

Viertes Capitel.

Entwicklungsgeschichte der Zelle, Entstehung der Gewebeformen, Molecularstructur der organisirten Gebilde.

1840 — 1860.

Es war schon in den dreißiger Jahren bekannt, daß die alten Zellbildungstheorien von Wolff, Sprengel, Mirbel und Anderen nicht auf directe genaue Beobachtung gestützt, sondern nur auf unbestimmte Wahrnehmungen hin eine ungefähre Vorstellung von der Entstehung der Zellen geben sollten. Schon im Laufe der dreißiger Jahre wurden aber wirklich verschiedene Fälle der Neubildung von Zellen genau beobachtet, zum Theil von Mirbel, vorwiegend aber von Mohl, der nicht nur verschiedene Arten der Sporenbildung, sondern auch schon 1835 den ersten Fall von vegetativer Zelltheilung beschrieb. Diese an sich sehr guten Beobachtungen hatten jedoch das Mißliche, daß sie gerade solche Fälle der Zellbildung betrafen, welche bei der gewöhnlichen Vermehrung der Zellen in wachsenden Organen nicht vorkommen und Mohl hütete sich, aus seinen Beobachtungen an Fortpflanzungszellen und an einer wachsenden Fadenalge eine allgemeine Theorie der Zellbildung zu entwickeln: auch Mirbel war so vorsichtig, die Bildung der Pollenzellen, ebenso wie die bei der Keimung der Sporen von ihm angenommene nur als besondere Fälle aufzufassen, indem er für die Entstehung der gewöhnlichen Gewebezellen seine alte Theorie festhielt.

Nicht so verfuhr Schleiden; nachdem er 1838 die freie Zellbildung im Embryosack der Phanerogamen ungenau beobachtet hatte, baute er darauf sofort eine Bildungstheorie der Zelle, welche in allen Fällen, besonders auch in wachsenden Organen allgemeine Geltung haben sollte. Die große Bestimmtheit, mit welcher Schleiden diese Theorie aussprach und jeden Einwand schroff beseitigte, sowie das bedeutende Ansehen, welches sein Name im Anfang der vierziger Jahre genoß, verfehlten nicht, seiner Theorie sofort Eingang in weiten Kreisen zu verschaffen und selbst die bedeutendsten Vertreter der Phytotomie, anfangs auch Mohl nicht ausgenommen, gestanden ihr eine gewisse Berechtigung zu. Indessen handelte es sich hier um ein Gebiet, wo theoretische Erwägungen erst in zweiter Linie maßgebend sind, wo dagegen directe und vielfältige Beobachtung bei sorgfältiger Präparation und mit starker Vergrößerung die Basis aller weiteren Forschung bildet. Unger zeigte so, daß die Vorgänge am Vegetationspunct des Stammes mit Schleiden's Zellbildungstheorie schwer vereinbar sind, worin ihm auch der Engländer Hensley beitrug; mit Energie und Consequenz aber ergriff zuerst Nägeli die ebenso wichtige als schwierige Frage, wie die Zellen in den Fortpflanzungsorganen und bei dem Wachsthum der vegetativen entstehen, inwieweit hierin die niederen Kryptogamen mit den Gefäßpflanzen übereinstimmen; anfangs von der Annahme ausgehend, daß Schleiden's Theorie in der Hauptsache richtig sei, führten ihn jedoch schon 1846 seine sehr ausgedehnten Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß sie vollständig aufgegeben werden müsse und Nägeli selbst lieferte die Grundzüge der gegenwärtig noch geltenden Theorie der Zellbildung. Wie auf dem Gebiete der Morphologie waren es auch hier die niederen Kryptogamen, welche er mit großem Erfolg zuerst in den Bereich der Forschung zog und nicht wenig trugen Alexander Braun's Beobachtungen an sehr einfach gebauten Algen zur weiteren Ausbildung der Zellentheorie, besonders aber zur Erweiterung und Berichtigung des Begriffes Zelle bei; nicht minder waren es Hofmeister's

embryologische Forschungen, welche neben ihren morphologischen Hauptergebnissen auch vielfache Thatsachen zum weiteren Ausbau der Rägeli'schen Zellentheorie lieferten. Je weiter dieselbe sich ausbildete, desto mehr zeigte sich, daß die Aeußerlichkeiten der Vorganges der Zellbildung sehr verschiedene sein können, daß vor Allem auch die früheren Beobachtungen Mohl's einzelne Typen derselben richtig darstellten; was aber im Grunde wichtiger war, als dieses Ergebnis, war die schon von Rägeli 1846 ausgesprochene Thatsache, daß in all' diesen verschiedenen Formen der Zellbildung doch nur die Aeußerlichkeiten und Nebendinge abweichen, während das Wesentliche des Vorgangs überall dasselbe bleibt und bald stellte sich heraus, daß auch die Zellbildung im Thierreich, die jetzt eingehender bearbeitet wurde, in der Hauptsache mit der vegetabilischen übereinstimmt, worauf Schwann (1839) und Kölliker (1845) hinwiesen.

Es ist unnöthig, hier auf die ganz abweichenden, überhaupt nicht auf sorgfältiger Beobachtung beruhenden Theorien einzugehen, welche um dieselbe Zeit Thodor Hartig und Karsten aufstellten; nicht weil sie nach dem übereinstimmenden Urtheil aller besseren Beobachter unrichtig sind, sondern weil dieselben auf die Ausbildung der ganzen Lehre keinen Einfluß genommen haben, also historisch nicht weiter in Betracht kommen.

Es liegt in der Natur der Sache, daß die Untersuchungen über die Entstehung und Vermehrung der Zellen die Aufmerksamkeit der Beobachter dem lebendigen Inhalt derselben mehr und mehr zuwenden mußten, denn dieser ist es, der sich ganz unmittelbar an der Bildung der neuen Zellen bethätigt. Zwar hatte man schon vor 1840 die verschiedenen körnigen, krystallinischen und schleimigen Gebilde des Zellinhaltes vielfach beobachtet, besonders waren es die „Bewegungen des Zellastes“, denen Meyen und Schleiden ihre Aufmerksamkeit zuwandten; aber erst durch die entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen wurde man im Lauf der vierziger Jahre auf eine Substanz aufmerksam, welche sich regelmäßig bei der Entstehung neuer Zellen betheiligt, welche den von Robert Brown entdeckten Zellkern einhüllt

und bei dem Wachsthum der Zellen die wesentlichsten Veränderungen erleidet, welche allein den ganzen Körper der Schwärm-sporen darstellt, nach deren Verschwinden aber die Zellhäute als ein todttes Gerüst zurückbleiben. Diese den Lebensproceß der Pflanze viel unmittelbarer als die Zellhaut tragende Substanz hatte Schleiden 1838 gesehen und für Gummi gehalten, Nägeli 1842—1846 sorgfältiger studirt und als eine stickstoffhaltige Substanz erkannt; 1844 und 1846 wurde sie von anderen Gesichtspuncten ausgehend von Mohl ebenfalls beschrieben, mit dem noch jetzt geltenden Namen Protoplasma belegt und darauf hingewiesen, daß diese Substanz, nicht aber der eigentliche Zellsaft es ist, welche die von Corti im vorigen Jahrhundert entdeckte, 1811 von Treviranus wieder an's Licht gezogene Bewegung, die s. g. Rotation und Circulation in den Zellen ausführt. Besonders lehrreich erwiesen sich für das Studium dieser merkwürdigen Substanz abermals die Algen; die von Alexander Braun, Thuret, Nägeli, Pringsheim und De Bary an Algen und Pilzen beobachteten Schwärm-sporen zeigten, daß das Protoplasma ganz unabhängig von der Zellhaut lebensfähig ist, durch innere Kräfte getrieben seine Form verändern und selbst Ortsbewegungen ausführen kann. Schon 1855 wies Unger in seinem Lehrbuch auf die Aehnlichkeit dieser Substanz mit der s. g. Sarcode der niedersten Thiere hin, eine Aehnlichkeit die noch deutlicher hervortrat als 1859 durch De Bary's Studien über die Myxomyceten klar wurde, daß die Körpersubstanz auch dieser Gebilde aus Protoplasma besteht, welches hier lange Zeit und oft in mächtigen Klumpen fortlebt, um erst später Zellhäute zu bilden. Jetzt nahmen auch die Zootomen an diesen Ergebnissen der Botaniker Interesse; Max Schulze (1863), Brücke, Kühne studirten das thierische und pflanzliche Protoplasma und mehr und mehr gewann man im Laufe der sechziger Jahre die Ueberzeugung, daß das Protoplasma, die unmittelbare Grundlage sowohl des vegetativen wie des animalischen Lebens ist; eines der bedeutendsten Ergebnisse der neueren Naturwissenschaft.

Nicht weniger wichtige Resultate als das Studium des Protoplasmas ergab auch das der übrigen organisirten Inhaltstheile der Zellen: Mohl zeigte, daß die Chorophyllkörner, die wichtigsten Ernährungsorgane der Pflanze, aus dem Protoplasma entstehen, Theodor Hartig erwarb sich trotz seiner verfehlten Zelltheorie ein namhaftes Verdienst durch die Entdeckung der sog. Meuronkörner in den Samen und der in ihnen zuweilen vorkommenden crySTALLÄHNLICHEN Einschlüsse, Gebilde, welche ebenfalls aus dem Protoplasma entstehen und deren Substanz zur Neubildung von solchen verwendet wird; Radlkofer, Nägeli u. A. förderten die Kenntniß der Meuronkörner, bezüglich ihrer Form und chemischen Zusammensetzung. Zu ganz besonderen Ergebnissen aber führte eine ebenso umfassende, als tief eindringende Untersuchung, welche Nägeli den schon so oft, zumal von Payen untersuchten Stärkekörnern widmete; das Resultat derselben war ein umfangreiches, nicht nur in der Phytotomie, sondern für die Kenntniß der organisirten Körper überhaupt epochemachendes Werk, welches 1858 unter dem Titel „die Stärkekörner“ erschien. Unter Anwendung von Untersuchungsmethoden, welche bis dahin der gesammten Mikroskopie fremd waren, gelangte Nägeli zu bestimmten Vorstellungen über die Molekularstruktur der Stärkekörner und über ihr Wachsthum durch Einlagerung neuer Moleküle zwischen die vorhandenen. Diese an den Stärkekörnern ausgebildete Intussusceptionstheorie war aber deshalb von so großer Wichtigkeit, weil sie sich unmittelbar auch zur Erklärung des Wachsthums der Zellhaut benutzen, überhaupt auf die Molekularvorgänge bei der Entstehung und Veränderung organisirter Gebilde übertragen ließ, während sie zugleich Rechenschaft gab von einer langen Reihe merkwürdiger Erscheinungen, zumal von dem Verhalten der organisirten Körper im polarisirten Licht. Nägeli's Molekulartheorie ist der erste glückliche Versuch, die mechanisch-physikalische Betrachtung auch auf das organische Leben anzuwenden und ohne Zweifel die tiefste Gedankenarbeit, welche bis jetzt die gesammte Botanik aufzuweisen hat.

Indem sich die besten Kräfte der Lösung so schwieriger

Probleme widmeten, blieb doch auch die weitere Ausbildung der eigentlichen Gewebelehre seit den vierziger Jahren nicht zurück. Auch hier war es ganz vorwiegend Nägeli, welcher der weiteren Entwicklung den Anstoß und die Richtung gab; schon in seiner mit Schleiden herausgegebenen Zeitschrift (1844—46) publicirte er eingehende Untersuchungen über die erste Entstehung der Gefäßbündel aus dem gleichartigen Urgewebe; bei den Kryptogamen, entdeckte er die Entstehung der gesammten Gewebemasse der ganzen Pflanze aus der Scheitelzelle des fortwachsenden Stammes; eine Entdeckung, welche zunächst von Hofmeister weitergeführt, in den letzten zwanzig Jahren eine umfangreiche Literatur hervorgerufen hat, welche ebenso sehr der Theorie der Gewebebildung, wie der Morphologie und in Folge dessen auch der Systematik zu gute kommt. Hofmeister's, Nägeli's, Hanstein's, Sanio's u. a. Untersuchungen über die erste Entstehung der Gefäßbündel aus dem Urgewebe der jungen Organe führte zu umfassenden Ergebnissen auch für die Morphologie, insofern erst jetzt der morphologische Werth anatomischer und histologischer Verhältnisse sich beurtheilen ließ. Die für die Pflanzenphysiologie so wichtige Thatsache des Dickenwachsthums der Holzpflanzen wurde ebenfalls erst verständlich, als man die erste Entstehung der Gefäßbündel und ihre wahre Beziehung zum Cambium kennen lernte; Hanstein und Nägeli, dann aber ganz besonders Sanio, brachten vor und nach 1860 die mit dem Dickenwachsthum verbundenen Fragen der Hauptsache nach in's Reine. Das Jahr 1860 brachte außerdem noch eine, wenn auch vereinzelt, so doch höchst wichtige Entdeckung auf dem Gebiete der Phytotomie; Schacht, dessen phytotomische Thätigkeit sonst nicht gerade eine erspriessliche war, erwarb sich das Verdienst, die Entwicklungsgeschichte der gehöften Tüpfel festzustellen und zu zeigen, daß, wo im Holzkörper Zellwandungen auf beiden Seiten mit solchen versehen sind, die Zellhöhlen sich mit Luft füllen, indem die ursprüngliche Scheidewand im Tüpfel verschwindet, daß also offene Communication zwischen den benachbarten Zellen und Gefäßen dieser Art hergestellt wird. In äh-

lichem Sinne ist auch Th. Hartigs frühere Entdeckung der Siebröhren im Bastgewebe hervorzuheben; die Klärung des alten Begriffs der „eigenen Gefäße“, ihre Unterscheidung in safthaltige Interzellulargänge, in Milchgefäße und Milchzellen u. dgl. fällt zum großen Theil erst in die Jahre nach 1860.

