

Werk

Titel: Die Beherrschung der pflanzlichen Form

Untertitel: eine Einführung in die Forschungen von Georg Klebs

Autor: Ungerer , Emil

Ort: Berlin

Jahr: 1918

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?34557155X_0006 | LOG_0413

Kontakt/Contact

Digizeitschriften e.V.
SUB Göttingen
Platz der Göttinger Sieben 1
37073 Göttingen

✉ info@digizeitschriften.de

benjahrzehnt immer besser geeignet machte. Die akademische Jugend unseres kommenden Deutschlands verliert in ihm nicht weniger als die botanische Wissenschaft.

Die Beherrschung der pflanzlichen Form.

Eine Einführung in die Forschungen
von Georg Klebs.

Von Dr. Emil Ungerer, Karlsruhe¹⁾.

Mit immer erneutem Zauber wirkt das Blühen und Grünen, der Früchtesegen des Herbstes und die winterliche Ruhe auf das empfängliche Gemüt des Menschen, dem der Pflanzenwelt gegenüber und der Gesetzmäßigkeit im Wechsel ihrer unendlichen Formenfülle am stärksten das Gefühl der Naturnähe erwächst. Gerade diese *Aufeinanderfolge* bestimmter Formen in der Entwicklung eines pflanzlichen Lebewesens wie das geordnete Verknüpftsein der *gleichzeitig* erscheinenden bildete von jeher ein wichtiges Problem auch der wissenschaftlichen Botanik. Der „klassischen Morphologie“ im 18. und der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts war hier alles feste, unverbrüchliche Beziehung. In der Natur eines Organismus sollte es gegeben sein, daß er eine gesetzmäßige „Korrelation“ seiner Teile als ideelle Verbindung aufweist, und daß in seiner „Evolution“ ein entsprechender Zusammenhang in der Aufeinanderfolge seiner Bildungen zutage tritt; in der Natur jeder „Spezies“, jeder Naturart, sollte es liegen, daß ihre Korrelation und Evolution gerade diese bestimmte, von allen anderen unterschiedene ist. Auf die Frage nach den Ursachen dieses Verhaltens konnte nur mit den Geheimnissen eines Formtriebes und der Lehre von besonderen „Tendenzen“ der Natur geantwortet werden.

Die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts brachte einen starken Umschwung der Denkweise und damit eine neue Methode der Erforschung der pflanzlichen Gestaltungsvorgänge, die, viel früher schon von T.A. Knight (1759—1838) geschaffen, nun durch Hofmeister, Sachs und Pfeffer lebhaftere Anregung und Förderung erhielt, sich aber vor allem durch die experimentellen Arbeiten dreier Botaniker siegreich Bahn brach. Etwa gleichzeitig beginnen der vor kurzem verstorbene Hermann Vöchting — mit seiner grundlegenden Arbeit „Über Organbildung im Pflanzenreich (Physiologische Untersuchungen über Wachstumsursachen und Lebens-einheiten.“ I. H. 1878, II. H. 1884) — und Karl Goebel — mit seinen „Beiträgen zur Morphologie und Physiologie des Blattes“ (Bot. Ztg. 1880) — die Reihe ihrer fruchtbaren Untersuchungen, die eine *kausale* Erforschung der pflanzlichen Formbildung, eine Feststellung ihrer Ursachen, zum

Ziel hat. Die *Abhängigkeit der Entstehung der Pflanzenformen von „äußeren“ Bedingungen*, von Änderungen der Umgebung, ist beiden eine notwendige Voraussetzung ihrer Forschung, die sich häufig auch des Mittels eines operativen Eingriffs bedient, um dadurch die gegenseitige Abhängigkeit der verschiedenen formbildenden Vorgänge innerhalb des Organismus und ihre Wirkung für das Ganze, wie sie etwa in der „Polarität“ zutage tritt, aufzudecken. Während aber dabei Vöchting den anatomischen Änderungen, den Gestaltungen und Umgestaltungen der Zellen- und Gewebestrukturen besondere Beachtung schenkt, liegt für Goebel der Nachdruck auf der Feststellung der Umbildung (Metamorphose) weniger Grundformen der Pflanzenteile wie Sproß, Wurzel, Blatt durch besondere Bedingungen zu der ganzen Mannigfaltigkeit der naturgegebenen Pflanzenorgane. Diesen verdienstvollen Bestrebungen gegenüber besteht die geschichtliche Bedeutung der Forschungen von Georg Klebs in der Erkenntnis der Notwendigkeit, die Abhängigkeit jedes einzelnen Formbildungsvorgangs nicht nur von der *Qualität*, sondern vor allem von der *Quantität* der beteiligten *äußeren und inneren Bedingungen* zu bestimmen und in dem Erfolg, den die Durchführung dieses Gedankens auf Grund klarer begrifflicher Voraussetzungen in zahlreichen Experimenten mit Vertretern der verschiedensten Pflanzengruppen erzielte. Da die durch ihn herbeigeführte Wendung in der Erforschung der pflanzlichen Formbildung eine Fülle von Problemen aufgeworfen und ihre Lösung angebahnt und so der Botanik von heute und morgen neue Ziele und Wege gezeigt hat, so soll hier der Versuch gemacht werden, das Lebenswerk des Heidelberger Botanikers in seinen Grundzügen darzustellen, eine Aufgabe, deren beabsichtigte Durchführung zum 60. Geburtstag des Forschers am 23. Oktober 1917 durch die vom Krieg beeinflussten Verhältnisse leider nicht möglich war.

I. Die Bedingungen der Formbildung bei Algen und Pilzen.

Abgesehen von den Arbeiten der Frühzeit, die teils zellphysiologischen Problemen nachgingen, teils systematischen Studien an Flagellaten und Algen galten, und gelegentlichen späteren Nachklängen steht die ganze Lebensarbeit von Georg Klebs im Dienste der einen Aufgabe, die *Formbildungsvorgänge der Pflanzen mittels der Begründung ihrer Lebensbedingungen zu erforschen*. Zunächst wandte er sich dem Problem der Entstehungsbedingungen der Fortpflanzungsorgane der Gewächse zu, für dessen Bewältigung die niederen Organismen, *Algen und Pilze*, am ehesten Aussicht auf Erfolg boten.

