

27. Ende eines Griffelastes mit den Narbenpapillen.
 28. Diagramm eines Köpfchens: b_1 äußere Involucralbractee, b_2 die drei inneren Involucralbracteen, s_1 die stark gekielten, die weibliche Blüte (♀), von außen umgebenden Spreublätter, s_2 die sechs des mittleren Kreises s_3 , die drei des innersten Kreises, in der Mitte sechs männliche Blüten (schraffiert ♂).
-

42. L. Diels: Das Verhältniss von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes.

(Mit 5 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 23. Juni 1918.)

Wenn die Vegetationskunde fragt, wovon die Vereinigung gewisser Arten zu bestimmten Verbänden abhängt oder wodurch die Aenderung einer Formation innerhalb ihres Verbreitungsgebietes bedingt ist, so sind zur Beantwortung nicht nur die zunächst ersichtlichen Eigenschaften der Arten wichtig, sondern auch ihre örtlich nicht wahrnehmbaren Fähigkeiten. Solche potentiellen Anlagen sind in pflanzengeographischer Hinsicht bisher nicht genügend gewürdigt. Namentlich hat man die Variationsbreite des rhythmischen Verhaltens zu wenig oder zu ungleichmäßig beachtet, die doch aus naheliegenden Gründen für die geographische Rolle einer Pflanze von großer Bedeutung sein muß.

In unseren Breiten scheint die Rhythmik der Arten im großen und ganzen der Periodizität des Klimas parallel zu laufen. Bei näherem Zusehen aber tritt eine nicht geringe Mannigfaltigkeit zutage, und es zeigen sich viele Abweichungen von jener Parallele, Abweichungen, ohne die der Bestand unserer komplizierter gebauten Formationen überhaupt nicht denkbar wäre. Es entsteht die Frage, ob diese Mannigfaltigkeit bestimmten Regeln unterworfen ist, insbesondere ob sie auf gefestigten Unterschieden der Arten beruht, oder ob sie durch den Versuch leicht abgeändert werden kann.

Zur Aufklärung dieser Beziehungen habe ich mein Augenmerk auf die Rhythmik innerhalb einer bestimmten Formation gerichtet und eine Reihe tonangebender Arten des perennierenden Bodenwuchses des mitteldeutschen Sommerwaldes auf ihr rhythmisches Verhalten untersucht, und zwar in natürlicher und in abgeänderter Lebenslage.

Bekanntlich bieten in freier Natur die einzelnen Spezies, die den Bodenwuchs unseres Laubwaldes bilden, in ihrer Rhythmik erhebliche Verschiedenheiten untereinander. Beginn und Dauer des Treibens, die Zeit des Blattfalls, somit also die Dauer der Assi-