Wenn ich nun dazu übergehe, zu zeigen, wie die erwähnten bedeutenden Resultate erzielt wurden, so bieten sich manche Schwierigkeiten. Seit 1840 wuchs die botanische Literatur zu einer früher unbekanntem Fülle heran, neben umfangreicheren Werken, welche einzelne Theile der Phytotomie monographisch behandeln und neben einigen Lehrbüchern, sind es vorwiegend die in den botanischen Zeitschriften enthaltenen kleineren Aufsätze, aus denen man die weitere Entwicklung des wissenschaftlichen Gedankens zusammensuchen muß. So sehr auch die Gründung der wissenschaftlichen Zeitschriften dazu beigetragen hat, den Verkehr der Fachmänner zu beschleunigen, so erschwert diese Form der Literatur doch anderseits die Orientirung über das in früheren Jahrzehnten Geleistete und die Auffindung des historischen Zusammenhangs in der Wissenschaft; des Schadens gar nicht zu gedenken, den das Zeitschriftenwesen bei angehenden, jüngeren Fachmännern anzurichten pflegt. Um bei diesem Zustand der hier in Betracht kommenden Literatur eine einigermaßen übersichtliche Darstellung zu gewinnen, werde ich hier abweichend von den früheren Capiteln nicht mehr an die einzelnen Hauptpersonen anknüpfen, sondern die wichtigeren Fragen in ihrer geschichtlichen Entwicklung verfolgen. Dieses Verfahren ist schon insofern geboten, als wir hier nicht mehr auf eigentlich historischen Boden stehen, denn noch lebt die Mehrzahl der Männer, welche die Entwicklung der neuen Lehren seit 1840 bewirkt haben, und zweifelhaft bleibt es, ob die hier versuchte Darstellung nicht auf Widerspruch in diesem oder jenem Sinne stößt. Denn bei der außerordentlichen Meinungsverschiedenheit, wie sie unter den Botanikern selbst über die umfassendsten Fragen der Wissenschaft

besteht, ist es sehr schwer, das herauszufinden, was als wissenschaftliches Gemeingut betrachtet werden darf, ein Uebelstand, an welchem vielleicht keine andere Wissenschaft so sehr wie die Botanik leidet.

In wieweit die einzelnen Botaniker an der Fortbildung der Phytotomie während des hier betrachteten Zeitraums sich betheilt haben, wird aus der folgenden Darstellung von selbst hervorgehen; wenn dabei fast nur von Deutschen die Rede ist, so liegt die Ursache einfach darin, daß die Engländer seit *Crew* bis auf die neueste Zeit zur Fortbildung der Phytotomie so gut wie gar Nichts beigetragen haben; auch die früher durch *Malpighi* so großartig vertretenen Italiener bei den hier behandelten Fragen kaum noch in Betracht kommen, während die französischen Botaniker, in dem vorigen Zeitraum durch *Mirbel* vertreten, zwar auch später noch zahlreiche phytotomische Arbeiten lieferten, ohne sich jedoch an der Entscheidung der hier allein behandelten fundamentalen Fragen wesentlich zu betheiligen.

Wenn wir in der vorhergehenden Periode noch der fortschreitenden Ausbildung des Mikroskops Rechnung tragen mußten, um die Entwicklung der Ansichten von der Pflanzenstruktur zu verstehen, so ist dieß dagegen nach 1840 kaum noch nöthig. Gute und brauchbare Mikroskope mit starker Vergrößerung und klarem Gesichtsfeld standen seit dieser Zeit jedem Phytotomen zu Gebote und wenn die Instrumente auch bis auf den heutigen Tag noch immer vervollkommnet werden, so waren doch die in den vierziger und fünfziger Jahren allgemein verbreiteten in den Händen geschickter Beobachter völlig ausreichend zur Entscheidung der neu-gestellten Fragen. Die wesentlichste Verbesserung, welche das Mikroskop in diesem Zeitraum erfuhr, war offenbar die Einrichtung desselben für den Polarisationsapparat und für bequemere Messung der Objekte; wir werden weiter unten sehen, welchen Einfluß zumal die erstgenannte Einrichtung auf die Ausbildung von *Nägeli's* Molekulartheorie gewann. — Je besser die Mikroskope wurden, und je schwieriger die Fragen, um deren Entscheidung es sich handelte, desto mehr

Sorgfalt mußte fortan auch auf die Präparate selbst verwendet werden: es genügte nicht mehr, gut zu schneiden oder zu zerfasern und die Form der festen Theile des Pflanzenbaues kennen zu lernen; vielmehr wurden Vorsichtsmaßregeln und Hülfsmittel der verschiedensten Art nöthig, um auch die weichen Inhaltmassen der Zellen zu klarer Anschauung zu bringen, das Protoplasma wo möglich im lebenden Zustand und geschützt gegen schädliche Einflüsse zu beobachten; die verschiedensten chemischen Reagentien fanden Anwendung, theils um die Objecte durchsichtiger zu machen, theils um ihre physikalischen und chemischen Eigenschaften zu erkennen; besondere Erwähnung verdient außerdem die von Franz Schultze schon vor 1851 entdeckte Methode, die Zellen durch Kochen in einem Gemenge von Salpetersäure und chlorsaurem Kali binnen wenigen Minuten zu isoliren und so das von Moldenhawer angewendete Macerationsverfahren (durch Fäulniß) abzukürzen, wenn auch nicht ganz zu ersetzen. Mit Einem Wort, die mikroskopische Technik wurde von Schleiden, Mohl, Nägeli, Unger, Schacht, Hofmeister, Pringsheim, De Bary, Sanio u. A. nach den verschiedensten Seiten hin ausgebildet, zu einer Kunst erhoben, welche wie jede andere gelernt und geübt sein will. Den jüngeren Mikroskopikern war seit den fünfziger Jahren Gelegenheit geboten, diese Kunst in den Laboratorien der Aelteren sich anzueignen und so die technische Erfahrung und den wissenschaftlichen Rath derselben sich zu Nutzen zu machen; es entstanden phytotomische Schulen, wenigstens an deutschen Universitäten; anderwärts blieb es freilich noch bei den früheren Zuständen, wo jeder versuchen mußte, auf eigene Hand ganz von vorn anzufangen.

Die allgemeine Verbreitung guter Mikroskope brachte es mit sich, daß man, zumal seit Mohl den richtigen Weg betreten hatte, nunmehr auch höhere Anforderungen an die Ausföhrung mikroskopischer Bilder stellte; und in dieser Beziehung kam dem wissenschaftlichen Bedürfniß die Erfindung des Steindruckes ebenso sehr, wie das Wiederaufleben des Holzschnittes zu statten, wodurch die kostspielige Herstellung von Kupfertafeln vermieden wurde. Die Zahl und Schönheit der mikroskopischen Bilder

wuchs daher nicht bloß bei wissenschaftlichen Monographien, sondern auch die Lehrbücher konnten jetzt mit zahlreichen Abbildungen ausgestattet werden, wodurch die Verständigung über Dinge, welche jeder nur einzeln für sich sehen kann, sehr gefördert wurde. Seit dem Ende des sechzehnten Jahrhunderts war der Holzschnitt immer mehr in Verfall gerathen und durch Kupferstich ersetzt worden; erst in den vierziger und fünfziger Jahren trat der Holzschnitt wieder in sein altes Recht und erwies sich zumal für die Lehrbücher als eine viel bequemere Art der bildlichen Darstellung; so wurden schon Schleiden's Grundzüge 1842, Mohl's „vegetabilische Zelle“ 1851, sodann Unger's und Schacht's Lehrbücher durch zahlreiche zum Theil sehr schöne Holzschnitte bereichert. Für Zeitschriften und Monographien zog man gewöhnlich den Steindruck vor, so wurde z. B. die 1843 von Mohl und Schlechtendal gegründete botanische Zeitung bis in die sechziger Jahre hinein das Hauptorgan für kürzere phytotomische Mittheilungen, durch ebenso zahlreiche als schöne Tafeln aus dem Atelier des Berliner Lithographen Schmidt bereichert.

1. Entwicklung der Zellbildungstheorie von 1838—1851.

Da es sich hier um Fragen von ganz fundamentaler Bedeutung, nicht nur für eine Disciplin, sondern für die gesammte Botanik und sogar für die übrigen Naturwissenschaften handelt, so scheint es geboten, die Begründung und Ausbildung der Zellentheorie, ähnlich wie ich es später bei der Sexualtheorie thun werde, Schritt für Schritt, soweit es der hier gegönnte enge Raum gestattet, zu verfolgen.

Wie gewöhnlich auf dem Gebiet der induktiven Wissenschaften ging auch hier der streng induktiven Forschung eine längere Zeit voraus, wo man auf höchst unvollkommene Wahrnehmungen gestützt, doch schon allgemeine Theorien aufzustellen wagte. Es wurde schon gezeigt, wie Caspar Friedrich Wolff 1759 die Zellen als Vacuolen in einer homogenen Galert entstehen ließ, worin sich ihm noch bis tief in unser Jahrhundert herein

Mirbel der Hauptsache nach anschloß; wie dann ferner Kurt Sprengel und mit ihm eine Reihe späterer Phytotomen, Treviranus noch bis in die dreißiger Jahre hinein, die Zelle aus kleinen Körnchen und Bläschen des Zellinhaltes entstehen ließen, eine Annahme, welcher Linné 1807 zwar entgegentrat, der er jedoch später in der Hauptsache beistimmte. Obgleich schon Moldenhawer (Beiträge 1812 p. 70) diese Zellbildungstheorien bestimmt abwies und Wahrnehmungen bekannt machte, welche weiter verfolgt, auf den richtigen Weg geführt haben würden, so blieben doch die Genannten und Andere noch lange bei ihrer früheren Ansicht stehen. Kieser z. B. (Mem. s. l'org. 1812) bildete die Ansicht von Treviranus, daß auch die feinen Körnchen im Milchsaft Zellenkeime seien, die dann in den Interzellularräumen ausgebrütet werden, noch weiter aus. Schulz-Schulzenstein (die Nat. d. leb. Pfl. 1823—28 I. p. 607) verwarf diese Ansichten und ließ die Zellen in ähnlicher Weise wie Wolff und Mirbel entstehen. — Kaum besser als die von Sprengel, Treviranus und Kieser vertretene Ansicht von den Zellenkeimen war übrigens auch die in den vierziger Jahren von Karsten aufgestellte Zellentheorie, welcher schon in den zwanziger Jahren in Frankreich die von Raspail und Turpin¹⁾ aufgestellten, wenn auch mit anderer Nomenclatur auftretenden, doch in der Hauptsache der Sprengel'schen sich anschließenden Ansichten vorausgegangen waren.

Es war Mirbel gegönnt, wie am Anfang des Jahrhunderts, auch dreißig Jahre später noch einmal in die Fortbildung der Phytotomie mit wichtigen, wenn auch zum Theil unrichtig gedeuteten Wahrnehmungen einzugreifen und auch diesmal war es ein deutscher Forscher, Mohl, der seine Beobachtungen und Ansichten berichtete.

In seiner berühmten Abhandlung über die *Marchantia polymorpha*, deren ersten Theil Mirbel 1831—1832 der

¹⁾ Man vergl. darüber Mohl's Citat Flora 1837 p. 13; mir selbst waren die Originale unzugänglich.

pariser Akademie verlegte, die aber erst 1835 in den Mém. de l'Acad. roy l'instit. de France T. 13 erschien, stellte Mirbel drei verschiedene Arten von Zellbildung auf; bei der Keimung der Sporen dieser Pflanze sollten aus dem Keimschlauch neue Zellen hervorsprossen, aus denen sich derselbe Vorgang wiederhole, also ungefähr so, wie es bei der Sprossung der Hefepilze wirklich stattfindet; eine zweite Form der Zellbildung glaubte er bei der Anlage der Brutknospen von Marchantia zu finden, wo er offenbar die successive auftretenden Theilungswände sah, den Vorgang aber im Ganzen unrichtig auffasste; bei dem weiteren Wachsthum der Brutknospen und in anderen Fällen des Wachstums sollten die jungen Zellen jedoch, seiner alten Ansicht entsprechend, zwischen den vorhandenen auftreten.

Wie fremdartig diese Vorgänge damals noch erschienen, zeigt Mohl's 1835 als Dissertation gedruckte, 1837 in der „Flora“ wiederholte Abhandlung „über die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Theilung“, wo er Mirbel's erwähnte Angaben zwar mit einigen Zweifeln ansieht, sie aber doch im Ganzen gelten läßt, während er seine eigenen viel zahlreicheren und besseren Beobachtungen über die Entwicklung der Sporen Flora 1833 nur ganz gelegentlich erwähnt, obgleich er hier bereits verschiedene Fälle von Zelltheilung und freier Zellbildung deutlich genug gesehen hatte. Auch hatte schon Adolph Brongniart (Ann. d. sc. nat. 1827) die Entstehung der Pollenkörner in ihren Mutterzellen bei *Cobaea scandens*, wenn auch sehr unvollkommen beobachtet und Mirbel im Anhang zu seiner erwähnten Untersuchung die Entstehung der Pollenzellen vortrefflich abgebildet und naturgetreu beschrieben und dennoch unterließ es Mohl diese wichtigen Beobachtungen mit seinen eigenen über die Zelltheilung zu vergleichen; ja selbst 1845, wo er die letzteren neu bearbeitet in den vermischten Schriften herausgab, übersah er noch die naheliegenden Beziehungen zwischen der Bildung jener Pollenkörner und der Sporen mit der Zelltheilung bei *Cladophora*. Dennoch ist diese Abhandlung Mohl's von großer Bedeutung für die Geschichte der Zellbildungstheorie

weil hier zum ersten Mal eine Zelltheilung Schritt für Schritt und mit Hervorhebung aller wichtigen Punkte beschrieben wurde. Auch hatte schon 1832 Dumortier Zelltheilungen beobachtet ¹⁾ 1836 Morren die Theilung der Closterien gesehen, ohne jedoch das nöthige Detail beizufügen. Uebrigens dehnte Mohl seine bei Cladophora gemachten Erfahrungen auch auf einige andere Fadenalgen aus, und wies er auf die Aehnlichkeit dieser Vorgänge mit der Theilung der Diatomeen hin, die er deshalb gegen Ehrenberg, der sie für Thiere hielt, als Pflanzen in Anspruch nahm (Flora 1836 p. 492).