Schon in der ersten *Untersuchung über die Grünalge Hydrodictyon utriculatum* (1889; 1890, 1891, vgl. auch 1896), das zierliche „Wassernetz“, sind die Grundzüge der neuen Methode, die wichtigsten analytischen Begriffe und das End-

¹⁾ Die Arbeit ist den „Naturwissenschaften“ wenige Wochen vor Klebs' Tode zugegangen.
Die Schriftleitung.

ziel der Forschung deutlich zu erkennen. Eine genaue Untersuchung des Baues und der in der Natur durch Beobachtung feststellbaren Lebensbedingungen der Alge bildet die Voraussetzung für den Versuch, sie zu züchten, d. h. monatelang in gutem vegetativen Wachstum (d. h. Wachstum ohne Fortpflanzung) zu erhalten. In zahlreichen, mit verschiedenem Ausgangsmaterial wiederholten Versuchen wird die Abhängigkeit der beiden Fortpflanzungsformen (die ungeschlechtliche durch Zoosporen und die geschlechtliche durch Gameten) von den beteiligten Faktoren (Licht, Wärme, Feuchtigkeit, Konzentration anorganischer und organischer Nährlösungen usw.) aufgewiesen. Die Nachwirkung vorangegangener Lebensumstände wird nach Möglichkeit in Rechnung gezogen. Dabei zeigt es sich, daß jede Zelle des ausgebildeten Wassernetzes je nach der Wahl der Lebensbedingungen entweder ungeschlechtliche Schwärmer (Zoosporen) oder verschmelzungsbereite Gameten hervorbringen kann. Deshalb vergleicht Klebs die Hydrodictyonzelle mit jenen „enantiotropen“ Substanzen wie Schwefel, Salpeter usw., die in mehreren Formen vorkommen, deren Eintreten durch besondere äußere Bedingungen bestimmt wird, während das, was erscheint, auf der „spezifischen unerklärlichen Natur“ der betreffenden Substanz beruht. Damit ist die begriffliche Sonderung angebahnt, die der Analyse aller späteren Klebschen Untersuchungen zugrunde liegt: Die Gesamtheit der Formbildungsmöglichkeiten eines Organismus ist in seiner „spezifischen Struktur“ beschlossen, die nur mittelbar erforscht werden kann. Was von diesen Möglichkeiten im *Einzel*fall verwirklicht wird, das bestimmen die „inneren Bedingungen“ des Organismus, wie Qualität und Quantität der vorhandenen Stoffe, Konzentrationsverhältnisse, Reaktion des Zellsafts, Zustand bestimmter Fermente, Beschaffenheit von Plasmahaut, Zellwand usw. Diese aber hängen in weitgehendem Maße von „äußeren Bedingungen“ ab. Weil die Änderung dieser äußeren Bedingungen nun dem Experimentator zugänglich ist, so entsteht das Problem, *durch allmähliche Erforschung der Einwirkung der äußeren Bedingungen die Fortpflanzungsformen und schließlich alle Gestaltungsvorgänge mit derselben Sicherheit hervorzurufen*, wie sie bei stoffwechselphysiologischen oder bei chemischen und physikalischen Versuchen der anorganischen Natur erreichbar ist; es *ersteht* das Problem der *willkürlichen Beherrschung der pflanzlichen Form*.

Zu diesen grundlegenden Unterscheidungen, die in der ganzen Folgezeit festgehalten werden, tritt in den nächsten Arbeiten die Sonderung der äußeren Bedingungen eines Formbildungsvorgangs in „allgemeine“, die bei jedem Lebensprozeß mitwirken und in weiten Grenzen schwanken können, in „spezielle“, die bei dem fraglichen Vorgang im Unterschied zu anderen beteiligt sind, ohne ihn, aber für sich allein veranlassen zu

können und in den eigentlichen, das Geschehen auslösenden „morphogenen Reiz“. Diese letztere Einteilung ist aus der Zergliederung der Ergebnisse von Algenversuchen (1890, 1891, 1892 und vor allem 1896) — nicht ohne Beziehungen zu gleichzeitigen Veröffentlichungen von Herbst und Pfeffer — gewonnen und wird bis 1903 angewandt.

Die Klebschen Arbeiten über Algen und Pilze aus dem letzten Jahrzehnt des vergangenen Jahrhunderts (neben den genannten besonders 1898, 1899 a, 1900 a) lieferten eine Reihe allgemeiner Ergebnisse über die *Bedingungen der Fortpflanzungsformen*, über ihr *gegenseitiges Verhältnis* und über ihre *Beziehungen zum Wachstum*.

Es gelang nicht nur, die Bedingungen festzustellen, unter denen die Organismen in jahrelangem Wachstum *ohne alle Arten der Fortpflanzung verharren*, auch der *vegetative Aufbau der Pflanzen in seinen Einzelheiten* (die Gestaltung der Teile, die mit der Fortpflanzung nichts zu tun haben) erwies sich von Außenbedingungen beherrscht. So hängt bei der Alge *Stigeoclonium tenue* die Art der Verzweigung von Licht und Nährsalzgehalt der Kulturflüssigkeit ab, während die Bildung dünner mehrzelliger Haare nur in ruhig stehendem Wasser erfolgt, in fließendem Wasser aber völlig fehlt. So hat auch der Schimmelpilz *Mucor racemosus* auf verschiedenen Nährböden ganz verschiedene Myzelformen (Zuckermyzel, Peptonmyzel, septiertes Myzel, Riesenzellen), d. h. jedem Nährboden entspricht eine andere Ausbildung seines Fadengeflechts. Die Bedingungen der *Fortpflanzungsformen*, die nach Maximum und Minimum meist engere Grenzen als die des Wachstums aufweisen, sind recht verschieden, wenn sich auch mancherlei Übereinstimmungen zeigen. Manche Algen bilden bei Überführung aus anorganischer Nährlösung in frisches Wasser oder beim Übergang von fließendem in stehendes Wasser, andere bei Verdunklung Zoosporen (bewimperte „Schwärmer“, die umherschweben, sich später festsetzen und zur fertigen Alge auskeimen). Die Konidienbildung der untersuchten Schimmelpilze, d. h. die Erzeugung meist einzelliger, äußerlich abge-schnürter Vermehrungsorgane („Sporen“), ist dagegen an luftförmige Umgebung gebunden und höchstwahrscheinlich durch den Grad der Transpiration bedingt. Die Bildung der Geschlechtsorgane bei einigen Algen, z. B. bei *Vaucheria repens* und *Oedogonium diplandrum*, verlangt unbedingt Lichteinwirkung, deren Intensität ausschlaggebend ist. Das hängt zum Teil sicher mit seiner assimilatorischen Wirkung zusammen, da die Geschlechtsorgane der Algen wie allgemein auch die „höheren“ Fruchtformen der Pilze („Karporeporen“) einen guten Ernährungszustand voraussetzen, wobei es überall auf einen Überschuss an organischen und einen Mangel an anorganischen Nährstoffen ankommt, die Nährsalze sogar fast durchweg hemmend wirken.

