangte bis in die ſechziger Jahre keine einzige dieſer neuen Wahrnehmungen; wie ſehr ſich aber doch die Anſichten über die Phytodynamik im Allgemeinen ſchon im Anfang der fünfziger Jahre geklärt hatten, erkennt man deutlich genug in Mohl's 1851 (Vegetabilische Zelle) und in Unger's 1855 (Lehrbuch der Anatomie und Phyſiologie der Pflanzen) überſichtlichen Darſtellungen, von denen der erſtere mehr kritiſirend das Ungenügende der bis dahin gemachten Erklärungsverſuche, Unger dagegen das bereits principiell Feſtſtehende hervorhob.

So wenig, wie in den früheren Darſtellungen der Phytodynamik wurde aber auch von Mohl und Unger die Mechanik des Wachſthums mit in den Kreis der phytodynamischen Erſcheinungen gezogen. Vielmehr ſchien man einen gewiſſen Gegenſatz zwiſchen Wachſthum und anderen Bewegungen im Pflanzenreich anzunehmen, was auch bis auf die allerneueſte Zeit feſtgehalten worden iſt. Ueberhaupt wurde ſeit Mariotte und Hales die Mechanik des Wachſthums nicht mehr zum Gegenſtand von Unterſuchungen und theoretischen Erwägungen gemacht; doch fehlte es nicht ganz an Beobachtungen, welche wenigſtens die formalen Verhältniſſe und die Abhängigkeit des Wachſthums von äußeren Einflüſſen in's Auge faßten. Seit Du Hamel war Dhlert 1837 wieder der Erſte, der ſich mit der Vertheilung des Wachſthums an der Wurzel beſchäftigte; bezüglich derſelben Frage Betreffs der Stengel hatten Cotta's 1806, Chr. F. Meyer's 1808, Caſſini's 1821, Steinheil's und andere Meſſungen weſentlich nur zu dem Reſultat geführt, daß die Vertheilung des Wachſthums an den Internodien eine ſehr verſchiedene ſein könne und ſelbſt Münter's 1841 und 1843 und Griſebach's 1843 an wachſenden Internodien gemachte Meſſungen führten noch zu keinem erheblichen Ergebniß, weil es die Beobachter unterließen, die gewonnenen Zahlen theoretisch zu verwerthen. Man gab ſich damals überhaupt, wie es ſcheint, der Meinung hin, es genüge, die Meſſungen einfach in Zahlen aufzuſchreiben und es müſſe dann ein theoretisches Ergebniß

schon von selbst in die Augen springen; wogegen erst, wenn die Zahlen bereits vorliegen, die eigentlich wissenschaftliche Arbeit beginnt. Aus diesem Grunde führten denn auch die hier noch zu nennenden Beobachtungen zu keinem bestimmten Resultat. Der Einfluß, welchen die veränderliche Lufttemperatur<sup>1)</sup> und der periodische Wechsel von Tageslicht und nächtlicher Dunkelheit auf das Längenwachsthum der Internodien und Blätter geltend macht, nachdem dieselben aus dem Knospenzustand hervorgetreten sind, ist vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen; schon Christian Jacob Trew publicirte 1727 lange fortgesetzte tägliche Messungen am Blüthenschaft von *Agave americana* in Verbindung mit Temperatur- und Wetterbeobachtungen; aber erst hundert Jahre später wurden ähnliche Beobachtungen von Ernst Meyer 1827 und Mulder 1829 aufgenommen, denen dann van der Hopp, de Brieze 1847 und 1848 folgten; eingehender wurden die einschlägigen Fragen aber erst von Harting 1842 und Caspary 1856 untersucht. Abgesehen von dem Resultat, welches Münter andeutete und Harting theoretisch verwerthete, daß nämlich die Wachsthumsgeschwindigkeit unabhängig von äußeren Ursachen erst zunimmt, dann ein Maximum erreicht, um wieder abzunehmen und ganz aufzuhören, worauf übrigens von Niemand weiter geachtet wurde, führten alle diese zum Theil sehr fleißigen Beobachtungen zu keinem Resultat, nicht einmal zur Feststellung einer wirklich brauchbaren Beobachtungsmethode; kaum zwei Beobachter kamen zu gleichem Resultat, da man sich die Fragen über die Beziehungen des Längenwachsthums zur Temperatur und zum Licht nicht hinreichend klar gemacht hatte. Es erschienen sogar Mittheilungen, die einfach nur fortgesetzte Längenmessungen wachsender Pflanzentheile tabellirten und wohl ein Bild der fortwährenden Ungleichförmigkeit des Wachsthums gaben, ohne aber von den Ursachen derselben irgendwie Rechenschaft geben zu können; so groß war die Unklarheit selbst in den fünfziger und sechziger Jahren, daß

<sup>1)</sup> Vergl. Arbeiten des bot. Instit. in Würzburg Bd. I. p. 99.