Auf Mohl's Beobachtungen an Cladophora gestützt, erklärte sodann Meyen im zweiten Band seines neuen Systems 1838 die Zelltheilung für einen sehr gewöhnlichen Vorgang bei Algen, Fadenpilzen und Charen, ohne jedoch die Vorgänge, durch welche die Theilung eingeleitet und beendet wird, näher zu untersuchen. Beachtenswerth ist übrigens Meyen's Vergleichung dieser Fälle der Zellbildung mit der Entstehung der Sporen, Pollenkörner und Endospermzellen, insofern dabei doch wenigstens ein Versuch gemacht ist, die jetzt sogenannte freie Zellbildung von der Zelltheilung zu unterscheiden; denn der Mangel dieser Unterscheidung war es offenbar, der eine richtigere Einsicht auf diesem ganzen Beobachtungsgebiet lange Zeit störte. Hätte man, wie es nach den vorliegenden Beobachtungen nahe lag, diese beiden Zellbildungsformen richtig auseinandergehalten, so wäre Schleiden's Theorie von vornherein unmöglich gewesen, die Entwicklung der Zellentheorie wäre nicht auf den Abweg gerathen, den Schleiden seit 1838 einschlug, nämlich die freie Zellbildung, wie er sie im Embryosack der Phanerogamen beobachtet zu haben glaubte, auch auf die Vermehrung der Zellen in vegetativen wachsenden Organen zu übertragen, sie überhaupt für die einzige Form der Zellbildung auszugeben. Dieß wäre um so weniger möglich gewesen, als Mohl in demselben Jahr schon die Entwicklung der Spaltöffnungen durch Theilung einer jungen Epi-

¹⁾ Vergl. Meyens, Neues System II 344.

dermiszelle und spätere Spaltung der Scheidewand in zwei Lamellen ganz zutreffend beschrieb. Aber Mohl hielt sich auch in den nächsten Jahren mit einer mehr als gerechtfertigten Vorsicht von allen theoretischen Betrachtungen über die ihm klar vorliegenden Fälle fern, selbst 1845, wo schon Unger und Nägeli gute Beobachtungen über die Entstehung der Gewebezellen wachsender Organe gemacht hatten, blieb er noch immer unschlüssig (Verm. Schriften 1845 p. 336).

Schleiden's Zellbildungstheorie entstand aus einer schwer begreiflichen Verschmelzung unklarer Beobachtungen und vorgefaßter Meinungen, ja sie erinnert in der Hauptsache stark an die alte Theorie von Sprengel und Treviranus; obgleich diese von Schleiden scharf abgewiesen wurden, ließ doch auch er die neuen Zellen zunächst aus sehr kleinen Körnchen hervorgehen und ebensowenig wie bei jenen, lag auch seiner Theorie eine in allen Punkten durchgeführte Beobachtung zu Grunde.

Robert Brown hatte 1831 (siehe dessen vermischte Schriften von Nees von Esenbeck V. p. 156) den Zellkern zunächst in der Oberhaut der Orchideen entdeckt und seine große Verbreitung in den Gewebezellen der Phanerogamen nachgewiesen, im Uebrigen aber aus der Entdeckung Nichts weiter zu machen gewußt. Der Zellkern blieb ruhig liegen, bis ihn Schleiden plötzlich zur Seele seiner Theorie, zum Ausgangspunct jeder Zellbildung machte. Den übrigen schleimigen Inhalt der Zelle, in welchem Schleiden ohne Angabe genügender Gründe, Gummi als Hauptbestandtheil voraussetzte, betrachtete er als die Bildungssubstanz des Zellkerns, die er als Cytoblastem bezeichnete, während der Zellkern selbst den Namen Cytoblast erhielt. Da sein Cytoblastem mit Fodrlösungen, wie er angiebt, gelb und granulös wird, so dürfen wir in demselben unser Protoplasma wiederfinden.

Um Schleiden's Zellbildungstheorie in ihrer ursprünglichen Form kennen zu lernen, wenden wir uns an seinen Aufsatz: „Beiträge zur Phytogenesis“ (Archiv für Anatomie, Physiologie u. s. w. von Johannes Müller 1838). Die Ab-

handlung beginnt mit einigen Auseinandersetzungen über das allgemeine Grundgesetz der menschlichen Vernunft u. s. w., behandelt die Literatur über die Zellbildung auf einigen Zeilen, wo Mohl's zahlreiche Beobachtungen nicht erwähnt werden, geht dann auf das allgemeine Vorkommen des Zellkerns über, der bei dieser Gelegenheit umgetauscht wird, beschäftigt sich dann mit Gummi, Zucker, Stärkemehl, um schließlich zur Sache selbst überzugehen. Zwei Stellen in der Pflanze seien es, wo sich am leichtesten und sichersten die Bildung neuer Organisation beobachten läßt, nämlich im Embryosack und im Ende des Pollenschlauchs, in welchem nach Schleiden's Befruchtungstheorie die ersten Zellen des Embryos entstehen sollen, wo jedoch thatsächlich gar keine Zellen entstehen. An beiden Orten bilden sich nun nach Schleiden im Gummischleim sehr bald kleine Körnchen, wodurch die bis dahin homogene Gummilösung sich trübt. Dann zeigen sich einzelne größere, schärfer gezeichnete Körnchen, die Kernkörperchen und bald nachher treten auch die Cytoblasten auf, die gleichsam als granulöse Coagulationen aus jener Körnermasse erscheinen; in diesem freien Zustand wachsen die Cytoblasten noch bedeutend, sobald sie aber ihre völlige Größe erreicht haben, erhebt sich auf ihnen ein feines durchsichtiges Bläschen; dies ist die junge Zelle die anfangs ein sehr flaches Kugelsegment darstellt, dessen plane Seite vom Cytoblasten, dessen konvexe von der jungen Zelle (der Zellhaut) gebildet wird, die auf jenem ungefähr wie ein Uhrglas auf einer Uhr aufsitzt. Allmählig dehnt sich aber das Bläschen mehr aus, wird consistenter und die Wandung besteht nun mit Ausnahme des Cytoblasten, der stets einen Theil der Wand bildet, aus Galerte. Nach und nach wächst die Zelle über den Rand des Cytoblasten hinaus und wird rasch so groß, daß der letztere nur noch als ein kleiner, in einer der Seitenwände eingeschlossener Körper erscheint. Bei fortschreitendem Wachsthum und bedingt durch den gegenseitigen Druck der Zellen wird ihre Gestalt regelmäßiger und geht dabei häufig in die von Kiefer aus naturphilosophischen Gründen angenommene Grundform des Rhombendodekaeders über. Erst nach der Resorption

des Cytoblasten fängt die Bildung sekundärer Ablagerungen, wovon jedoch einige Ausnahmen statuirt werden, auf der inneren Fläche der Zellwand an. Schleiden glaubt nun (p. 148) mit Recht annehmen zu dürfen, daß der geschilderte Vorgang das allgemeine Bildungsgesetz für das vegetabilische Zellengewebe bei Phanerogamen sei. Es wird noch ausdrücklich hinzugefügt, daß der Cytoblast niemals frei im Innern der Zelle liegen könne, daß er vielmehr immer in eine Duplikatur der Zellwandung eingeschlossen sei und ferner wird hervorgehoben, es sei ein ganz unbedingtes Gesetz, daß jede Zelle (abgesehen vorläufig vom Cambium) als ganz kleines Bläschen entsteht und erst allmählig zu der Größe sich ausdehnt, die sie im ausgebildeten Zustand zeigt. Die Ähnlichkeit dieser Ansicht mit der von Sprengel und Treviranus aufgestellten wird noch erhöht, wenn wir weiterhin lesen, daß von den in den Sporen von Marchantia enthaltenen Zellkeimen meist nur zwei bis vier zur Bildung von Zellen dienen, die anderen dagegen sich mit Chlorophyll überziehen und so dem Lebensprozeß entzogen werden. Wer die auf ebenso zahlreiche als sorgfältige spätere Untersuchungen gegründete neuere Ansicht von den Vorgängen der freien Zellbildung kennt, wird in dem Voranstehenden schwerlich eine einzige richtige Beobachtung finden.

Bald darauf (Linnaea 1839 p. 272) theilte Mohl seine sorgfältigen und in allen Hauptpunkten zutreffenden Beobachtungen über die Theilung der Sporenmutterzellen von Anthoceros mit, wo er mit Bezugnahme auf Mirbel's frühere Angaben hervorhebt, daß die Theilung durch den schleimigen Inhalt selbst bewirkt werde, daß nicht das Hineinwachsen von Zellhautleisten eine passive Theilung des Inhalts der Mutterzelle bewirke.

Der Erste, der sich direkt gegen Schleiden's Lehre aussprach, war Unger ¹⁾, der in der Linnaea 1841 p. 389 seine

¹⁾ Franz Unger wurde 1800 auf dem Gute Amthof bei Leutschach in Südsteiermark als Sohn eines Geschäftsmannes geboren. Seine Gymnasialbildung bis zum 16. Jahr empfing er in dem von Benediktinern ge-

Beobachtungen am Vegetationspunct mittheilte und aus der Größe und Lagerung der Zellen schloß, daß hier die Gewebezellen, durch Theilung, nicht aber in der von Schleiden angegebenen Weise entstehen. Bald darauf beobachtete auch Nägeli (*Linnaea* 1842 p. 252) die Zellbildungsvorgänge in Wurzelspitzen, die er jedoch nicht als Theilungen auffaßte; er sah je zwei Kerne und um diese zwei Zellen in der Mutterzelle entstehen und erklärte die Bildung der Scheidewand durch das Zusammenstoßen der beiden neuen Zellen und ähnlich sei

leiteten Convict zu Graz; nach Vollendung der drei „philosophischen“ Jahrgänge wandte er sich nach seines Vaters Wunsch zur Jurisprudenz, verließ jedoch 1820 Graz und diese Studien um in Wien Medizin zu studiren; 1822 ging er zu gleichem Zwecke nach Prag. Von hier aus unternahm er eine Ferienreise nach Deutschland, wo er Oken, Carus, Rudolphi u. a. kennen lernte; die angeknüpfte Verbindungen und der Umstand, daß Unger seine Reise ohne besondere polizeiliche Erlaubniß angetreten, verwickelten ihn nach der Heimkehr in eine Untersuchung, während welcher er $\frac{3}{4}$ Jahre gefangen gehalten wurde; 1825 wieder in Freiheit gesetzt, wurde er mit Jacquin und Endlicher bekannt, um mit letzterem in lebhaften, wissenschaftlichen Verkehr zu treten. Nachdem er 1827 promovirt und sein Vater verarmt war, ergriff er die ärztliche Praxis, der er bis 1830 bei Wien (in Stockerau), später in Kitzbühl in Tyrol als Landgerichtsarzt oblag. Seine schon in früher Jugend aufgenommenen botanischen Studien setzte er auch als Arzt lebhaft fort, in Kitzbühl besonders mit den Pflanzenkrankheiten und palaeontologischen Untersuchungen beschäftigt, denen sich solche über den Einfluß des Bodens auf die Vertheilung der Gewächse angeschlossen. Ende 1835 wurde er Professor der Botanik am Johanneum zu Graz, wo er fortan vorwiegend palaeontologische Studium trieb, durch die er bald zum hervorragenden Vertreter dieses Faches wurde. Seit 1849 Professor der physiologischen Botanik in Wien, widmete er sich mehr der Physiologie und Phytotomie bis er gegen Ende der fünfziger Jahre im Interesse der culturgeschichtlichen Studien wiederholt größere Reisen zu machen begann. Im Jahr 1866 gab Unger seine Stelle auf und lebte fortan als Privatmann in Graz, wo er durch populäre Schriften und Vorträge anregend wirkte und 1870 starb. Ueber seine Persönlichkeit und seine vielseitig reichhaltige Thätigkeit auf den verschiedensten Gebieten der Botanik geben Leitgeb (*Bot. Zeitg.* 1870 Nr. 16) und Meyer „Leben und Wirken des Naturh. Unger“ (Graz 1871) Auskunft.

die Sache auch bei den Spaltöffnungen und in den Pollenmutterzellen, eine Auffassung, die sich zur Noth mit Schleiden's Theorie vertrug, sich von ihr aber dadurch unterschied, daß hier wesentliche Vorgänge richtig gesehen, nur noch zum Theil unrichtig gedeutet waren. In demselben Jahr erschien bereits die erste Auflage von Schleiden's Grundzügen der wissenschaftlichen Botanik, wo die bereits mitgetheilte Zellbildungstheorie in präciserer Fassung wiederholt wurde. Wie sehr es ihm Ernst um dieselbe war, zeigt seine nochmalige Darstellung dieser Theorie in seinen „Beiträgen zur Botanik“ 1844, wo er darauf bringt, daß seine Art der Zellbildung die allgemeine, wenn auch zunächst nur bei den Phanerogamen sichergestellte sei. Wie sehr aber eine vorgefaßte Meinung einen Beobachter umstricken kann, lehrt Schleiden's Vermuthung, daß die Bildung der Zygosporen bei Spirogyra nach seiner Theorie stattfinde, obgleich kein Fall der Zellbildung denkbar ist, der leichter zu beobachten und mit Schleiden's Theorie weniger vereinbar wäre. Wie schon im ersten Buch erwähnt, war der merkwürdige Vorgang der Zygosporenbildung der Algengattung Spirogyra schon Hedwig und Vaucher bekannt; er wurde aber bis auf Schleiden's Zeit überhaupt gar nicht als ein Beispiel der Zellbildung betrachtet und insofern lag in der That ein Fortschritt in Schleiden's Aeußerung, als er einen nach den damaligen Begriffen so höchst eigenthümlichen Vorgang überhaupt dem Begriff der Zellbildung subsumirte.

Mit dem Jahre 1844 begann die methodische, auf sorgfältige Beobachtung und umsichtige Erwägungen gegründete Bearbeitung der Zellentheorie. Fast gleichzeitig in diesem Jahr erschienen die sehr ausführlichen Untersuchungen Nägeli's über das Vorkommen des Zellkerns und über die wandständige Zellbildung, d. h. die Zelltheilung; ferner die von Mohl über den Primordialschlauch und sein Verhalten bei der Zelltheilung im jungen Gewebe und endlich die von Unger über die „merismatische Zellbildung (Zelltheilung) als allgemeinen Vorgang beim Wachsthum der Organe.“ Da es diesen Beobachtern zunächst darauf ankam,

die Richtigkeit und allgemeine Giltigkeit der Schleiden'schen Theorie zu prüfen, so mußten sie vor Allem auf das allgemeine Vorkommen des Zellkerns und auf seine Lagerung an der Seite der Zellwand achten, denn dieß waren die der Beobachtung und der Kritik zugänglichsten Momente. Bei der Diskussion der Beobachtungen trat ein in dem bisherigen Sprachgebrauch liegender Uebelstand hervor, indem man mit dem Wort Zelle für gewöhnlich zwar nur die Zellhaut, unter Umständen aber auch die Gesamtheit des ganzen Zellkörpers verstand; auch hatte man bisher den protoplasmatischen Inhalt der Zellen von den übrigen Contentis noch nicht scharf geschieden.