II. Die Bedingungen der Formbildung bei höheren Pflanzen.

Die Erfolge dieser Versuche an Thallophten¹⁾ mußten es nahe legen, die Fruchtbarkeit ihres Leitgedankens auch an höheren, vor allem an den Blütenpflanzen zu erproben. Freilich liegen hier die Verhältnisse erheblich schwieriger. Die Lebensbedingungen dieser Gewächse sind schwer auf längere Zeit völlig gleichmäßig zu halten, was bei den in Flüssigkeiten oder etwa in dunklen Thermostaten (Wärmeschränken) wachsenden niederen Pflanzen leichter gelingt. Dann aber bietet der verwickelte Aufbau, die reiche äußere und innere Gliederung der Blütenpflanzen neue Schwierigkeiten, da die einzelnen Organe ihre besonderen äußeren Bedingungen haben und ferner in so mannigfacher innerer Wechselwirkung stehen, daß es schwer ist, sie einzeln durch Änderung der Außenbedingungen zu beeinflussen. Trotzdem wagte Klebs den Versuch, auch für die Phanerogamen (Blütenpflanzen) und Archegoniaten (Farnpflanzen im weitesten Sinn und Moose) nachzuweisen, daß die einzelnen Gestaltungsvorgänge in gesetzmäßiger Weise von besonderen, quantitativ bestimmbar Änderungen ihrer Umgebung abhängen. Da man nicht hoffen konnte, sofort die Bedingungen jedes einzelnen Formbildungsvorgangs der zahllosen Teile einer hochdifferenzierten Blütenpflanze zu erforschen, so stellte es sich als erstes Problem dar, den typischen Entwicklungsgang, wie er sich durch das Nacheinanderauftreten der verschiedenen vegetativen und Fortpflanzungsorgane in der Natur zeigt, aufzulösen in einzelne von einander relativ unabhängige Gestaltungsvorgänge, deren Bedingungen dann derart festzustellen waren, daß alle möglichen Änderungen jenes typischen Entwicklungsganges herbeigeführt werden konnten. Wenn das erst bei einer Reihe von Pflanzen gelang, konnte man sich der zweiten Aufgabe widmen, in der Festlegung der Bedingungen für die Bildung der Teile des Organismus immer mehr ins Einzelne zu gehen. Den ersten ausführlichen Bericht über Experimente an höheren Pflanzen bringen die „Willkürlichen Entwicklungsänderungen bei Pflanzen“ (1903); die Arbeiten von 1904, 1905, 1906, 1907, 1910, 1918 bauen die gewonnenen Ergebnisse weiter aus.

II. 1. Die Änderung des Entwicklungsganges.

Auch bei Phanerogamen gelang es, die Bedingungen für ein fortdauerndes Wachstum ohne Fortpflanzung, d. h. ohne jede Bildung von Blüten oder Samen aufzufinden. Die verbreitete Gandelrebe, *Glechoma hederacea*, wuchs im Gewächshaus bei günstiger Ernährung und hellem Licht im Sommer, Zurückschneiden im Herbst und gleichmäßig hoher Temperatur im Winter eine Reihe von Jahren hindurch während des ganzen Verlaufs der Versuche ohne Blütenbil-

dung fort; ebenso verhielt sich eine Reihe anderer Gewächse. Einjährige und zweijährige Pflanzen erhielt Klebs durch immer erneute Stecklingskultur der in der freien Natur in Blütenbildung aufgehenden Vegetationspunkte Jahre hindurch in fortdauerndem vegetativem Wachstum und bewies so ihre theoretisch unbegrenzte Lebensdauer.

Die Umbildung von Blüten sprossen in vegetative vom Charakter der Ausläufer oder aufrechten Laubsprosse gelang nicht nur bei einfach gebauten Blütenständen, sondern auch bei zahlreichen hochentwickelten, vom Laubtrieb erheblich unterschiedenen. So glückte sie bei dem traubenförmigen Blütenstand von *Veronica chamaedrys*, einer Ehrenpreisart, obwohl dieser sich vom Laubsproß durch sein begrenztes Wachstum, seinen Mangel an Verzweigung, eine andersartige Behaarung, beträchtliche Abweichungen in Form und Größe der zerstreut stehenden Hochblätter von den quirlständigen Laubblättern weitgehend unterscheidet. Diese Umwandlung vollzog sich bei bereits blühenden Trieben innerhalb 14 Tagen durch die verschiedenartigsten Verbindungen von äußeren Bedingungen, unter denen nur eine geringe Lichtstärke jedesmal mitwirken mußte. Bei dem allmählichen Übergang zum vegetativen Wachstum zeigten die einzelnen Merkmale des vorher einheitlichen Blütenstands wie Blattform, Blattstellung, Zweigbildung, Behaarung eine Selbständigkeit der inneren Bedingungen, die Hoffnung auf ihre gesonderte Beherrschung durch äußere Bedingungen gibt. Dasselbe Ergebnis erzielte Klebs bei der in einer Reihe von Arbeiten eingehend untersuchten Hauswurzart *Sempervivum Funkii*. Eine blühreife Rosette von *Sempervivum* muß vor der Blütenbildung, am besten kurz bevor ihre Achse sich in die Länge streckt, in sehr günstige Ernährungsbedingungen gebracht oder nach Aufenthalt bei 30° C im Dunkeln hell und feucht kultiviert werden, damit der nachher entstehende Blütentrieb nach Bildung der ersten Blüten an Stelle der übrigen weiterhin Rosetten bildet. Hält man die Pflanze nach dieser Metamorphose fort dauernd in sehr günstigen Ernährungsbedingungen, so wird das normal absterbende Achsensystem des Blütenstandes unter Verdickung zu mehrjährigen Stengelorganen. Es mag hier die methodisch wichtige Tatsache hervorgehoben werden, daß alle die zahlreichen Versuche an *Sempervivum Funkii*, die Klebs über die verschiedensten Probleme der Entwicklungsbeeinflussung anstellte, an Rosetten vorgenommen wurden, die auf vegetativem Wege (d. h. durch Ableger- oder Stecklingsbildung, also ohne Samenerzeugung) von einer einzigen Rosette abstammten.

Aber auch Blütentriebe als solche, ohne Umwandlung in Laubsprosse, konnten selbständig gemacht und zur Überschreitung ihrer engen Wachstumsgrenze gezwungen werden; so wuchs der als Steckling gezogene Blütentrieb von *Veronica*

¹⁾ Thallophten = Lagerpflanzen; unter diesem Namen werden die nicht in Sproß, Wurzel und Blatt gegliederten Pflanzen zusammengefaßt.

nica anagallis ohne Einstellung der Blütenbildung zu einer Länge von 80 cm heran, während er sonst höchstens 14 cm lang wird.