die meisten Beobachter sich die Frage stellten, welcher Unterschied zwischen täglichem und nächtlichem Wachsthum bestehe; ohne zu überlegen, daß Tag und Nacht nicht einfache Naturkräfte sind, sondern verschiedene und sehr variable Complicationen äußerer Wachsthumbedingungen: der Temperatur, Beleuchtung, Feuchtigkeit, und daß eine solche Fragestellung unmöglich zur Auffindung gesetzlicher Beziehungen führen kann, so lange man nicht die einzelnen Faktoren kennt, welche in den Begriffen Tag und Nacht enthalten sind. — Die theoretisch werthvollste der genannten Publikationen war unzweifelhaft die von Harting 1842, der mit Entschiedenheit darauf ausging, aus seinen Messungen bestimmte Sätze theoretischen Inhalts zu gewinnen, namentlich die Abhängigkeit des Wachsthums von der Temperatur auf einen mathematischen Ausdruck zu bringen, der jedoch ungenügend genug ausfiel. Die Voraussetzung: daß sich zwischen dem Wachsthum und der Temperatur eine einfache arithmetische Beziehung finden müsse, war schon von Adanson im vorigen Jahrhundert angeregt worden und fand ganz besonders zwischen 1840 und 1860 vielen Beifall, wobei man jedoch dem Wort Wachsthum einen höchst allgemeinen Sinn unterlegte, indem man damit in mehr populärer Redeweise die Gesammtheit aller Vegetationsercheinungen bezeichnete. Adanson hatte angenommen, die Zeit des Ausschlagens der Knospen werde durch die Gesamtzahl der Grade mittlerer Tageswärme bestimmt, welche vom Jahresanfang an gerechnet, zusammenkommen; obgleich Senebier und später P. de Candolle sich gegen diese Beziehung ausgesprochen hatten, gewann ein ähnlicher Gedanke nach 1840 nicht nur vielen Anklang, sondern er wurde geradezu wie ein leicht begreifliches Naturgesetz behandelt. Boussingault hatte nämlich darauf hingewiesen, daß wenn man bei Culturpflanzen in Europa und Amerika die gesammte Vegetationszeit in Tagen ausgedrückt mit der mittleren Temperatur dieses Zeitraums multiplicirt, die erhaltenen Producte bei derselben Pflanzenspecies nicht allzuweit von einander abweichen. Darauf hin wurde nun angenommen, daß diese Abweichungen nur Folge ungenauer Beobachtung seien

und daß für jede Pflanzenspecies ein solches constantes Product von Vegetationszeit und Mitteltemperatur gelten müsse. Zudem bezeichnete man dieses Product mit dem unsinnigen Ausdruck *Temperatursumme*. Fände nun eine derartige Beziehung zwischen Vegetation und Temperatur statt, so würde ohne Weiteres daraus folgen, daß alle anderen Einwirkungen, die des Lichtes, der Feuchtigkeit, des Bodens u. s. w. auf die Vegetationszeit überhaupt gar keinen Einfluß ausüben, ganz abgesehen davon, daß schon die einfachsten Wachstumsvorgänge in höchst complicirter Weise nicht nur von inneren Ursachen, sondern auch von der Temperatur abhängen. Es ist hier um so weniger der Ort, auf die in dem Begriff der *Temperatursumme* liegende Ungereimtheit noch einmal hinzuweisen, als ich bereits 1860 (*Jahrbücher für wiss. Bot.* Bd. I. p. 370) das Nöthige gesagt habe. Es ist aber merkwürdig, daß ein solches Monstrum von Logik bis in die sechziger Jahre die Wissenschaft nach den verschiedensten Richtungen hin schädigen konnte. Es entstand sogar eine neue Wissenschaft, die sogenannte *Phaenologie*, welche Tausende und aber Tausende von Zahlen aufhäufte, um die für jede Pflanze charakteristische *Temperatursumme* aufzufinden, und als diese grobe Empirie zeigte, daß die einfache Multiplication von Vegetationszeit und Temperatur keine constante Zahl liefere, so versuchte man es mit dem Quadrat der Temperatur und anderen Zahlenspielerien. Obgleich Alphonse de Candolle schon 1850 sehr gegründete Einwürfe gegen diese ganze Behandlungsweise, in welcher die Mitteltemperaturen eine ganz ungerechtfertigte Rolle spielten, machte, konnte er sich doch selbst so wenig von der herrschenden Meinung befreien, daß er sogar die Wirkungen des Lichts durch eine *Aequivalentzahl* von Temperaturgraden glaubte ausdrücken und so das hypothetische *Temperaturgesetz* der Vegetation retten zu können. Von diesem Standpunct aus schrieb Alphonse de Candolle seine zweibändige *Pflanzengeographie* 1855, in welcher übrigens ein reicher Schatz von Erfahrung und Literaturkenntniß zusammengestellt ist.

So lag denn fast Alles, was in der Phytodynamik von principieller Bedeutung ist, noch ungeklärt zu der Zeit, wo unsere Geschichte schließt; erst nachher wurden die Fragen unter neuen Gesichtspuncten wieder aufgenommen und jetzt ist die Diskussion derselben in vollem Fluß.