Nägeli und Mohl erwarben sich gleichzeitig das Verdienst, die Begriffe in dieser Beziehung zu klären, indem Mohl den Primordialschlauch 1844 als einen nicht zur Zellhaut gehörigen Bestandtheil des Zellinhaltes erkannte, seine Bethheiligung an der Zelltheilung nachwies, und 1846 das Protoplasma als solches in seiner Eigenartigkeit dem übrigen Zellinhalt gegenüber erkannte und mit dem noch jetzt üblichen Namen belegte. Unterdessen hatte auch Nägeli das Protoplasma von den übrigen Contentis unterschieden und seine hervorragende Bedeutung für die Zellbildung, sowie seine stickstoffhaltige Beschaffenheit hervorgehoben.

Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, daß die Untersuchungen über die Zellbildungsvorgänge die Beobachter nöthigten, diejenigen Orte aufzusuchen, wo Zellbildung wirklich stattfindet, wobei sich denn bald die Thatsache herausstellte, daß nicht in allen, nicht einmal in allen wachsenden Theilen der Pflanze, Zellen im status nascendi zu finden sind, daß vielmehr nur in den sogenannten Vegetationspunten der Stämme und Wurzeln, in den jüngsten Seitenorganen derselben, und bei den Holzpflanzen zwischen Rinde und Holz die Orte zu suchen sind, wo gewöhnlich neue Zellen entstehen. Um diese Zeit begann man auch dem Wort Cambium, welches Mirbel früher im Sinne eines die Pflanze durchtränkenden Nahrungsaftes benutzt hatte, einen andern Begriff unterzulegen; man gewöhnte sich, das Wort auf solche Gewebemassen anzuwenden, in denen Neubildung von Zellen

stattfindet, besonders auch auf diejenige sehr dünne zwischen Holz und Rinde liegende Gewebeschicht, aus welcher sich die Holz- und Rindenlagen der Holzpflanzen regeneriren, eine Schicht, welche nach Mirbel's Theorie als eine sulzige Saftmasse gegolten hatte, in welcher neue Zellen als Vacuolen entstehen.

Unger trat 1844 (Bot. Jtg. bei Gelegenheit einer Untersuchung über das Wachsthum der Internodien) nochmals der Schleiden'schen Theorie entgegen, indem er zunächst irrthümlich das allgemeine Vorkommen der Zellkerne im Theilungsgewebe bestritt, dagegen ganz zutreffend aus der Lagerung, der verschiedenen Wanddicke und relativen Größe der Zellen auf die Vermehrung derselben durch Entstehung von Theilungswänden hinwies, die Betheiligung des Zellinhaltes bei der Vermehrung der Zellen in Haaren hervorhob und die Allgemeinheit der merismatischen Zellbildung (Zelltheilung) bei dem Wachsthum vegetativer Organe behauptete, indem er ausdrücklich hervorhob, daß alles das, was man an den Bildungsstätten des Zellgewebes wirklich sieht, mit Schleiden's Theorie nicht in Einklang zu bringen sei. Die bei der Zelltheilung stattfindenden Vorgänge beobachtete jedoch Unger nicht Schritt für Schritt; seine Beobachtungen reichten im Ganzen hin, Schleiden's Theorie sehr unwahrscheinlich zu machen, ohne jedoch genügende Grundlagen zu einer neuen zu bieten und Schleiden unterließ nicht in der zweiten Auflage seiner Grundzüge 1845 Unger's Einwürfe abzuweisen.

In demselben Jahrgang der botanischen Zeitung trat schon vorher Mohl mit seiner bereits erwähnten Abhandlung über den Primordialschlauch hervor, mit welchem Namen er zum Theil die sehr dünne Protoplasmaschicht bezeichnete, welche in saftreichen größeren Zellen wie eine Tapete die Innenseite der Zellwand auskleidet, zum Theil aber eine äußere Schicht vom Protoplasma jüngerer Zellen, welche noch reich an dieser Substanz sind. Es war gerade kein glücklicher Griff, den Mohl mit der Aufstellung seines Primordialschlauches that, doch verstand er es, in seiner gewöhnlichen gründlichen Weise, diesen zu einer besseren

Einsicht in die Zellbildung zu verwenden, indem er (p. 289) auf den Umstand hinwies, daß die Zellen der Cambiumschicht zwischen Rinde und Holz immer ohne Interzellularräume zusammenschließen, daß also nur zwei Modifikationen der Zellvermehrung denkbar seien: entweder Theilung der Zellen durch Bildung einer Scheidewand oder Entstehung von Zellen in Zellen; in jeder dieser jugendlichen Zellen finde sich ein Primordialschlauch, dessen Entstehung also mindestens gleichzeitig mit der der Zelle (Zellhaut) erfolgen müsse. „Würde sich nun mit Bestimmtheit nachweisen lassen, daß in den Zellen, welche in Vermehrung begriffen sind, sich zwei Primordialschläuche neben einander befinden, ehe eine Scheidewand zwischen denselben ausgebildet ist, so wäre es für die Cambiumschicht, sowie für die Spitze des Stammes und der Wurzel entschieden, daß an diesen Stellen der Bildung der Zelle die des Primordialschlauches vorausgeht.“ Mohl glaubte diesen Vorgang gesehen zu haben, blieb aber über die Richtigkeit seiner Beobachtung im Zweifel; doch fährt er fort: „Da jede jugendliche Zelle einen Primordialschlauch enthält, so muß dieser, ehe eine Vermehrung der Zelle eintritt, entweder resorbirt werden, um zwei neuen an seiner Stelle entstehenden Platz zu machen oder es muß der alte Primordialschlauch durch Abschnürung in zwei Schläuche zerfallen.“ Er hielt aber das Erstere für wahrscheinlich, indem er Unger's Angabe, daß die Kerne erst nach der Theilung entstehen, zurückwies. Es ist überraschend, daß Mohl nach diesen Erwägungen in seinen Beobachtungen eine Bestätigung der Schleiden'schen Zellbildungstheorie glaubte finden zu müssen, obgleich er außerdem hervorhob, daß der Zellkern niemals einen Theil der Zellwand bilde, was doch für Schleiden's Theorie durchaus charakteristisch ist; aber freilich hielt Mohl die nach Schleiden vom Zellkern sich abhebende Haut für den Primordialschlauch. Nach diesen Fehlgriffen finden wir andererseits wieder die richtige Vermuthung, die Substanz des Primordialschlauches möge identisch sein mit der schleimigen Masse, welche den Zellkern gewöhnlich einschließt, also mit dem, was Mohl zwei Jahre später Protoplasma nannte. In dieser späteren Abhandlung (Bot. Zeit. 1846),

wo er nachweist, daß die bekannten Bewegungen im Innern der Zelle nicht vom wässerigen Zellsaft, sondern von dem Protoplasma ausgeführt werden, hob er auch hervor (p. 75), daß dieses den Zellkern erzeugt, daß seine Organisation die Entstehung der neuen Zelle einleitet, daß es ganz abweichend von Schleiden's Theorie den Zellkern allseitig umhüllt, der in sehr jungen Zellen immer im Centrum liege, was ganz besonders auch bei den von Schleiden beobachteten Endospermzellen stattfindet. Er zeigt dann, wie der anfangs solide Protoplasmaförper junger Zellen später Safthöhlen erhält, zwischen denen das Protoplasma Wände, Bänder und Fäden darstellt, deren Substanz die strömende Bewegung zeigt. Merkwürdigerweise unterließ es Mohl auch bei dieser Gelegenheit, seine früheren Beobachtungen über die Entstehung der Sporen und Theilung der Algenzellen mit seinen neuen Ergebnissen sorgfältig zu vergleichen, die wesentlichen Ähnlichkeiten aufzusuchen; vielmehr erklärte er ausdrücklich, daß die Zelltheilung bei Cladophora wahrscheinlich ein ganz anderer Vorgang sei, als die Vermehrung der Gewebezellen höherer Pflanzen.

Was Unger und Mohl bis 1846 gefunden hatten, genügte vollkommen zur Widerlegung von Schleiden's Theorie; es genügte aber nicht zu einer klaren Einsicht in die Zellbildungsvorgänge überhaupt; die verschiedenen Formen der Zellbildung waren weder sorgfältig auseinandergelassen, noch ließen sie sich auf ein gemeinsames Princip zurückführen. Beide Beobachter hatten mehr aus gewissen Indicien den wahren Hergang der Zellbildung zu errathen gesucht, indem sie das nicht Beobachtete durch Schlußfolgerungen ergänzten.

Ganz anders nahm gleichzeitig Nägeli Stellung der Schleiden'schen Theorie gegenüber. In einer umfangreichen Abhandlung: „Zellkern, Zellbildung und Zellenwachsthum bei den Pflanzen“, deren erster Theil 1844 in der von ihm und Schleiden gegründeten Zeitschrift erschien, faßte Nägeli Alles, was bis dahin von ihm und Anderen über Zellbildung beobachtet worden war, von verschiedenen Gesichtspuncten ausgehend, zusammen. Methodisch wurden alle Abtheilungen des Pflanzen-

reichs bezüglich des Vorkommens des Zellkerns geprüft, betreffs der verschiedenen Arten der Zellbildung neu untersucht, alle Fälle der letzteren nach ihren Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten sorgfältig verglichen, um so das Wesentliche und Allgemeine aus den Erscheinungen der Zellbildung abzuleiten. Die nächste Folge war, daß sich Schleiden schon 1845 in der zweiten Auflage seiner Grundzüge genöthigt sah, die von Nägeli konstatirte Zelltheilung bei Algen und Pollenmutterzellen als eine zweite Form der Zellbildung gelten zu lassen, womit der Rückzug begann, der schon im nächsten Jahr mit Vernichtung der Schleiden'schen Theorie endigen sollte. Dieß geschah durch die Fortsetzung von Nägeli's genannter Abhandlung im dritten Bande der Zeitschrift 1846. Bei der Bearbeitung des ersten Theiles war Nägeli von der Wichtigkeit der Schleiden'schen Behauptungen ausgegangen, obgleich er dieselben schon damals beträchtlich einschränken mußte. Im zweiten Theil der Abhandlung dagegen wird in Folge der weiter fortgesetzten Untersuchungen die Schleiden'sche Theorie unumwunden in jeder Beziehung für unrichtig erklärt und Punct für Punct schlagend widerlegt. Bei diesem negativen Ergebnis brauchte Nägeli um so weniger stehen zu bleiben, als seine umfassenden Untersuchungen zugleich das Material lieferten, aus welchem sich eine neue Zellbildungstheorie aufbauen ließ, welche nicht nur die verschiedensten Fälle umfaßte, sondern auch das ihnen allen zu Grunde liegende Gesetz aussprach. Vergleicht man diesen zweiten Theil von Nägeli's genannter Abhandlung mit Mohl's Arbeiten von 1833—1846, so bleibt kein Zweifel, daß Mohl zwar eine Anzahl wichtiger Thatfachen genau beobachtet hatte, daß jedoch Nägeli dieselben sehr erweitert und was die Hauptsache ist, sie zu einer umfassenden Theorie verarbeitet hat, welche alle Formen der Zellbildung umfaßt. Wie wichtig für die Ausbildung der Zelltheorie die richtige Unterscheidung des Protoplasma's von den übrigen Inhaltmassen der Zelle war, ersieht man aus der Aeußerung Nägeli's, er nehme seine frühere, von Schleiden ausgehende Ansicht zurück, weil dieselbe aus einer Zeit stamme, wo er die

Bedeutung der Schleimschicht (des Protoplasma's) noch nicht kannte, indem er aber freilich auch auf andere Punkte und neuere Erwägungen hinwies, welche Schleiden's Theorie definitiv beseitigten. Nachdem er die verschiedenen Formen der freien Zellbildung untersucht und die Vorgänge dabei ganz anders gefunden hatte, als Schleiden, ging er dazu über, die freie Zellbildung auch da aufzusuchen, wo sie nach Schleiden's Behauptung ausnahmslos vorkommen sollte, in den wachsenden vegetativen Organen höherer Pflanzen. Diese Untersuchung führte ihn aber zu dem Schluß, daß alle vegetative Zellbildung eine „wandständige“ (Zelltheilung) sei, und daß auch die reproduktive mancher Algen und Pilze durch Theilung stattfinde; durch freie Zellbildung entstehen die Reproduktionszellen der meisten Pflanzen, wobei der Begriff der freien Zellbildung jedoch noch nicht ganz in dem später gebrauchten Sinne aufgefaßt wird, insoferne Nägeli auch noch die Tetradenbildung der Sporen und Pollenkörner in den Begriff der freien Bildung hineinzog. War der Unterschied zwischen Zelltheilung und freier Zellbildung auch schon vorher von anderen mehrfach angedeutet worden, so wurde er doch zuerst von Nägeli, wenn auch noch nicht ganz in dem später geltenden Sinne charakterisirt. „Bei der wandständigen Zellbildung (Zelltheilung), theilt sich der Inhalt der Mutterzelle in zwei oder mehrere Parthieen; um jede dieser Inhaltsparthieen entsteht eine vollständige Membran, welche im Momente ihres Auftretens theils an die Wandung der Mutterzelle, theils an die zugekehrten Wandungen der Schwesterzellen sich anlehnt. Bei der freien Zellbildung isolirt sich ein kleiner oder größerer Theil des Inhaltes, wohl auch der ganze Inhalt einer Zelle. An seiner Oberfläche bildet sich eine vollständige, an ihrer äußeren Fläche überall freie Membran. Die Zellbildung enthält zwei Momente; das erste besteht in der Isolirung oder Individualisirung einer Parthie des Inhaltes der Mutterzelle, der zweite besteht in der Entstehung einer Membran um diese individualisirte Inhaltsparthie.“ Es wird ferner gezeigt, daß die Zelloberfläche

durch Ausscheidung stickstofffreier Moleküle aus dem stickstoffhaltigen Schleim (dem Protoplasma) entsteht. In diesen Sätzen ist das Allgemeine und Wesentliche der vegetabilischen Zellbildung herausgehoben. Weiterhin werden die verschiedenen Zellbildungsvorgänge in ihrer Besonderheit charakterisirt: die Individualisirung des Inhalts behufs der Zellbildung tritt nach Nägeli in vier Gestalten hervor; erstens können sich einzelne kleine Parthieen des Inhalts innerhalb des Uebrigen absondern, wie es bei der Bildung der freien Keimzellen von Algen, Flechten, Pilzen und der Endospermzellen der Phanerogamen geschieht; zweitens sammelt sich der ganze Inhalt einer Zelle oder zweier durch Copulation verbundener Zellen zu einer freien kugelförmigen oder ellipsoidischen Masse, wie bei der Keimzellenbildung der Conjugaten; drittens theilt sich der ganze Inhalt einer Zelle in zwei oder mehrere Parthieen, was Nägeli die wandständige Zellbildung, was man aber jetzt einfach die Zelltheilung nennt, von welcher Nägeli als vierte Form die sogenannte Abschnürung, wie sie bei der Keimzellenbildung mancher Algen und vieler Pilze vorkommt, unterscheidet.