Organe, die normal keine Blüten bilden, können hierzu gebracht werden, wenn man die äußeren Bedingungen dazu herstellt. So können die Ausläufer von *Sempervivum Funkii* Blüten erzeugen, ja auch die Rosetten bringen nach Entfernung des schon blühenden Stengels bei vorangegangener kräftiger Ernährung Blüten in den Achseln der Rosettenblätter hervor, und selbst die sonst sterilen Hochblätter des Blütentriebes tragen Blüten, wenn man die blühreifen Rosetten in feuchter Luft hell kultiviert.

Bei *Ajuga reptans* gelang es, die Bedingungen zu finden, um Ausläufer, Rosette und Blütentrieb gegenseitig ineinander zu verwandeln ganz ohne Rücksicht auf die normale Aufeinanderfolge der Bildungen. Bei *Sempervivum Funkii* wurden fast alle Kombinationen der Entwicklung dieser drei Sproßformen hervorgebracht, die sich als möglich erwarten lassen.

Somit darf man den Nachweis, daß auch die Formbildung der höheren Pflanzen nicht „von innen“ fest bestimmt, sondern von äußeren Bedingungen abhängig ist, für eine Reihe von Arten als erbracht ansehen.

II. 2. Die Feststellung der einzelnen äußeren und inneren Bedingungen.

Aber auch zu dem zweiten oben bestimmten Aufgabenkreis, der tiefer eindringenden Analyse dieser Abhängigkeit für die einzelnen Teile des Pflanzenorganismus, konnten bereits Vorarbeiten geleistet werden. Zunächst zeigte es sich, daß einzelne „Merkmale“ der Pflanzen, wie Blattform, Verzweigung, Behaarung u. a. — die sich ja auch bei Vererbungsversuchen vielfach als selbständig erweisen, selbständig „mendeln“ — bei ein und demselben Organ nicht in einheitlicher, sondern in verschiedenartiger Abhängigkeit von äußeren Bedingungen stehen, da sie z. B. bei Umwandlungen von Blüten sprossen in vegetative Triebe in verschiedenem Maße abändern. Vor allem aber hat sich eine überraschend große „Variabilität“ (Veränderlichkeit) der sonst für sehr konstant gehaltenen Blütenmerkmale im Zusammenhang mit Änderungen der Umgebung feststellen lassen. Bei *Sempervivum Funkii* (und ähnlich bei *Campanula trachelium* und *Sedum spectabile*) wurde Verzweigung und Blütenzahl des Blütenstandes, Blütenfarbe, Zahl und Form aller Blütenglieder, ja einzelne Teile desselben Organs, wie Stiel und Beutel des Staubblatts, in zahllosen Beispielen als selbständig veränderlich und damit von besonderen Bedingungen abhängig erkannt; die gegenseitige Metamorphose der Blütenglieder (Verwandlung der Staubblätter in Kronblätter [Petalodie] und in Fruchtblätter und umgekehrt) und eine Reihe anderer Umänderungen wurde häufig erzielt.

Bei *Sempervivum* gelang es auch, in die Einzelheiten der Bedingungen der Blütenbildung, vor allem ihre Abhängigkeit vom Licht, tiefer einzudringen (bes. 1918). Bei den beiden untersuchten Arten *Funkii* und *albidum* verläuft die Blütenbildung in drei durch verschiedene Beeinflussung durch äußere Bedingungen trennbaren Abschnitten. Nicht jede Rosette kann im Frühjahr zur Hervorbringung der Blütenanlagen gebracht werden; es muß dazu vielmehr ein bestimmter innerer Zustand erreicht sein, die sogenannte „Blühreife“. Ein Seitenstück dazu ist der Zustand der „Reizbarkeit“, den Klebs in frühen Arbeiten für gewisse Algen, wie *Hydrodictyon*, *Conferva*, *Draparnaldia*, beschreibt, in dem diese sich befinden müssen, um auf bestimmte Außenbedingungen (Überführung in fließendes Wasser usw.) mit Zoosporenbildung zu antworten. Dort wie hier entwickelt sich diese besondere Vereinigung innerer Bedingungen unter dem Einfluß von bestimmten äußeren und kann nachträglich durch entgegengesetzt wirkende äußere Bedingungen wieder zerstört werden. Bei *Sempervivum* wird der blühreife Zustand durch helle Belichtung bei lebhafter Wasserverdunstung und einer relativen Einschränkung der Nährsalzzufuhr hergestellt, durch Feuchtigkeit und vermehrte Nährsalzaufnahme, die das vegetative Wachstum fördern, gehemmt. Lichtintensität und Temperaturwirkung stehen dabei im entgegengesetzten Verhältnis: je schwächer die zugeführte Lichtmenge, desto stärker hemmt höhere Temperatur den Vorgang; je tiefer aber bis zu einer gewissen Grenze die Temperatur ist, desto geringer darf die Lichtmenge sein, ja bei einer Temperatur von 6° C kann die Blühreife im Dunkeln nicht nur bewahrt, sondern an einer gut ernährten Rosette sogar hervorgerufen, die Lichtwirkung also ersetzt werden. Es kommt eben bei der Lichtwirkung, trotzdem ihre Quantität entscheidend ist, ganz offenbar nicht auf die absolute Menge, sondern auf die von ihr beeinflussten inneren Bedingungen, auf das durch ihre Einwirkung geänderte Verhältnis der Assimilation¹⁾ zur Dissimilation²⁾, der energiespeichernden Vorgänge zu den abbauenden an. Alle Tatsachen führen Klebs in gleicher Richtung zu der Hypothese, daß für den „blühreifen Zustand“ ein Konzentrationsüberschuß der Kohlenstoffassimilate (insbesondere der Zuckerarten) gegenüber den Mineralstoffen der Zellen (vor allem den Stickstoffverbindungen) maßgebend sei und damit dieselbe innere Bedingung wie für die Bildung der Geschlechtsorgane bei Algen und Algenpilzen und für die „höheren“ Fruchtformen der Pilze überhaupt. Im Gegensatz zu dieser ersten Entwicklungsstufe ist die zweite, die Entstehung der mikroskopisch sichtbaren Blütenanlagen, nach allen bisherigen Ergebnissen unbedingt an eine Einwirkung des

1) Körperaufbau aus den Nahrungstoffen.

2) Stoffzerlegung durch Atmung usw.

Lichtes gebunden, die bisher durch keine andere Bedingung ersetzt werden konnte. Die Intensität des Lichtes ist hier nicht allein ausschlaggebend, da die schwächer brechbaren roten Strahlen des Spektrums den Vorgang innerhalb weiter Grenzen der Intensität erregen, während die stärker brechbaren blau-violetten Strahlen ihn bei jeder, auch großer Stärke hemmen und den blühreifen Zustand schließlich zerstören. Außer (oder statt) einer Wirkung des Lichtes auf die Assimilation — der phototrophischen — kommt es also wesentlich auf eine bisher unerklärliche *blastische* Wirkung¹⁾ an, die in der Überführung des blühreifen Zustandes in den der eigentlichen Blütenbildung besteht. Die dritte Entwicklungsstufe, die *Bildung des Blütenstandes*, die in der Streckung der Achse, der Entstehung wickeltartiger Seitenzweige und in der Entfaltung der Blüten besteht, zeigt fast dieselben Beziehungen zum Licht wie der erste Entwicklungsabschnitt. Es kommt hier nur auf die Intensität (bzw. Menge) des vom Blattgrün (Chlorophyll) absorbierbaren Lichtes an, das in seiner Wirkung gleichfalls durch niedrigere Temperatur, wenn auch nicht vollkommen, ersetzt werden kann.

Ganz ähnliche Ergebnisse erzielten die Versuche, die *Entwicklung von Farnprothallien*, d. h. den die Geschlechtsorgane tragenden „Vorkeimen“ von Farnen, in einzelne Abschnitte zu zerlegen, die in verschiedener Weise von äußeren Bedingungen abhängen (1916 b, 1917 a, b). Bei gleichbleibender Temperatur und Nährstoffmenge zeigten sich alle einzelnen Entwicklungsstufen des Prothalliums von *Pteris longifolia* in gesetzmäßiger Weise von der Lichtintensität beherrscht, die sich für die Keimung, für Zahl und Richtung der Zellteilungen quantitativ festlegen ließ; auch hier besteht eine bestimmte Beziehung zwischen der Wirkung von Lichtstärke und Temperatur bei den einzelnen Prozessen, wie Keimung, Streckungswachstum und Prothallienbildung. Wie bei der Blütenanlage von *Sempervivum* tritt die gegensätzliche Wirkung der rot-gelben und der blau-violetten Strahlen scharf hervor, indem erstere die Keimung der Sporen erregen, die Längsstreckung der Keimzellen (und damit Keimfadenbildung) befördern, aber die Zellteilung hemmen, während die letzteren die Keimung stark hemmen, das Streckungswachstum einschränken, dagegen Längs- und Querteilungen (und damit Prothallienbildung) stark befördern. Auch hier ist die Wirkung der schwächer brechbaren Strahlen (trotzdem sie mit zunehmender Quantität steigt) auf die Keimung und Streckung von der Wirkung auf die C-assimilation²⁾ völlig unabhängig, und *Klebs* kann in hohem Grade wahrscheinlich machen, daß sie die

Entstehung eines Katalysators (Enzyms) hervorrufen, dessen Tätigkeit für die weitere Entwicklung ausschlaggebend wird. Von den blauen und violetten Strahlen dagegen muß eine Hemmungswirkung gegen die Entstehung dieses Katalysators ausgehen. Diese Annahme kann auch als Arbeitshypothese für die Erklärung des ähnlichen photoblastischen Einflusses bei *Sempervivum* dienen. Während eine Reihe anderer Farne sich ganz wie *Pteris longifolia* verhalten, zeigen andere Farne abweichende Beziehungen zum Licht; so keimt der Adlerfarn, *Pteridium aquilinum*, im Dunkeln so gut wie im Licht, und beim Königsfarn, *Osunda regalis*, hängt die Wachstumsform in erster Linie von der ernährenden Wirkung des Lichtes ab.

Die Ergebnisse der Klebs'schen Versuche seit 1903 haben auch die *begrifflichen Grundlagen seiner Auffassung vom Wesen der Entwicklungsvorgänge* in einem Punkt entscheidend geändert. Schon bei der Untersuchung der Fortpflanzungsbedingungen der Pilze war es schwierig gewesen, in jedem Fall einen spezifischen „morphogenen Reiz“ zu ermitteln. Dieselben äußeren Faktoren wirkten meist zur Hervorrufung der verschiedenen Fortpflanzungsformen zusammen, und in einer oft geringfügigen Verschiebung der quantitativen Verteilung lag die Ursache für die Änderung der Gestaltungsweise. Viel stärker noch trat dieses Verhalten bei den höheren Pflanzen hervor, wo die verschiedenartigsten Verbindungen von äußeren Bedingungen dieselbe Formbildung bestimmen, ein und derselbe „Reiz“ bei einer Pflanze ein ganz verschiedenartiges Verhalten erzielen konnte je nach den Bedingungen, unter denen sie vorher gestanden hatte. Diese Tatsachen führten Klebs dazu, auch die früheren Ergebnisse über Algen und Pilze einer neuen kritischen Zergliederung zu unterziehen, als deren Ergebnis er (1904) nun allgemein den Begriff eines *besonderen* „morphogenen Reizes“ für jeden Gestaltungsvorgang aufgab und ihn durch die Abhängigkeit von einem Zusammenwirken einer Reihe (in bezug auf den Formbildungsvorgang „gleichwertiger“) äußerer Bedingungen ersetzte. Aber nicht nur gegen die Voraussetzung eines gestaltenden Reizes, sondern gegen den Begriff eines *Reizes* überhaupt als Ursache der Gestaltungsvorgänge wendet sich seine Kritik, sofern dieser Begriff (mit Pfeffer und wohl den meisten Pflanzenphysiologen) ein Auslösungsgeschehen bedeuten soll, einen Vorgang mit dem Kennzeichen einer Unabhängigkeit vom Energiequantum der Ursache, bei dem der energetisch „kleinen“ Ursache eine unverhältnismäßig große Wirkung entspricht. Hiergegen macht Klebs vor allem geltend, daß das Formbildungsgeschehen weitgehend gerade vom *Quantum* der ausschlaggebenden äußeren Bedingungen abhängt: die oben dargestellten Vorgänge der Blütenbildung von *Sempervivum* und der Entstehung der Farnprothallien geben die beste Veranschaulichung.

¹⁾ D. h. auf eine unmittelbare, nicht durch bessere Ernährung hervorgerufene Wirkung auf das Wachstum.

²⁾ Gewinnung der Kohlenstoffverbindungen des Pflanzenkörpers aus der Kohlensäure der Luft im Licht mittels des Blattgrüns.