Schleiden hatte schon als allgemeines Gesetz für die Pflanzen ausgesprochen, daß Zellen nur innerhalb von Mutterzellen entstehen; wogegen Meyen, Endlicher und Unger noch in den letzten Jahren auch Neubildung von Zellen zwischen den älteren angenommen hatten; dem entgegen betonte Nägeli, daß alle vegetative normale Zellbildung, ebenso wie alle reproduktive nur innerhalb von Mutterzellen geschieht.

Der lange Zeit so beliebten Annahme gegenüber, daß es eine allgemeine Grundform der Zelle geben müsse, wies Nägeli auf die Thatsache hin, daß die Zellen im Moment ihres Entstehens sehr verschiedene Formen haben. Die durch freie Zellbildung erzeugten seien anfangs immer sphärisch oder ellipsoidisch, die durch Zelltheilung dagegen besitzen diejenige Gestalt, welche durch die Form der Mutterzelle und durch die Art der Theilung nothwendig bedingt wird. Er zeigte ferner wie die Gestaltänderungen der Zellen bei fortschreitendem Wachsthum wesentlich davon abhängen, ob die Zellen an allen Theilen

ihres Umfangs gleichmäßig sich ausdehnen, oder nur einzelne Stellen, Erwägungen, welche hier, so nahe sie auch lagen, doch zum ersten Mal gemacht und verwerthet wurden.

Der mit der Sache selbst Vertraute wird in den angeführten Sätzen, auch ohne ausführliche Erläuterung, die wesentlichen Grundlagen der noch jetzt geltenden Zellentheorie um so leichter wiedererkennen, wenn er das vorher und gleichzeitig von Schleiden, Unger und Mohl über die Zellbildung Gesagte damit vergleicht. Es ist aber selbstverständlich, daß durch die weiteren Untersuchungen, die in den nächsten zwanzig Jahren mit großem Eifer betrieben wurden, und eine ansehnliche Literatur über die Zellbildung hervorriefen, Nägeli's Theorie in vielen Einzelheiten weiter gefördert und ausgebaut, in einigen mehr nebensächlichen Punkten berichtigt wurde, was fortan um so leichter geschehen konnte, als nunmehr ein Schema gegeben war, an welches sich die Untersuchung der Specialfragen anschließen konnte. Ob der Zellkern ein solider Körper oder ein Bläschen sei, ob die Theilungswand bei der Fächerung einer Mutterzelle immer von außen nach innen wachse oder in ihrer ganzen Fläche simultan entstehe, ob sie ursprünglich aus zwei Lamellen zusammengesetzt sei oder erst später sich differenzirt, diese und viele andere Fragen wurden im Lauf der Zeit entschieden.

Die Schleiden'sche Theorie war nun definitiv beseitigt, ein tieferer Blick in das Wesen der Zelle gethan, der Begriff, der sich mit diesem Wort verbindet, erweitert und vertieft. Die nun bekannte Entstehung der Zellen zeigte, daß die Zellhäute, welche man bisher für die Hauptsache gehalten, nur sekundäre Produkte sind, daß der eigentliche, lebendige Leib der Zelle vielmehr durch den Inhalt, zumal durch den Protoplasma Körper dargestellt wird. Alexander Braun sprach es 1850 (Verjüngung p. 244), gestützt auf zahlreiche Untersuchungen an niederen Algen, aus: Es sei ein Mißstand, daß man mit dem Wort Zelle bald die Zelle mit Haut, bald die Zelle ohne Haut, bald die Haut ohne Zelle bezeichne. Da der Inhalt der wesentliche Theil derselben sei, da er schon vor der Absonderung der

Cellulose-Haut ein abgeschlossenes Ganze bilde, das seine eigene hautartige Begrenzung, den Primordialschlauch, besitzt, so müsse man, wenn man die Bezeichnung Zelle nicht bloß auf die umhüllende Haut oder Kammer anwenden und den Inhaltskörper mit einem andern Namen belegen wolle, gerade diesen letzteren als die eigentliche Zelle bezeichnen. Diese Auffassungsweise, welche bei der Bildung der Schwärmsporen der Algen und Pilze, aber auch in vielen anderen Fällen sich ganz unmittelbar dem Beobachter als die richtige darstellt, ist fortan ein wesentliches Moment der Zellenlehre geblieben. Alexander Braun trug außerdem zur Klärung der Begriffe dadurch bei, daß er alle bis zum Jahre 1850 ihm bekannt gewordenen Modalitäten der Zellbildung systematisch übersichtlich zusammenstellte und klassifizierte, besonders auch die Copulationsformen eingehender als bisher behandelte. Ganz an die deutschen Beobachter lehnten sich Hensley's Mittheilungen (Flora 1846 und 1847) an, ohne selbständig wesentlich Neues zu Tage fördern. Dagegen trugen Hofmeister's neue Beobachtungen über die Entwicklung des Pollens 1848 und die zahlreichen Mittheilungen über Zellbildungsvorgänge in seinen epochemachenden embryologischen Untersuchungen (1851) vielfach zur Aufklärung zweifelhafter Punkte, zumal über das Verhalten des Zellkerns bei der Zellbildung und über die Entstehung der Theilungswände bei. Mohl, der sich bis 1846 der damals herrschenden Schleiden'schen Theorie gegenüber, trotz seiner eigenen guten Beobachtungen, einigermaßen rathlos verhielt, gab nun 1851 in seiner schon genannten Abhandlung „die vegetabilische Zelle“ eine vortreffliche, übersichtliche und klare Darstellung der bis dahin gewonnenen Ergebnisse. Besonders hob er betreffs der Zelltheilung hervor, daß die neuen Kerne schon vor beginnender Theilung des Inhalts die Centralpunkte der künftigen Tochterzellen einnehmen; dagegen hielt er auch jetzt noch an seiner alten Meinung fest, daß bei jeder Zelltheilung, wie bei *Cladophora*, die Scheidewand von außen nach innen fortschreitend sich bilden müsse, gegenüber Nägeli's und Hofmeister's ganz richtigen Angaben, daß auch simul-

tane Entstehung der Scheidewände vorkomme. Wie gewöhnlich stützte Mohl aber seinen Widerspruch auf eine gute Beobachtung, indem er zeigte, daß es bei der Pollenbildung dikotyler Pflanzen gelinge, den bereits tief vierlappig gewordenen Protoplasmakörper einer sich theilenden Mutterzelle durch Zerspaltung ihrer Haut frei zu legen und in dieser selbst die halbfertigen Scheidewände zu sehen, was freilich nur zeigte, daß hier die Sache sich wirklich so verhält, während in anderen Fällen simultane Scheidewandbildung erfolgt. Bei dieser Gelegenheit mag darauf hingewiesen werden, daß der 1842 von Nägeli eingeführte Begriff der Spezialmutterzellen bei der Pollenbildung dem damaligen Stand der Wissenschaft vollkommen entsprach, insofern er mit diesem Ausdruck diejenigen Zellhautlamellen bezeichnete, welche während der successiven Theilung der Pollenmutterzelle sich bilden. Diese auch jetzt noch als Spezialmutterzellen zu bezeichnen, wie es in neuester Zeit einzelne Phytotomen thun, ist insofern durchaus unberechtigt, als nach Nägeli's 1846 aufgestellter Zellentheorie, wie wir gesehen haben, das Wort Zelle nicht mehr bloß die Haut, sondern den ganzen Körper bezeichnete, wogegen dem Ausdruck Spezialmutterzelle der ältere Sprachgebrauch zu Grunde liegt, nach welchem Zelle und Zellhaut identisch sind.

Was nach 1851 bis tief in die sechziger Jahre hinein zur Förderung der Zellbildungslehre geschah, hatte verhältnißmäßig geringere Bedeutung im Vergleich zu dem großartigen Aufschwung den sie in den vorhergehenden zehn Jahren genommen hatte; wie denn überhaupt diese zehn Jahre die fruchtbarsten und thatenreichsten auf allen Gebieten der Botanik waren. Durch die Arbeiten Unger's, Mohl's, Nägeli's, Braun's, Hofmeister's war nunmehr die Zellentheorie nicht nur in ihren Fundamenten begründet, sondern auch schon bis in's Einzelne ausgebaut, die Begriffe geklärt. Nunmehr konnten auch die Lehrbücher die neue Lehre in weiteren Kreisen verbreiten; zu ihnen dürfen wir in gewisser Beziehung auch Mohl's genannte Abhandlung über die vegetabilische Zelle rechnen, da sie

später in besonderer Ausgabe in den Handel kam und von vielen Lehrern der Botanik ihren Vorträgen als Leitfaden zu Grunde gelegt wurde. Es wurde jetzt überhaupt Mode, nicht mehr Lehrbücher der Botanik, sondern Compendien der Anatomie und Physiologie zu schreiben, während die Morphologie und Systematik ebenso unbeachtet blieben, wie in der vorschleiden'schen Zeit gewöhnlich die Anatomie und Physiologie; wer ein vollständiges Lehrbuch der ganzen Botanik benutzen wollte, mußte sich daher auch später noch an Schleiden's Grundzüge halten, was wiederum nicht wenig dazu beitrug, die unrichtige Zellen- und Befruchtungslehre Schleiden's auch dann noch in weiteren Kreisen zu verbreiten, als bei den Fachmännern die neueren und richtigeren Ansichten längst feststanden; es ist überhaupt eine leidige Eigenthümlichkeit unserer Wissenschaft, daß sie an guten Lehrbüchern, welche dem jeweiligen Stand der Forschung allseitig Rechnung tragen, so außerordentlich arm ist; sicherlich liegt darin eine von den Ursachen, die es bewirken, daß seit langer Zeit auch die offiziellen Vertreter der Botanik in den Grundanschauungen über Methode, über das wirklich Feststehende und noch Zweifelhafte in den Hauptgebieten vielfach soweit von einander abweichen, daß selbst die gegenseitige Verständigung oft unmöglich wird. Daß es in dieser Beziehung in der Zoologie, Physik und Chemie viel besser steht, verdankt man gewiß nicht zum geringsten Theil den zahlreichen gutem Compendien und Lehrbüchern, welche bestrebt sind, dem Fortschritt der Wissenschaft von Jahr zu Jahr Rechnung zu tragen.

Im Lauf der fünfziger und sechziger Jahre waren es Schacht und Unger, welche die Resultate der neuen phytotomischen Forschungen in Lehrbüchern auch weiteren Kreisen zugänglich zu machen suchten. Zu den Lehrbüchern nämlich rechne ich auch Schacht's¹⁾ „Die Pflanzenzelle“ 1852, ein Buch, in welchem der Anspruch erhoben ward, alle Theile der Phytotomie ganz

¹⁾ Hermann Schacht geb. zu Döhlenwerder 1824, gest. zu Bonn 1864, wo er seit 1859 Professor der Botanik war.

und gar auf eigene Beobachtungen gestützt mit nur nebensächlicher Berücksichtigung der Literatur darstellen zu wollen, was jedoch insoferne ganz unmöglich war, als der Verfasser die wesentlichen Punkte schon völlig bereinigt in der Literatur vorfand; das Werk hatte jedoch den Vorzug, durch zahlreiche gute Originalabbildungen den Leser zu fesseln; auch die Darstellung wurde durch die fortwährende Berufung auf eigene Beobachtung belebt; doch ließ sich nicht verkennen, daß die Literatur nicht gehörig benutzt war, der Verfasser daher vielfach hinter dem wahren Stand derselben zurückblieb. Schlimmer, als dieß, war jedoch ein gewisser Mangel an formaler Bildung, der den Verfasser häufig zu Widersprüchen mit sich selbst, zu unrichtiger Klassifikation der Thatsachen führte; prinzipiell Wichtiges wurde über unbedeutenden Einzelheiten vielfach übersehen und im Ganzen machte sich in demselben eine ziemlich gedankenlose Empirie geltend, welche von der logischen Schärfe in Mohl's, Nägeli's, Hofmeister's Arbeiten allzusehr abstach. In der 1856 erschienenen zweiten Auflage, welche als „Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse“ betitelt ist, war zwar Vieles im Einzelnen gebessert, im Ganzen aber zeigte das Buch noch dieselben formalen Uebelstände wie früher. Es ist historisch nicht unwichtig, dieß hervorzuheben, weil in den fünfziger und sechziger Jahren die Mehrzahl der jüngeren Botaniker und viele Andere ihre Kenntniß der Phytotomie, zumal der Zellenlehre, hauptsächlich aus Schacht's Büchern schöpften, in denen aber der wahre Stand der Wissenschaft nicht repräsentirt war und deren mangelhafte Logik jüngeren Lesern gewiß nicht zu Gute gekommen ist, besonders dazu beitragen mußte, auch auf dem Gebiet der Phytotomie und Physiologie der Pflanzen eine gedankenlose Anhäufung von Thatsachen einzubürgern, wie es lange Zeit auch in der Morphologie und Systematik geschehen ist.

Viel gelungener in der Form und Strenge der Darstellung war Unger's Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen von 1855. Mit sorgfältiger Berücksichtigung alles Bekannten, wenn auch zuweilen mit einiger Uebereilung des

Urtheils, wurde dort der Anfänger in das Gebiet der Zellenlehre eingeführt, das prinzipiell Wichtige überall in den Vordergrund gestellt, die einzelnen Thatsachen zur Erklärung der allgemeinen Sätze benutzt, wie es in einem Lehrbuch immer geschehen sollte. Unger's Buch enthielt aber außerdem manches wirklich Neue und Werthvolle unter Anderem auch sehr wichtige Bemerkungen über die physiologischen Eigenschaften des Protoplasma's und vor Allem wurde hier zum ersten Mal hingewiesen auf die Aehnlichkeit desselben mit der Sarkode der Rhizopoden, welche Max Schulze vorher sorgfältig beschrieben hatte. In demselben Jahr publicirte auch Nägeli Untersuchungen über den Primordialschlauch und die Bildung der Schwärmsporen (Pflanzenphysiologische Untersuchungen, Heft I), welche neue Einblicke in die physikalisch physiologischen Eigenschaften des Protoplasma's ergaben. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, wie De Bary's Untersuchungen über die Myxomyceten 1859 das Protoplasma von einer neuen Seite beleuchteten, wie man hier Lebenserscheinungen desselben kennen lernte, welche den sonst bekannten analog aber gerade dadurch so sehr auffallend waren, daß hier das Protoplasma nicht bloß in mikroskopisch kleinen Massen und in feste Zellhäute eingekapselt, sondern in großen zuweilen mächtigen Klumpen ganz frei, nicht eingeschlossen in Zellwände, sich bewegte und Gestaltveränderungen zeigte. Hier war die beste Gelegenheit geboten, das Protoplasma näher kennen zu lernen, in ihm den unmittelbarsten Träger nicht nur des vegetativen, sondern auch des animalischen Lebens zu erkennen; in den nächsten Jahren wurde denn auch von Seiten der Zootomen und Physiologen Max Schulze, Brücke, Kühne u. a. constatirt, daß die der animalischen Zellbildung zu Grunde liegende Substanz in den wichtigsten Eigenschaften mit dem Protoplasma der Pflanzenzellen übereinstimmt. Eine ausführlichere Darstellung der neueren Protoplasma'studien, die uns auch veranlassen müßte, Hofmeister's Buch „die Lehre von der Pflanzenzelle“ 1867 eingehender zu würdigen, gehört jedoch nicht mehr in den Rahmen unserer Geschichte.

2. Weitere Ausbildung der Ansichten über die Natur des festen Zellhautgerüsts der Pflanzen seit 1845.

In den vierziger Jahren waren, wie wir gesehen haben, die hervorragenden Vertreter der Phytotomie ganz vorwiegend damit beschäftigt, die Entstehung der Pflanzenzellen zu beobachten, die Zellbildungstheorie induktiv zu begründen. Es war nicht zu erwarten, daß schon während dieser Arbeiten, welche Jahr für Jahr neue Aufschlüsse brachten und die Ansichten über die Entstehung der Zellen im Fluß erhielten, die neuen Ergebnisse auch zu wesentlichen Aenderungen der von Mohl begründeten Theorie des festen Zellhautgerüsts führen sollten. Vielmehr gewannen erst jetzt Mohl's uns bereits bekannte Ansichten vom Zusammenhang der Zellen unter einander, von der Configuration ihrer Scheidewände und dem Dickenwachsthum derselben, ihren nachhaltigsten Einfluß. Den damals noch sehr schwankenden Ansichten über die Entstehung der Zellen gegenüber stand Mohl's Theorie fest und fertig da; es wurde einstweilen nicht viel gefragt, ob und in wie weit dieselbe mit den neuen Beobachtungen über die Bildungsgeschichte der Zellen verträglich sei. Mitten in den Kampf der Meinungen über diese letztere hinein erschienen Mohl's vermischte Schriften 1845, wo dessen Ansichten vom fertigen Gewebebau der Pflanzen in einer Reihe von Monographien als ein anscheinend völlig gesichertes Resultat hervortraten. In der That knüpften denn auch die phytotomischen Arbeiten bis zum Beginn der sechziger Jahre an den von Mohl vertretenen Gedankengang überall an, bis endlich zwischen 1858 und 1863 durch Nägeli's neue Theorie des Wachsthums durch Intussusception, sowie durch eine weitere Vertiefung der Zellbildungslehre die Unzulänglichkeit von Mohl's Grundanschauungen über den festen Theil der Pflanzenstruktur hervortrat.

Deutlich genug zeigt sich die Nichtigkeit des oben Gesagten in der weiteren Entwicklung der Ansichten über die Inter-cellularsubstanz und die Cuticula, die schon in den

vierziger Jahren an die neue Zellentheorie mit Erfolg hätte anknüpfen können, dieß jedoch nicht that, sondern ganz auf den vor 1845 entstandenen Gedankengang zurückgriff. Es wurde schon im vorigen Capitel darauf hingewiesen, wie Mohl seine 1836 aufgestellte Theorie von der Interzellularsubstanz nach und nach einschränkte, und dieselbe um 1850 nur noch als einen in manchen Fällen sichtbaren Ritt zwischen den Zellwänden gelten ließ. Es ist hier nachzutragen, daß Schleiden im Zusammenhang mit seiner Zellentheorie die Interzellularsubstanz ebenso wie die Cuticula als nachträgliche Ausscheidungen der Zellen betrachtete, die Interzellularräume durch jene sich füllen ließ, ähnlich wie milch- und harzführende Gänge durch die Sekrete ihrer Grenz- zellen (1845). Auch Unger hielt noch 1855 („Anatomie und Physiologie der Pflanzen“) die Existenz eines Rittes zwischen den Zellen für nöthig, damit sie nicht auseinanderfallen. Schacht, der schon in seiner „Pflanzenzelle“ 1852 die Interzellularsubstanz und die Cuticula im Anschluß an Schleiden für Ausscheidungen oder Excrete der Zellen genommen hatte, hielt im Ganzen auch 1858 noch an dieser Vorstellung fest, wenn er sie auch in einigen wichtigeren Punkten modificirte. Dieser Schleiden- Schacht- schen Theorie trat zuerst Wigand in einer Reihe von Abhand- lungen 1850 — 1861 entgegen, wo er in strenger Festhaltung der Mohl'schen Appositionstheorie nachzuweisen suchte, daß diejenigen Schichten, welche zumal bei Holzzellen als mittlere Lamellen in den Scheidewänden sichtbar sind, und welche man bisher als einen Ritt zwischen den benachbarten Zellen, als Inter- zellularsubstanz, betrachtet hatte, weiter nichts seien, als die pri- mären dünnen, bei der Zelltheilung entstandenen Hautlamellen, die eine nachträgliche chemische Veränderung erfahren haben, während sich beiderseits die sekundären Verdichtungsschichten im Sinne Mohl's anlagerten. Eine entsprechende Deutung erhielt die Cuticula auf der Epidermis. Wenn später auch Sanio (1863) gegen Wigand's Auffassung Verschiedenes einzuwenden hatte, so hielt er doch den Grundgedanken derselben fest, der eine um so kräftigere Bestätigung dadurch zu gewinnen schien, daß es ihm

gelang, in der gereinigten Interzellularsubstanz des Holzes die bekannte Zellstoffreaktion hervorzurufen.

Wigand's und Sanio's Arbeiten genügten vollkommen die von Mohl begründete Theorie der Interzellularsubstanz und der Cuticula definitiv zu beseitigen; sie lieferten aber deshalb noch keinen Beweis für die Behauptung, daß die Mittellamellen in der That die primären Scheidewände seien, an welche sich beiderseits, sowie bei der Cuticula nur einseitig die sekundären Verdichtungsschichten Mohl's angelagert hätten; vielmehr konnte von dem Standpunct aus, den Nägeli's Theorie der Intussusception nunmehr gewährte, die Struktur der Scheidewände und die Existenz der Cuticula überhaupt ganz anders aufgefaßt werden; man brauchte fortan in der Mittellamelle verdickter Zellen und in der Cuticula weder ein Secret, noch eine primäre Zellhautlamelle zu sehen, denn es eröffnete sich nunmehr die Möglichkeit, daß diese Schichtenbildungen durch nachträgliche chemische und physikalische Differenzirung der durch Intussusception sich verdickenden Häute entstehen. Da die Phytotomen auch heute noch nicht über die Richtigkeit dieser Ansicht ganz einig sind, so sollte hier eben nur hervorgehoben werden, daß in der Frage der Cuticula und der Interzellularsubstanz eines derjenigen Momente liegt, durch deren Entscheidung die ältere Mohl'sche Appositionstheorie in Frage gestellt wird. Es ist nicht mehr Sache diese Geschichte, die in den sechziger und siebziger Jahren geltend gemachten neueren Ansichten vorzuführen, da der Streit noch nicht definitiv geschlichtet ist.

Zu Mohl's Vorstellung von dem festen Zellhautgerüst der Pflanzen gehörte die von ihm seit 1828 wie ein Dogma festgehaltene Ansicht, daß abgesehen von den Querwänden der ächten Holzgefäße und manchen sehr vereinzeltten Vorkommnissen, eine Durchlöcherung der Scheidewände im Zellgewebe nicht vorkomme; daß die einfachen und gehöften Tüpfel vielmehr immer durch die primäre sehr dünne Hautlamelle verschlossen bleiben. Zwischen 1850 und 1860 jedoch wurden verschiedene, für die Physiologie sehr wichtige Ausnahmen von dieser Mohl'schen Regel con-

statirt. Theodor Hartig hatte schon 1851 in seiner Naturgeschichte der Forstpflanzen im Bastsystem eigenthümliche Zellreihen beschrieben, deren Quer- zum Theil auch Längswände von zahlreichen feinen Löchern siebartig durchbohrt schienen, die er deshalb als Siebröhren bezeichnete. Mohl erklärte sich jedoch 1855, indem er Hartig's Entdeckung übrigens bestätigte und erweiterte, gegen die Durchbohrung der Wände und glaubte an den betreffenden Stellen nur gitterartige Verdickungen der Zellwände zu sehen; er wollte daher Hartig's Siebröhren als Gitterzellen bezeichnet wissen. Da zeigte jedoch Nägeli 1861, daß an der wirklichen Durchbohrung wenigstens in gewissen Fällen nicht zu zweifeln ist, daß die Siebplatten dem Transport schleimiger Stoffe im Bastgewebe dienen; nebenbei sei bemerkt, daß ich 1863, Hanstein 1864 Mittel angaben, durch welche man sich mit Leichtigkeit die Gewißheit verschaffen kann, daß Hartig's Siebplatten in der That durchlöchert sind. Unterdessen hatte man auch schon eine Zahl von Milchsaft führenden Organen als gefäßartige Bildungen im Sinne Mohl's erkannt und gefunden, daß derartige Canäle durch Auflösung der Querswände benachbarter Zellen entstehen. Doch blieb die Kenntniß der milchführenden Organe noch bis gegen die Mitte der sechziger Jahr hin eine sehr ungeordnete und lückenhafte und auch die Untersuchung der Harzgänge und ihre Entstehung durch bloßes Auseinanderweichen der Zellen gehört erst der neueren Phytotomie an; Hanstein, Dippel, N. J. C. Müller, Frank u. A. haben seit 1860 die Kenntniß dieser Gewebebildungen gefördert. Eine der allerwichtigsten Ausnahmen von Mohl's obengenannter Ansicht, constatirte schon 1860 Schacht, indem er entwicklungs geschichtlich die Entstehung und wahre Form der gehösten Tüpfel im Holz der Coniferen und in den punktirten Gefäßen der Angiospermen nachwies und außerdem zeigte, daß in allen solchen Fällen, wo die gehösten Tüpfel auf beiden Seiten einer Scheidewand ausgebildet sind, und wo die benachbarten Zellen später Luft führen, daß da die ursprüngliche, sehr dünne Scheidewand im gehösten Tüpfel verschwindet, daß somit in solchen

Fällen die gehöften Tüpfel ebensoviele offene Löcher darstellen, durch welche die benachbarten Zellen und Gefäße communiciren. Zugleich ergab sich die Erklärung einer anderen bis dahin unerklärlichen Erscheinung. Wie schon Malpighi und die Phytotomen am Anfang unseres Jahrhunderts bemerkt hatten, füllen sich nicht selten die großen Gefäßröhren des Holzes mit parenchymatischem Zellgewebe an, über dessen Ursprung man natürlich nicht in's Reine kam. Nach Schacht's Entdeckung aber konnte die Erscheinung nunmehr ganz einfach erklärt werden: die Tüpfelbildung findet nur dann in den Gefäßen statt, wenn diese an geschlossene Holzparenchymzellen angrenzen; in diesem Fall wird die sehr dünne, die gehöften Tüpfel von der Nachbarzelle abschließende Haut nicht resorbirt, vielmehr wölbt sie sich unter dem Saftdruck der benachbarten Parenchymzelle in den Gefäßraum hinein, schwillt daselbst blasenförmig an und kann durch Auftreten von Scheidewänden zur Bildung von parenchymatischen Zellen Anlaß geben, die nun aus zahlreicheren Tüpfeln hervortretend die Höhlung des Gefäßes erfüllen.

3. Entwicklungsgeschichte und Classification der Gewebeformen.

Es wurde früher schon hervorgehoben, wie der erste Anfang zu einer sachlichen Orientirung im Gesamtbau der höheren Pflanzen von Moldenhawer dadurch gemacht wurde, daß er von den Monocotylen ausgehend das Gefäßbündel als ein Ganzes, als ein aus verschiedenen Gewebeformen bestehendes Gewebesystem auffaßte und diese Vorstellung auch bei der Beurtheilung des Stammes der Dicotylen festhielt, wodurch zunächst die alte Malpighi'sche Theorie vom Dickenwachsthum der Stämme beseitigt wurde. Auch darauf wurde schon hingewiesen, daß Mohl in diesem Sinne fortschreitend auch die Epidermis und die übrigen Hautgewebeformen näher charakterisirte und classificirte d. h. eine auf sachliche Erwägung begründete Nomenclatur einführte, ohne in dieser Beziehung jedoch zu einem genügenden Abschluß zu gelangen, der in der That auch nur durch die

Entwicklungsgeschichte gefunden werden konnte; denn ebenso wie für den Begriff der Zelle und seinen Unterarten, wie für die Beurtheilung der wahren Natur des festen Gerüstes der Pflanzenstruktur, so ist auch für die richtige Unterscheidung und Classification der Gewebeformen die Entwicklungsgeschichte vor Allem maßgebend; sie liefert die morphologischen Gesichtspuncte für das Verständniß des inneren Gesamtbaues der Pflanzen, weil sie die Gewebeformen in solchen Entwicklungszuständen aufsucht, wo sie ihren späteren physiologischen Funktionen noch nicht angepaßt sind. Länger als in anderen Disciplinen der Botanik hat sich auf diesem Gebiet die Vermengung morphologischer und physiologischer Gesichtspuncte bei der Beurtheilung des Thatbestandes erhalten, aber auch hier traten die neueren entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen sichtlich und klärend in die Entwicklung der Begriffe und Ansichten ein; jedoch erst in den fünfziger Jahren und später, als die Zellbildungstheorie der Hauptsache nach entschieden war und die Führer auf dem Gebiet der Phytotomie wieder Zeit fanden, sich derartigen histologischen Fragen zu widmen.