III. Die Zurückführung des Generationswechsels und anderer periodischer Lebenserscheinungen auf äußere Bedingungen.

Die neue methodische Einstellung und die sachlichen Ergebnisse dieser Untersuchungen über die Bedingungen der Gestaltungsvorgänge der Pflanzen wie die begrifflichen Grundlagen erwiesen sich bei ihrer wesentlichen Bedeutung für die Auffassung des Lebensgeschehens als außerordentlich fruchtbar für eine Reihe weiterer Problemkreise, von denen einige der wichtigsten noch kurz gekennzeichnet werden sollen.

Unter diesen hat das Generationswechselproblem einen gewissen zeitlichen Vorrang, sofern *Klebs* die erste seiner oben dargestellten Untersuchungen, die von Hydrodictyon, im Grunde zur Lösung der damals vielfach bejahend beantworteten Frage angestellt hatte, ob den grünen Algen ein ebensolcher fester Wechsel einer geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generation zukomme, wie das für die Archegoniaten seit *Hofmeister* allgemein angenommen wird. Es ergab sich für Hydrodictyon wie späterhin für *Vaucheria* und andere Algen oder für die Pilze *Sporodinia* und *Saprolegnia*, daß eine notwendige Aufeinanderfolge verschiedener Fortpflanzungsformen in keiner Weise besteht, daß deren Erzeugung vielmehr von bestimmten, experimentell beherrschbaren Bedingungen abhängt (1899 b). Selbst den Generationswechsel der Farne und Moose hält *Klebs* nicht für eine so feste Einrichtung, daß es nicht gelingen sollte, ihn in trennbare Entwicklungsschritte aufzulösen. Unter diesem Gesichtspunkt erscheinen seine Farn-Untersuchungen als hoffnungserweckende Vorarbeiten einer neuen Behandlung des Generationswechselproblems.

Die formphysiologische Grundanschauung von *Klebs*, derzufolge es zielbewußter methodischer Forschung möglich sein muß, jedes Gestaltungsgeschehen am Organismus durch die Feststellung seiner äußeren und weiterhin seiner inneren Bedingungen soweit zu beherrschen, daß jede Art der Gestaltung an jedem Ort erzielt werden, jede Zelle zur Entfaltung aller überhaupt in ihr steckenden Möglichkeiten unter Umständen gezwungen werden kann, mußte ihm auch den Gedanken nahe legen, die periodischen Erscheinungen des Pflanzenwachstums, den zeitlichen Rhythmus einer Reihe von Gestaltungsvorgängen, von denen der Generationswechsel nur einen Sonderfall darstellt, durch einen Wechsel bestimmter äußerer Bedingungen statt durch erblichen Zwang zu erklären. Es mußte möglich sein, die Ursachen dieses Rhythmus durch methodische Züchtungsversuche aufzudecken und dadurch die Mittel in die Hand zu bekommen, ihn aufzuheben oder abzuändern. In der regelmäßig wiederkehrenden Ruheperiode vieler unserer einheimischen Gewächse, besonders in Laubfall und Lauberneuerung unserer sommergrünen Bäume und Sträucher, in der Jahresringbildung beim Dickenwachstum der Stämme, in der genau bestimmten Blütezeit vieler Pflanzen han-

delt es sich um solche Vorgänge, deren Bearbeitung von *Klebs* zum Teil schon mit Erfolg in Angriff genommen wurde. Bei vielen der Versuche mit Algen und Pilzen war das Problem einer Ausschaltung der in der Natur gegebenen zeitlichen Aufeinanderfolge und regelmäßigen Wiederholung von Gestaltungsvorgängen restlos gelungen.

Aber auch bei höheren Pflanzen wurde eine Unterdrückung der Ruheperiode des Wachstums erzielt. Von Stauden zeigte bei entsprechender Kultur z. B. *Glechoma hederacea*, von Kräutern die einjährige *Möhringia trinervis* oder die zweijährige *Cochlearia officinalis* bei Stecklingsbildung ununterbrochenes vegetatives Weiterwachsen (1903). Die Möglichkeit, einheimische Pflanzen oder solche aus gemäßigtem periodischem Klima (Japan) in Buitenzorg und Tjibodas auf Java zu züchten und umgekehrt von dort tropische Gewächse nach Heidelberg zu verpflanzen, lieferte *Klebs* neue experimentelle Stützen und einen Ausbau seiner Theorie (1911, 1912, 1913a, 1915). So wuchsen von den in tropisches Klima übergeführten krautigen Gewächsen z. B. *Dahlia variabilis*, *Allium Schoenoprasum*, *Acorus calamus*, *Carex Grayii* während des ganzen Winters typisch wie im Sommer weiter, die drei letzteren vegetativ, während erstere mitten im Winter blühten, was in Europa unter Gewächshausbedingungen nie gelang. Die meisten Bäume und Sträucher aus gemäßigtem periodischem Klima trieben in Buitenzorg und Tjibodas zu einer Zeit, wo sie in ihrer Heimat ruhen. Zu diesen Versuchsergebnissen kam die Beobachtung, daß zahlreiche tropische Bäume — wie *Albizia stipulata*, *Ficus geocarpa*, *Cocos nucifera* u. a. — in ihrem durch Gleichmäßigkeit der Temperatur, Feuchtigkeit und des Lichts ausgezeichneten Heimatklima ununterbrochen fortwuchsen, und daß andere tropische Pflanzen, die trotz dieses Klimas Ruheperioden aufweisen, durch Entblätterung (wie 1911 auch *Dingley* gezeigt hatte), aber ebenso auch — so z. B. *Tectonia grandis* und *Terminalia catappa* — durch die entsprechend wirkende immer erneute Zufuhr frischer Nährsalze selbst in Heidelberg zu einem Weiterwachsen ohne Ruheperiode gebracht werden konnten. Das führte *Klebs* zu dem Schluß, daß es sich bei der Ruheperiode der Gewächse nicht um eine erblich überkommene feste Einrichtung, sondern um eine solche handeln müsse, die infolge bestimmter innerer Bedingungen zustande kommt, welche wiederum durch äußere Bedingungen geschaffen und zerstört werden. Niedere Temperatur und niedriger Wassergehalt sowie vor allem geringe Nährsalzungen sind die hauptsächlichsten Faktoren zur Herbeiführung der Wachstumsruhe, während eine Steigerung der Temperatur, des Wasser- und Nährstoffgehaltes der Einstellung des Wachstums entgegenwirken. Da bei den Gewächsen mit festerer Ruheperiode der Wachstumsstillstand der Herabsetzung eines oder mehrerer der ausschlag-