Wie wenig man sich noch in den vierziger Jahren in den Verschiedenheiten der Gewebeformen höherer Pflanzen zurecht zu finden wußte, zeigt z. B. die Uebersicht der Gewebeformen in Schleiden's Grundzügen 1845 (p. 232), wo die Begriffe Parenchym, Interzellularsubstanz, Gefäße, Gefäßbündel, Bastgewebe, Bastzellen der Apocynen und Asclepiadeen, Milchsaftgefäße, Filzgewebe, Epidermoidalgewebe in coordinirten Abschnitten des Textes der Reihenfolge nach abgehandelt werden. Daß auf diese Weise eine geordnete Einsicht in den gesammten Zellenbau einer höheren Pflanze nicht zu erzielen war, bedarf keiner weiteren Begründung. In demselben Werk, wo Schleiden weiterhin eine Classification der Gefäßbündel versuchte, indem er dieselben als geschlossene und ungeschlossene unterschied, von denen die letzteren den Dikotolen zukommen, finden wir als äußere Grenze dieser ungeschlossenen Gefäßbündel die Cambiumschicht selbst genannt; der außerhalb dieser letzteren liegende Bast wurde also nicht als Theil der ungeschlossenen Gefäßbündel betrachtet, womit

natürlich eine fruchtbare Vergleichung der Verhältnisse bei Mono- und Dicotylen abgebrochen war. In mancher Beziehung noch schlimmer sah es in Schacht's erwähntem Buche „die Pflanzenzelle“ 1852 aus, wo die Histologie unter dem Titel: die Arten der Pflanzenzelle in folgenden coordinirten Abschnitten behandelt wurde: die Schwärmfäden der Kryptogamen, die Sporen derselben, die Pollenkörner, die Zellen und das Gewebe der Pilze und Flechten, die Zellen und das Gewebe der Algen, das Parenchym und seine Zellen, das Cambium und seine Zellen, die Gefäße der Pflanze, das Holz und seine Zellen, die Bastzellen, die Spaltöffnungen, die appendiculären Organe der Oberhaut, der Rork; dann folgt ein Paragraph über den Verdickungsring und erst dann zum nicht geringen Erstaunen des Lesers werden die Gefäßbündel behandelt, nachdem bereits die Gefäße, das Holz und die Bastzellen ihre Erledigung gefunden haben. Daß dieser Darstellungsform eine ebenso unklare Einsicht des Verfassers in dem Gesamtbau der Pflanze zu Grunde liegt, geht aus der Lectüre des Buches ohne Weiteres hervor und auch in Schacht's Lehrbuch von 1856 findet sich noch dieselbe Begriffsverwirrung.

Viel besser ist schon die Classification der Gewebe in Unger's Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen von 1855; nachdem die Lehre von der Zelle abgehandelt ist, folgt eine Hauptabtheilung des Buches als die Lehre von den Zellcomplexen, wo die Zellfamilien, Zellgewebe und Zellfusionen abgehandelt werden. Ein folgender Hauptabschnitt beschäftigt sich mit der Lehre von den Zellgruppen, wo die Epidermoidalbildungen, die Lusträume, Saftbehälter, Drüsen und Gefäßbündel im Einzelnen behandelt werden, bei welcher Eintheilung allerdings übersehen ist, daß man den Epidermoidalbildungen zwar die Gefäßbündel als coordinirte Begriffe entgegenstellen kann, daß ihnen jedoch Lusträume, Saftbehälter und Drüsen nicht als gleichwerthige Theile entgegengestellt werden können. Ein letzter Hauptabschnitt Ungers behandelt als Lehre von den Systemen die Art und Weise, wie bei verschiedenen Pflanzen die Gefäßbündel unter einander verbunden sind und in ganz richtiger Gedankenverbindung wird

hier das nachträgliche Dickenwachsthum und die Thätigkeit der Cambiumschicht mitbehandelt.

Wie überall, wo es galt, die fundamentalen Begriffe unserer Wissenschaft festzustellen, sich in den Thatsachen nach umfassenden Gesichtspuncten zu orientiren und die Prinzipien dazu in der Entwicklungsgeschichte zu suchen, so finden wir auch hier wieder Nägeli's Arbeiten als die grundlegenden und bahnbrechenden. In seinen „Beiträgen zur wissenschaftlichen Botanik“ stellte Nägeli 1858 eine Classification der Gewebeformen nach rein morphologischen Gesichtspuncten auf. Als Hauptabtheilungen unterschied er zunächst die Theilungsgewebe von den Dauergeweben; in jeder Abtheilung sind wieder zwei Hauptformen, die prosenchymatischen und parenchymatischen Gewebe unterschieden. Das parenchymatische Theilungsgewebe, aus welchem anfänglich jedes junge Organ besteht, nannte er das Urmeristem im Gegensatz zu dem prosenchymatischen Theilungsgewebe, welches sich in Form von Strängen und Schichten differenzirt und von ihm allgemein Cambium genannt wurde; eine allerdings nicht glückliche Unterscheidung schon deshalb, weil Nägeli's Cambium keineswegs überall aus prosenchymatischem Gewebe besteht. Als Folgermeristem bezeichnete Nägeli solche Gewebestränge und Gewebeschichten, welche zwischen dem Dauergewebe älterer Theile auftreten. Aus dem Urmeristem scheidet sich nach Nägeli zunächst das Cambium aus. — Die zweite Hauptform, das Dauergewebe, theilt er nicht nach der Gestalt der Zellen oder nach physiologischen Beziehungen ein, sondern zunächst nach ihrer Abstammung in zwei Classen: Alles Dauergewebe, welches vom Urmeristem unmittelbar abstammt, ist Protenchym, und Alles, was direkt oder indirekt aus dem Cambium entsteht, Spenchym. Die bisher als Gefäßbündel bezeichneten Gewebestränge glaubte Nägeli, da sie keineswegs bloß Gefäße enthalten, sondern wie schon Bernharði 1805 hervorgehoben, auch immer faserige Elemente besitzen, deshalb als Fibrovasalstränge bezeichnen zu sollen. — Wenn auch nicht zu verkennen ist, daß bei dieser Eintheilung die so klar daliegende Verschiedenheit der Hautgewebe

von den übrigen Gewebemassen nicht zu entsprechendem Ausdruck gelangt und wenn auch gegenwärtig schon andere Gesichtspunkte für die genetische Classification der Gewebeformen sich aufstellen lassen, so hatte Nägeli's Eintheilung und Nomenclatur doch den Vorzug, daß durch sie die gesammte Histologie der Pflanzen zum ersten Mal nach umfassenden und genetischen Principien dargestellt wurde. Sie hat wesentlich zur Herbeiführung einer besseren Verständigung über den Gesamtbau der Pflanze beigetragen.

Zu weiterer Untersuchung im genetisch morphologischen Sinn forderten zunächst die Gefäßbündel oder Fibrovasalstränge heraus; denn eine richtige Einsicht in die Entstehung und spätere Veränderung dieses Gewebesystems ist für die Phytotomie ebenso wichtig, wie etwa für die Zootomie der Wirbelthiere die Entstehung und spätere Veränderung des Knochensystems. Für die Phytotomie aber hat die Kenntniß der Gefäßbündel und ihres Verlaufs im Stamm besonders auch deshalb eine weittragende Bedeutung, weil nur auf diesem Wege eine richtige Einsicht in die Vorgänge des nachträglichen Dickenwachstums bei den eigentlichen Holzpflanzen zu gewinnen ist.

Es wurde schon erwähnt, daß Mohl bereits 1831 die Individualität der im Stamm beginnenden, in die Blätter ausbiegenden und dort endigenden Stränge nachgewiesen hatte, so daß das ganze Gefäßbündelsystem einer Pflanze aus einzelnen isolirt entstandenen, unter sich aber nachträglich verbundenen Strängen besteht. Schon 1846 hatte Nägeli die entsprechenden Verhältnisse der Gefäßkryptogamen untersucht, als Schacht in seinem erwähnten Buch den Rückschritt machte, das Gefäßbündelsystem einer Pflanze durch fortgesetzte Verzweigung, statt durch nachträgliche Verschmelzung isolirter Stränge entstehen zu lassen, ein Irrthum, welchem Mohl 1858 entschieden entgegentrat; ausführlicher und klarer geschah dieß jedoch durch Johannes Hanstein 1857 und durch Nägeli 1858. In einer Abhandlung über den Bau des dikotylen Holzringes wies Hanstein, die älteren Angaben Nägeli's bestätigend, für die Dicotyledonen und Coniferen nach, daß der primäre Holzkreis in

dem Stamme aus einer Anzahl von Gefäßbündeln entsteht, die mit denen der Blätter identisch sind und im Urmeristem der Knospe entstehen. Diese primordialen Bündel durchziehen selbstständig und gesondert eine gewisse Zahl von Stengelgliedern abwärts, um unten isolirt zu endigen oder mit älteren, tiefer unten entsprungenen Nachbarbündeln sich zu vereinigen. Treffend bezeichnete Hanstein die aus der Blattbasis in den Stamm eintretenden und ihn abwärts eine gewisse Strecke weit durchziehenden Theile der Gefäßbündel als Blattspuren, so daß also kurz gesagt werden kann: Der primäre Holzcylinder der Dicotylen und Coniferen bestehe aus der Gesamtheit der Blattspuren. Umfassender waren Nägeli's Untersuchungen, aus denen schon oben die Nomenclatur der Gewebeformen hervorgehoben wurde. Nägeli unterschied drei Arten von Gefäßbündeln bezüglich ihres Verlaufs: Die gemeinsamen nämlich, welche im Stamme Hanstein's Blattspuren darstellen und mit ihren oberen Enden in die Blätter ausbiegen; im Gegensatz dazu nannte Nägeli stamm-eigene Stränge diejenigen, welche an ihren vorderen Enden im Vegetationspunct des Stammes sich verlängern, ohne in Blätter auszubiegen; und blatteigene, die nur den Blättern angehören. Der Schwerpunkt seiner Untersuchung liegt in den gemeinsamen Strängen, für welche er betreffs der Dicotylen und Coniferen die allgemeine Regel aufstellte, daß sie an der Grenze ihrer auf- und absteigenden Hälften, an der Stelle nämlich, wo sie in das Blatt ausbiegen, sich zu bilden anfangen, um von dort aus abwärts in den Stamm und aufwärts in das Blatt durch Differenzirung entsprechender Gewebezüge sich fortzubilden. Es liegt in der Natur der gemeinsamen Stränge, daß ein tieferes Verständniß ihres Verlaufs und ihrer ersten Entstehung eine genauere Kenntniß der Entstehungsfolge der Blätter am Stammende und der phyllotaktischen Veränderungen während des Wachstums voraussetzt; Beziehungen, welche Nägeli ausführlich erwog und aus welchen er neue Gesichtspuncte für die genetische Betrachtung der Blattstellung selbst ableitete, indem er zugleich auf die ungenügende genetische Grundlage der Schimper-

Braun'schen Blattstellungslehre hinwies. — Nägeli war auch der erste, der die anatomische Struktur der Wurzeln mit der der Stämme verglich und besonders auf die eigenartige Natur des Fibrovasalkörpers in diesen Organen hinwies. Wie früher Nägeli's Entdeckung der Scheitelzelle und ihrer Segmentirung, so rief auch jetzt wieder seine Abhandlung über die Fibrovasalstränge zahlreiche Bearbeitungen von Seiten anderer hervor, unter denen ganz besonders Carl Sanio's Abhandlung über die Zusammensetzung des Holzkörpers (Bot. Zeitg. 1863) als eine der ersten und bedeutendsten erwähnt werden muß, da sie in Verbindung mit Hanstein's und Nägeli's Arbeiten zuerst größere Klarheit in die Vorgänge des Dickenwachsthums der Stämme brachte. Es wurde schon erwähnt, daß es weder Mohl noch Schleiden, weder Schacht noch Unger gelungen war, den richtigen Ausdruck für das Dickenwachstum zu gewinnen. Es war dieß unmöglich, weil ihnen die erste Entstehung, der wahre Verlauf und die Zusammensetzung der Gefäßbündel vor dem Dickenwachstum nicht hinreichend bekannt war; im höchsten Grade störend wirkte die begriffliche und sprachliche Verwechslung ganz verschiedener Dinge, die hier mit in Betracht kamen, des sogenannten Verdickungsringes nämlich, in welchem dicht unter der Stammspitze die ersten Gefäßbündel entstehen sollten, mit dem viel später erst sich bildenden Cambium der ächten Holzpflanzen und dieser beiden wiederum mit der sehr spät entstehenden Meristemschicht, in welcher bei den baumförmigen Liliaceen fortwährend neue Gefäßbündel entstehen und ein sehr eigenthümliches Dickenwachstum der Stämme bewirken ¹⁾. Erst durch Sanio's Abhandlung wurden diese selbst von Mohl noch 1858 zum Theil festgehaltenen Begriffsverwirrungen beseitigt, indem er besonders den sogenannten Verdickungsring, in welchem dicht unter der Stammspitze die ersten Anlagen der Gefäßbündel entstehen, von dem ächten Cambium scharf unterschied, welches erst viel später in den Gefäßbündeln und zwischen

¹⁾ Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik 4. Aufl. 1874 p. 129.

diesen sich bildet, um dann die secundären Holz- und Rindenzellen zu erzeugen; auch ließ es sich Sanio angelegen sein, die verschiedenen Elementarorgane des Holzkörpers einer sorgfältigeren Unterscheidung, besserer Classification und Nomenclatur zu unterwerfen. Der eigenthümliche Vorgang des nachträglichen Dickenwachstums der baumartigen Liliaceen, der längst bekannt, vorwiegend dazu beigetragen hatte, Mohl und Schacht in Mißverständnisse zu verwickeln, wurde dagegen zuerst 1865 durch A. Millardet vollständig aufgeklärt. Die späteren Arbeiten Nägeli's, Rablkofer's, Eichler's u. A. über abnorme Holzbildungen trugen noch wesentlich zur Klärung des Verständnisses auch des normalen Wachstums bei; doch gehören diese in die sechziger Jahre fallenden Arbeiten ebensowenig wie Hanstein's neuere Untersuchungen über die Gewebedifferenzierung im Stamme der Phanerogamen, in den Rahmen unserer Geschichte.