gebenden Faktoren Temperatur, Feuchtigkeit und Nährsalzgehalt folgt, während gleichzeitig durch die weitergehende Assimilation in den Blättern eine Anhäufung organischer Stoffe (Stärke, Öl usw.) in den ruhenden Teilen stattfindet, so nimmt Klebs im Anschluß an eine Hypothese von J. Sachs und neuere Ergebnisse der Fermentlehre an, daß hierdurch die zum Wachstum nötigen Fermente der Zelle inaktiv gemacht werden. Ein Teil der in letzter Zeit besonders gepflegten und neu gewonnenen Verfahren des Fröhreißens — Gewächshauskultur, Warmbadmethode (Molisch), Entblätterungsversuche (Goebel, Dingler), Wasserinjektion (Weber), Nährsalzzufuhr (Lakon) — finden durch diese Annahme ohne weiteres, andere, wie das Ätherverfahren (Johannsen) wenigstens vermutungsweise eine Erklärung. Die glänzendste Bestätigung dieser Theorie war es aber, daß es Klebs auf ihrer Grundlage gelang, eine Methode zu finden, um selbst die von allen unseren Bäumen in ihrer Ruhe festesten und bisher unangreifbarsten Knospen der Buche (*Fagus sylvatica*) im Januar zu vollem Austreiben zu bringen, nämlich die fortwährende Bestrahlung mit elektrischem Licht (1913a, 1914). Hier ist es die erhöhte Lichtmenge, die eine Reaktivierung der Fermente herbeiführt. In der Folgezeit gelang es (1917e) in diesem Lichtraum bei einer ausgiebigen Nährsalzzufuhr Buchen 8 Monate lang dauernd treiben, Eichen zu jeder Jahreszeit, im Sommer 3 Monate lang, im Winter 4 Monate ununterbrochen wachsen zu lassen, obwohl beide Baumarten sonst nur im Frühjahr 3—4 Wochen lang treiben. Bei *Robinia pseudacacia* und *Ailanthus glandulosa*, „sympodial“ wachsenden Baumarten mit Wachstums- und Ruhezeiten (d. h. solchen, deren Hauptproß in der Ruheperiode abstirbt, während im nächsten Jahr eine Seitenknospe die Verlängerung des Verzweigungssystems übernimmt) gelang es, den Gipfelvegetationspunkt jeweils 10 Monate hindurch, auch während des ganzen Winters, unaufhörlich treiben zu lassen. Das Verhalten der Pflanzen in der Natur ist also durch äußere und innere Bedingungen, vor allem durch verhältnismäßigen Nährsalzmangel bedingt. Durch dasselbe Mittel der dauernden Lichtbestrahlung erreichte er bei *Sempervivum Funkii* auch eine Verschiebung der Blütezeit (1913a, 1918). Die Entstehung der mikroskopisch wahrnehmbaren Blütenanlagen erfolgt sonst mit großer Pünktlichkeit, auch unter verschiedenen klimatischen Verhältnissen, bei blühreifen Rosetten Ende April, die Entwicklung des Blütentriebs im Juni. Unter dem Einfluß der Dauerbelichtung mit Osramlampen erreichte er, die Pflanzen in jedem Wintermonat zum Blühen zu bringen.

IV. Die Bedingungen anomaler Gestaltungen.

Auch für gewisse Gebiete der pflanzlichen Pathologie, so für die *Teratologie*, die Mißbildungslehre, ergeben sich aus den Klebschen Versuchen

neue Gesichtspunkte. Sind doch vor allem die zahlreichen Blütenvariationen (1905, 1906, 1907), die bei *Sempervivum*-arten, bei *Sedum spectabile* u. a. Pflanzen erzeugt wurden, gerade solche Metamorphosen, wie sie die Teratologie sammelt und untersucht. Die Klebschen Versuche legen den Gedanken als fruchtbare Arbeitshypothese nahe, daß es eben dieselben Bedingungen der normalen Ausbildung der einzelnen Blütenteile — also quantitativ abgestufte Konzentrationsverhältnisse der Kohlehydrate, Nährsalze und anderer Zellinhaltsstoffe — seien, welche auch für ihre anormale Umbildung verantwortlich sind; nur ihre Aufeinanderfolge ist geändert. Derselbe Gedanke wird von Klebs auch einer kausalen Analyse in der *Regenerationslehre* zugrunde gelegt. Die Entnahme eines Organs, welcher eine Neubildung folgt, soll eben jene inneren Bedingungen geschaffen haben, welche auch im normalen Entwicklungsgang zu seiner Ausbildung führen. Versuche an Weidenarten veranschaulichen diesen Gedankengang. Bei Arten mit zarter, wasserdurchlässiger Rinde wie *Salix alba vitellina pendula* gelingt an beliebiger Stelle eines Zweiges die Hervorrufung starker Wurzelbildung, wie sie sonst nur an Stecklingen als Kallusrestitution auftritt, durch dauernde Benetzung; bei Arten mit starker Korkschicht muß außerdem diese entfernt werden, damit dieselbe innere Bedingung der Wurzelbildung, nämlich reichliche Wasserdurchtränkung, gegeben ist.

V. Die Bedingungen der Formbildung und der Artbegriff.

Von großer Bedeutung sind die Klebschen Untersuchungen auch für eine Reihe *systematischer Probleme*. So konnte Klebs, auf sie gestützt, einer damals beliebten Strömung in der Algensystematik gegenüber treten, welche die Zusammengehörigkeit der verschiedensten Arten, ja Gattungen, in den Entwicklungskreis einer einzigen Alge behauptete. Er stellte für den Nachweis eines solchen *Polymorphismus*, wie er besonders von Kützing, später von Cienkowski und Hansgirg, in neuerer Zeit von Chodat und Borzi vertreten wurde, drei Forderungen auf: Untersuchung der Organismen in einer von einem einzigen Individuum ausgehenden Reinkultur, mikroskopische Beobachtung der behaupteten Umbildung und Feststellung ihrer Bedingungen, und erzielte einen besonderen Erfolg, indem er zeigte, daß in den durch Rostafinski und Woronin beschriebenen Entwicklungsgang der Schlauchalge *Botrydium granulatum* ein ganz anderer Organismus angenommen worden war, der sich durch den Bau der Zelle auch morphologisch weitgehend unterschied, und den er *Protosiphon botryoides* nannte. Es zeigte sich weiter, daß auch viele andere Nöte der Algensystematik nur mittels Reinkultur unter methodischer Änderung der Bedingungen zu beseitigen sind. Bei *Stigeoclonium* z. B. hatte man der *Arteinteilung* gerade die *Merkmale* zugrunde