4. Nägeli's Theorie der Molecularstruktur und des Wachstums durch Intussusception,

auf deren große Wichtigkeit für die weitere Entwicklung der Phytotomie und Physiologie der Pflanzen schon oben hingewiesen wurde, soll hier den Abschluß unserer Geschichte der Pflanzenanatomie bilden. Es war ein merkwürdiges Zusammentreffen, daß Nägeli's Moleculartheorie der organisirten Gebilde, welche auch für die Zootomie nicht unfruchtbar bleiben wird, in denselben Jahren um 1860 zur Ausbildung gelangte, in denen auch Darwin zuerst mit seiner Descendenztheorie hervortrat. Auf den ersten Anblick scheinen beide Theorien in gar keinem Zusammenhang zu stehen, dieses zeitliche Zusammentreffen also ein ganz zufälliges zu sein. Geht man jedoch tiefer in die Sache ein, so findet man eine, für die Geschichte der Naturwissenschaft sehr bedeutungsvolle Aehnlichkeit beider Theorien: durch beide nämlich wurde die bisherige formale Betrachtung organischer Formen auf eine causale zurückgeführt; wie Darwin's Lehre darauf ausgeht, die specifischen Formen der Thiere

und Pflanzen aus der Erbllichkeit und Variabilität unter dem zerstörenden oder begünstigenden Einfluß äußerer Umstände ursächlich zu erklären, so steckt sich Nägeli's Theorie das Ziel, das Wachsthum und die innere Struktur organisirter Körper auf physikalisch chemische und mechanische Vorgänge zurückzuführen. Die Zukunft wird zeigen, ob die von Nägeli gewonnenen Anschauungen in ihrer weiteren Ausbildung nicht dazu beitragen werden auch der Descendenztheorie eine tiefere Begründung zu geben, insofern es nicht unwahrscheinlich ist, daß ein tieferes Verständniß der Molecularstruktur der Organismen den dunklen Begriffen Erbllichkeit und Variabilität mehr Licht und Klarheit geben könnte.

Wie immer bei ähnlichen Gelegenheiten, waren auch hier die ersten Anfänge sehr unscheinbar und Niemand konnte den ersten Wahrnehmungen, um die es sich hier handelt, ansehen, was schließlich aus ihnen sich entwickeln sollte. Wie bereits erwähnt, hatte Mohl schon 1836 die sogenannte Streifung gewisser Zellhäute beobachtet, was Meyen veranlaßte, auf Grund weiterer, zum Theil aber unrichtiger Wahrnehmungen die pflanzlichen Zellhäute aus spiralig gewundenen Fasern bestehen zu lassen. Es wurde auch schon früher darauf hingewiesen, wie Mohl die eigentliche Streifung zunächst von spiraligen Verdickungen, die bei Meyen mit untergelaufen waren, unterschied, (1837) und wie er bereits auf gewisse Vorstellungen von der Molecularstruktur der Zellhäute hingeführt wurde, ohne jedoch zu einem genügenden Abschluß zu gelangen. Noch weniger geschah das Letztere bei Agardh, welcher neue Fälle von Zellhautstreifung bekannt machte; 1853 (bot. Zeitg.) nahm sich Mohl nochmals der Sache an, indem er darauf drang, daß eine Trennung der Streifen oder scheinbaren Fasern weder mechanisch noch chemisch möglich sei, wobei er jedoch unentschieden ließ, ob die in der Flächenansicht sich kreuzenden Linien der nämlichen oder verschiedenen Zellhautschichten angehören. Was bald darauf Crüger und Schacht mittheilten, trug zur Förderung der Sache Nichts bei; auch Wiegand trat 1856 in die Diskussion ein, verfehlte aber von vornherein den rechten Weg, insofern er

die sich kreuzenden Streifen als verschiedenen Hautschichten gehörig annahm. So lange man die Mohl'sche Theorie, daß die concentrische Schichtung der Zellhäute durch Anlagerung neuer Schichten entstehe, festhielt, war betreffs der Streifung ein richtiges Urtheil überhaupt kaum zu gewinnen: dieß wurde vielmehr erst dann möglich, als Nägeli in seinem großen Werk über die Stärkekörner 1858 bewies, daß die concentrische Schichtung dieser Gebilde ebensowohl, wie die der Zellhäute überhaupt gar nicht darin besteht, daß gleichartige Schichten einfach an einander liegen, daß vielmehr abwechselnd dichtere, wasserarme und minder dichte, wasserreiche Schichten in der Substanz mit einander abwechseln, und daß diese Form der Schichtung unmöglich durch Anlagerung im Sinne Mohl's erklärt werden könne, wogegen sie durch Einschlebung neuer Molecüle zwischen die schon vorhandenen und durch entsprechende Differenzirung des Wassergehaltes zu erklären sei. Daß das Flächenwachsthum der Zellhäute durch derartige Intussusception stattfindet, war ohnehin gewiß, von Unger gelegentlich betont, und die Erscheinung, welche man als Streifung der Zellhaut bezeichnet, konnte nun auf dasselbe Princip, wie die concentrische Schichtung, nämlich auf eine regelmäßig abwechselnde größere und geringere Wassereinlagerung zurückgeführt werden. Nägeli zeigte aber, was den anderen Beobachtern entgangen war, daß die Strukturverschiedenheit, welche in der Flächenansicht der Zellhaut als gewöhnlich doppelte, gekreuzte Streifung auftritt, die ganze Dicke einer geschichteten Zellhaut durchsetzt. Nägeli gewann so eine Differenzirung in der Substanz jedes kleinen Zellhautstückchens nach drei Richtungen des Raumes, für welche er das schon früher von Mohl gebrauchte Bild treffender als dieser benutzte, daß nämlich die Struktur einer kreuzweis gestreiften und zugleich concentrisch geschichteten Zellhaut derjenigen eines Krystalls vergleichbar sei, welcher nach drei Richtungen spaltbar ist. Diese Vorstellung vom Bau der Zellhaut sprach er zuerst 1862 (Botan. Unterf. I. p. 187) aus, um sie dann 1864 (ebenda II. p. 147) weiter zu begründen.

Der eigentliche Ausgangspunct für Nägeli's Theorie von der Molecularstruktur lag jedoch in der von ihm 1858 so eingehend untersuchten Struktur der Stärkekörner. Aus der Art und Weise, wie diese sich gegen Druck und Austrocknung, gegen Quellungsmittel und Extraktion eines Theiles ihrer Substanz verhalten, kam er zu der Vorstellung, daß die gesammte Substanz eines Stärkekorns aus Molecülen besteht, welche nicht rund, sondern polyedrisch geformt sein müssen, die unter sich im normalen Zustand durch Wasserhüllen von einander getrennt sind, und daß der Wassergehalt der geschichteten Substanz von der Größe dieser Molecüle abhängt, insofern er um so geringer sein muß, je größer die Molecüle selbst sind; eine Darstellungsweise, welche sich nun sofort auch auf die Struktur der Zellhaut übertragen ließ und nach welcher das Wachsthum überhaupt durch Vergrößerung schon vorhandener, sowie durch Einlagerung neuer kleiner Molecüle zwischen die vorhandenen verstanden werden kann. Diese Nägeli'schen Molecüle sind selbst schon sehr zusammengesetzte Gebilde, denn das kleinste derselben würde schon aus zahlreichen Atomen von Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff bestehen, gewöhnlich aber würde ein Molecül aus tausenden von solchen Atomaggregaten, welche die Chemiker Molecüle nennen, zusammengesetzt sein.

Schon bei der Untersuchung der Stärkekörner kam Nägeli zu der Folgerung, daß Molecüle von verschiedener chemischer Natur an jedem sichtbaren Punkt zusammengelagert sind: durch Extraktion der Körner ließ sich derjenige Stoff vollständig entfernen, welcher mit Jod ohne Weiteres blau wird, die Granulose. Nach der Extraktion dagegen blieb ein sehr substanzarmes Skelet des Stärkekornes zurück, welches im Wesentlichen genau die ursprüngliche Schichtung zeigte, mit Jod aber keine blaue Färbung annahm und von Nägeli als Stärkcellulose bezeichnet wurde. Aus diesem Verhalten folgte, daß im Stärkekorn zweierlei chemisch verschiedene Molecüle überall neben einander gelagert sind, etwa so, wie wenn man rothe und gelbe Ziegeln zum Aufbau eines Hauses so verwendet hätte, daß nach späterer Weg-

nahme aller gelben Ziegel nunmehr die rothen allein noch das Mauerwerk, wenn auch viel lockerer, so doch in seiner Gesamtförmigkeit noch darstellen würden. Zu ähnlichen Ergebnissen kam Nägeli 1862 bei den krystallähnlich geformten Proteinkörpern, welche Theodor Hartig vorher entdeckt, Radlkofer krystallographisch, Maschke chemisch untersucht hatte. Da man in gleicher Weise die sogenannten inkrustirenden Substanzen aus Zellhäuten extrahiren kann ohne ihre feine Struktur wesentlich zu ändern, da man durch Verbrennung derselben Aschensflette gewinnt, welche die feine Struktur der Zellhaut selbst nachahmen, so gilt das oben angewandte Bild in noch complicirterer Weise auch für die Molecularstruktur der Zellhäute, ja manche Erwägungen führen zu der Annahme, daß Nägeli's bei den Stärkekörnern gewonnene Vorstellungsweise sich auch auf die Struktur des Protoplasma's mit gewissen Modificationen wird anwenden lassen.

Wie oben angedeutet, war Nägeli durch Erscheinungen an den Stärkekörnern zu der Annahme geführt worden, daß ihre Molecüle nicht rund sondern polyedrisch seien und so lag die Frage nahe, ob sie etwa als geradezu krystallinisch gelten dürfen. Ueber diese Frage konnte die Anwendung des polarisirten Lichtes Aufschluß geben, mit welcher sich bereits verschiedene Beobachter beschäftigt hatten. Schon 1847 hatte Erlach, 1849 Ehrenberg das Polarisationsmikroskop zur Charakteristik mikroskopischer Objecte benutzt, ohne jedoch daraus Folgerungen auf die Molecularstruktur abzuleiten; Schacht hatte später sogar die Beobachtungen mit dem Polarisationsmikroskop für eine hübsche Spielerei erklärt, die aber keinen wissenschaftlichen Werth habe. Darauf begegnen wir wieder einer ernstern sorgfältigen Untersuchung Mohl's auch auf diesem Gebiet (Bot. Zeitg. 1858), wo derselbe mit gewohnter Gründlichkeit und unter technischer Verbesserung des Apparates zu Folgerungen über die Natur und Substanz der Zellhäute, Stärkekörner u. s. w. gelangte, welche sofort den Beweis lieferten, daß in den Händen eines denkenden Beobachters das Polarisationsmikroskop nicht ein Spielzeug, sondern ein Mittel zu tief eindringender Forschung

sei, vorausgesetzt freilich, daß der Beobachter mit der Physik des polarisirten Lichtes vollkommen vertraut ist. Doch zeigte sich auch bei dieser Gelegenheit wieder die Eigenthümlichkeit Mohl's, welche ihn schon zwanzig Jahre früher gehindert hatte, seine gründlichen und ausgedehnten Untersuchungen über die Zellbildung zu einem theoretischen Abschluß zu bringen; er begnügte sich auch diesmal wieder, gründlich und richtig zu beobachten, das Beobachtete sorgfältig zu beschreiben und es mit den nächstliegenden physikalischen Ansichten so in Verbindung zu bringen, daß dadurch mehr eine Classification der Erscheinungen, als eine neue und tiefere Einsicht in das Wesen der Sache gewonnen wurde. Es fehlte ihm der schöpferische Gedanke, der Drang, die Ergebnisse seiner Untersuchungen bis in die letzten Elemente zu analysiren und sich aus diesem ein klares Bild der inneren Struktur der organisirten Theile zu bilden. Mohl blieb auch hier also bei der Induktion stehen, ohne bis zur deduktiven und construierenden Bearbeitung der vorliegenden Frage überzugehen; das Letztere that, wie wir sehen werden, Nägeli auch in diesem Fall.

Unterdessen erschien 1861 ein umfangreicheres Werk von Valentin über die Untersuchung der Pflanzen- und Thiergewebe im polarisirten Licht, wo der mit großer Literatur- und Sachkenntniß ausgerüstete Verfasser die Polarisationsercheinungen ausführlich untersuchte, die Instrumente und ihre Handhabung ausgezeichnet darstellte, überhaupt die Theorie und Technik derartiger Untersuchungen entwickelte. Er übersah jedoch betreffs der pflanzlichen Zellhülle eine bereits von Mohl erkannte Erscheinung, daß nämlich die vom polarisirten Licht senkrecht zu ihrer Fläche durchstrahlten Membranen Interferenzfarben zeigen, was ihn nothwendig zu einer unrichtigen Deutung ihrer inneren Struktur führen mußte.

Auch Nägeli widmete von 1859 ab den Polarisationsercheinungen langwierige theoretische und physikalische Studien, die im dritten Heft seiner botanischen Beiträge erst 1863 publicirt wurden; aber schon ein Jahr früher machte er die

Hauptergebnisse betreffs der Molecularstruktur der Zellhäute und Stärkekörner (Bot. Mitth. 1862) bekannt. Auch die Polarisationsercheinungen führten ihn wieder, und zwar auf einem ganz anderen Wege zu der Ansicht, daß die organisirten Theile der Pflanzenzelle aus isolirten Molecülen bestehen, zwischen denen sich Flüssigkeit befindet; die neueren Untersuchungen aber ergaben nun auch bestimmtere Vorstellungen von der Natur jener Molecüle, die nach dem optischen Verhalten der untersuchten Gebilde nicht bloß als polyedrisch, sondern als krystallinisch bezeichnet werden durften; die Substanzmolecüle der organisirten Pflanzentheile verhalten sich nach Nägeli wie optisch zweiaxige Krystalle, die also drei verschiedene Axen der Aetherdichtigkeit besitzen; in den Stärkekörnern und Zellhäuten sind diese krystallinischen Molecüle so angeordnet, daß jedesmal eine dieser Axen senkrecht zur Schichtung steht, während die beiden anderen in der Schichtungsebene liegen. Die Wirkung der organisirten Zellentheile auf polarisirtes Licht summiert sich aus den Wirkungen der einzelnen Molecüle, wogegen die zwischen ihnen liegende Flüssigkeit optisch inaktiv ist und nur insofern in Betracht kommt, als durch ihr Quantum die Molecüle mehr oder minder weit aus einander oder zusammenrücken.

Es würde die Aufgabe der historischen Darstellung überschreiten, wollte ich es hier versuchen die schon jetzt denkbaren Consequenzen zu entwickeln, welche sich aus Nägeli's Theorie für das Verständniß der Wachsthumsvorgänge, für die Mechanik des Wachsthum's ableiten lassen; jedenfalls ist durch diese Ergebnisse ein Schema von der feinsten Struktur der Organismen aufgestellt, in welchem zugleich eine gewisse Uebereinstimmung des Organischen und des Unorganischen, aber auch der wesentliche Unterschied beider zu Tage tritt; an dieses Schema wird jede weitere Untersuchung anknüpfen müssen, welche wirklich und ernsthaft darauf ausgeht, die Erscheinungen des Lebens nach naturwissenschaftlichen Prinzipien zu erklären.