gelegt, die sich in der Kultur als die *variabelsten* erwiesen; viele bisherige „Arten“ sind sicher nur Standortsformen. Das Verhalten eines Organismus gegenüber der wechselnden Umwelt, nicht nur unter den zufälligen Bedingungen einer Naturbeobachtung, muß zur Grundlage der wissenschaftlichen Systematik werden. So sind z. B. *Oedogonium diplandrum* und *Oe. capillare* außer durch Abweichungen in der Zellgröße, im Bau der Fadenenden usw. dadurch unterschieden, daß die Zoosporenbildung bei beiden unter gänzlich verschiedenen äußeren Bedingungen erfolgt. Hormidiumformen mit recht geringen morphologischen Unterschieden halten diese unter den verschiedensten Kulturbedingungen in deutlicher Trennung fest, dürfen also als echte Arten, nicht nur als Standortsformen, gelten. Auch bei den Pilzen ergab sich die Notwendigkeit, wie das besonders deutlich in der Untersuchung über *Saprolegnia mixta* zutage tritt, für jedes „Merkmal“ den Variationskreis seiner Bedingungen festzustellen.

Ebenso fruchtbar erweist sich dieser Versuch, die Systematik auf eine formphysiologische Grundlage zu stellen, bei den höheren Pflanzen. Die wichtigsten Ergebnisse der *Variations-, Vererbungs- und Mutationslehre* gewinnen hier eine besondere Beleuchtung und große Einheitlichkeit. Die Bedeutung der Klebschen Auffassung der Lebewesen, aus der sein Artbegriff fließt, ergibt sich am besten aus der Gegenüberstellung mit der üblichen Auffassung, wie sie etwa von *Wilhelm Roux* am bündigsten formuliert wurde. Danach hat jede Spezies einen „typischen“ Entwicklungsgang und „typische“ Formeigentümlichkeiten, die sich bei Konstanz aller äußeren Bedingungen von innen heraus, vom Organismus selbst bestimmt ausbilden, wobei den Faktoren der Außenwelt nur eine auslösende Bedeutung zukommt. Alle durch äußere Faktoren bewirkten Änderungen dieser Entwicklung, seien sie nun häufige („normale“) oder seltene („anormale“) stellen Abweichungen, atypische Bildungen dar, keine Speziescharaktere. Die Grundvoraussetzung dieser Anschauung wird von *Klebs* bestritten. Es gibt weder wirkliche Unveränderlichkeit der äußeren Lebensbedingungen noch eine Unabhängigkeit einer Formbildung von den äußeren Bedingungen, welche jene vielmehr stets auch der Art nach bestimmen. Daher gibt es nach ihm auch keinen „typischen“ Entwicklungsgang und keine „typischen“ Merkmale, sondern nur einen „normalen“ Entwicklungsgang und „normale“ Merkmale, d. h. solche, die unter den in der Natur gewöhnlich gegebenen (normalen) Bedingungen entstehen. In der „spezifischen Struktur“ eines Organismus liegen Möglichkeiten („Potenzen“) zu zahllosen Formbildungen, von denen jede ganz bestimmten inneren Bedingungen und damit gewissen Verbindungen äußerer Faktoren gesetzmäßig zugeordnet ist. Es gibt keine Form schlechthin in der Natur, sondern nur eine von bestimmten Bedingungen abhängige und durch

sie verwirklichte Form. *Nicht besondere „Merkmale“ sind die Kennzeichen einer Naturart oder Spezies, sondern besondere Arten des Reagierens auf bestimmte äußere Bedingungen.* Darin unterscheiden sich zwei „Arten“, daß sie unter gleichen Bedingungen sich *verschieden verhalten*; in einem besonderen Abgestimmtsein auf die Außenwelt liegt nach dieser Auffassung das Wesen der Spezies und damit der Vererbung. Es gibt keine besondere „Erbmasse“ mit festen „Anlagen“ (wie sie *Klebs* selbst noch in seinen ersten Arbeiten festhielt), sondern ein von uns hinzunehmendes Zusammengegebensein („Struktur“) von Reaktionsmöglichkeiten („Potenzen“) auf die Bedingungen der Außenwelt. Auch auf das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften fällt von dieser Betrachtungsweise her neues Licht; zumeist handelt es sich nämlich in den heute viel besprochenen Beispielen um eine unmittelbare Übertragung erworbener innerer Bedingungen, nicht um Änderungen des erblichen Verhaltens. Aufgabe einer wissenschaftlichen Bearbeitung des Speziesproblems muß es daher sein, für einzelne Organismen den ganzen Umkreis ihrer Formbildungen, ihrer „Variationen“ unter allen herstellbaren Bedingungen zu erforschen. Die „Variation“ ist danach nicht Abweichung vom „Typus“ der Spezies, den es als solchen gar nicht gibt, sondern ein Teil des Speziesbegriffs selbst. Hieraus ergibt sich auch, daß die Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung auf die „Variationen“ der Merkmale, die sogenannten Queteletschen Regeln, das Wesentliche nicht herausheben, sondern gerade verdecken, nämlich die Abhängigkeit dieser Variationen von den Änderungen der Lebensbedingungen. Jede Art des durch die verschiedensten „Variationskurven“ darstellbaren Verhaltens läßt sich durch bestimmtes Zusammenwirken der Außenbedingungen an jedem einzelnen „Merkmal“ erzielen. Die Untersuchungen über die Variationen von *Sempervivum*-Arten, von *Veronica chamaedrys*, von *Sedum spectabile* u. a. (1905, 1906, 1907) geben reichliches Anschauungsmaterial zu diesen Sätzen.

Die *stammesgeschichtliche Entwicklung der Lebewesen* muß daher auf einem Wechsel der Art zu reagieren, auf der *Veränderung der Potenzen* beruhen, deren Ergebnis *Klebs* im einzelnen Fall wie *de Vries* als „*Mutation*“ bezeichnet. Auch solche Mutationen müssen durch äußere Bedingungen hervorgerufen werden, die hier — wie immer — mittelbar und unmittelbar einwirken. Mittelbar, indem sie einen bestimmten Zustand innerer Bedingungen schaffen, auf den dann dieselben oder andere äußere Bedingungen unmittelbar so einwirken, daß der Organismus mit der Änderung einer oder mehrerer seiner Potenzen, seiner Verhaltensweisen, antwortet. *Klebs* hat mehrfach versucht, solche erworbenen Änderungen des erblichen Verhaltens, solche echte „Vererbung erworbener Eigenschaften“ bei seinen Versuchspflanzen zu erzielen. Zunächst gelang es ihm