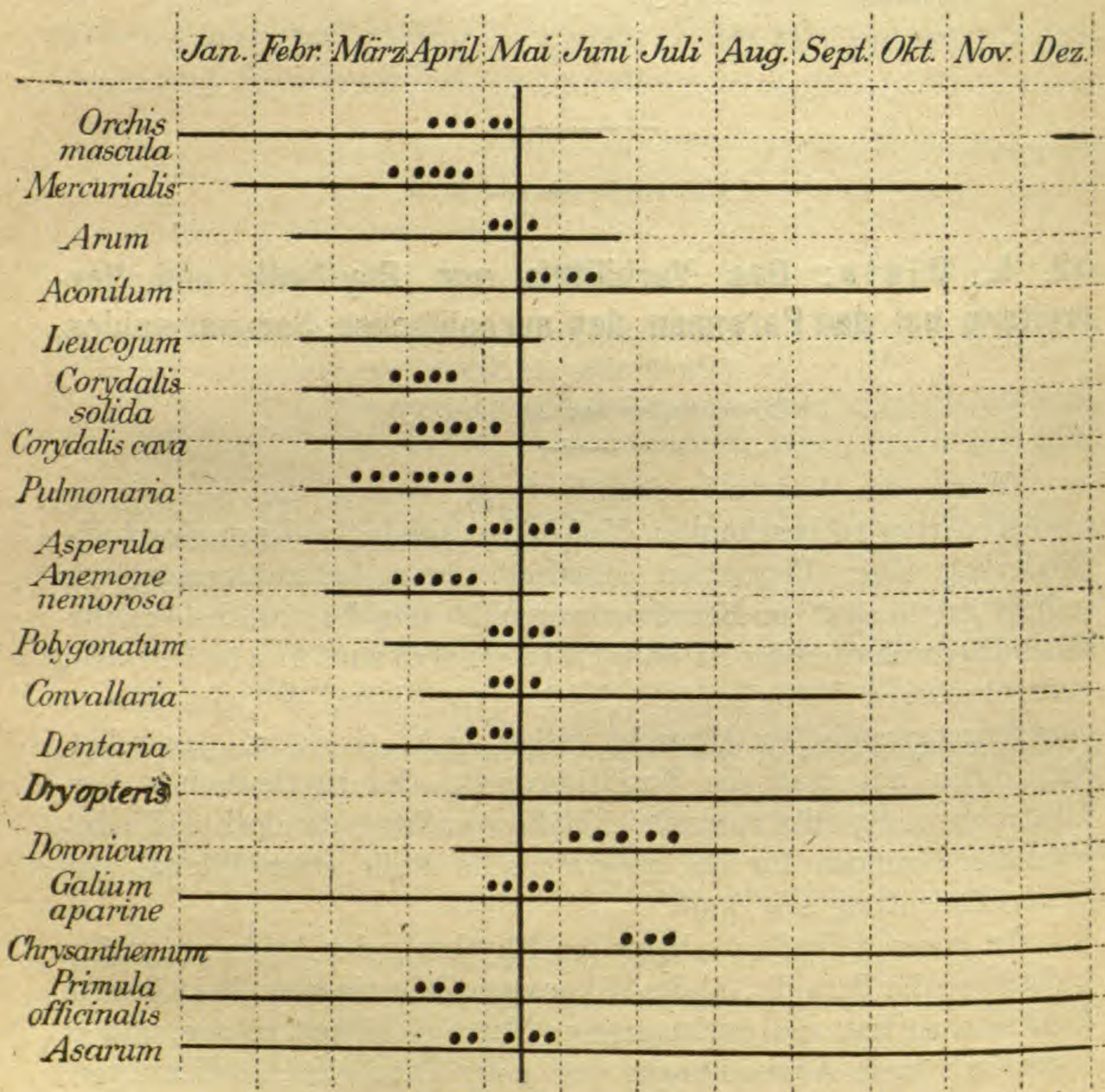


Abb. 1. Schematische Darstellung der Dauer der Assimilationsperiode bei verschiedenen krautigen Perennen des Sommerwaldes Mittel-Deutschlands. Hangelstein bei Gießen, 260—280 m ü. M., 1912. — Die Vertikallinie im Mai bezeichnet den Zeitpunkt der vollendeten Belaubung der herrschenden Bäume. — Die ••• geben die Zeit des Blühens an.

milationstätigkeit, sind ungleich, so daß ausgeprägte „jahreszeitliche Aspekte“ der Assoziationen sich einander ablösen. Fig. 1 stellt für mehrere krautige Perennen die Unterschiede, soweit sie die Assimilationsperiode betreffen, übersichtlich zusammen, und zwar em-

pirisch nach der Aufnahme eines hessischen Mischwaldes (*Quercus*, *Fagus*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Acer*, *Carpinus*, *Sorbus torminalis*), am Hangelstein bei Gießen, in 1912.

Wieweit diese Tabelle allgemein gültige Durchschnittswerte gibt, läßt sich heute noch nicht beurteilen. Denn um die zweifellos nicht unbeträchtliche Variationsbreite der Erscheinungen in natürlicher Lebenslage zu kennen, wären ähnliche Uebersichten von verschiedenen Jahren, aus verschiedenen Gegenden und von verschiedenen Standörtlichkeiten erforderlich. Solche haben wir nicht; entsprechende Aufzeichnungen gibt es für die natürlichen Pflanzenbestände überhaupt in geringer Zahl, da die Phänologie sich vorwiegend mit angepflanzten Arten beschäftigt. Einstweilen müssen also jene einjährigen Beobachtungen aushelfen. Doch kann der Bestand am Hangelstein als typisch für den gemischten Sommerwald Mitteldeutschlands gelten, und 1912 hatte einen annähernd normalen Witterungsverlauf während der Vegetationsperiode; für unsere Zwecke dürften die mitgeteilten Daten also genügen. Sie sollen ja nur das Verhalten einiger Arten im natürlichen Vorkommen festlegen und dadurch einen Anhalt geben, die Abweichungen bei veränderter Lebenslage genauer zu bestimmen und zu beurteilen.

Die erfolgreich fortschreitenden Bestrebungen, solche Abweichungen experimentell hervorzurufen, also die „normalen“ Ruhezeiten zu beeinflussen und zu verändern, haben für die Pflanzengeographie naturgemäß großes Interesse. Und zwar sind für sie am unmittelbarsten verwertbar diejenigen Erfolge, die mit den in der Natur selbst eingreifenden Faktoren bzw. Faktorengrößen gewonnen werden. Wenn daher auf die Ausbildung des Sommerwaldes die thermischen Außenbedingungen den stärksten Einfluß üben, so wird die Veränderung der Wärmezufuhr das nächstliegende Verfahren sein, um Ergebnisse zu erzielen, die das Verständnis der Formation fördern können. Diese Erwägungen führen in unserem Falle zu der Aufgabe, mit dem normalen Ablauf das Verhalten der Arten zu vergleichen, wenn sie unserer Winterkälte entzogen werden.

Solche Versuche habe ich in den letzten fünf Jahren angestellt. Das Material dazu stammte von dem erwähnten Hangelstein bei Gießen. Die Versuchspflanzen wurden samt der Erde ihres Standortes in geräumige Töpfe gebracht und im Herbst in frostfreie Glashäuser versetzt. Die Weiterkultur erfolgte von Oktober 1912 bis Frühjahr 1914 im Botanischen Garten zu Marburg, später in Berlin-Dahlem. In Marburg wurden zwei Häuser (A und B) benutzt, die im Mittel folgende Temperaturen boten:

	Mitte Oktober bis Dezember			Januar bis Mitte März		
	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	Min.
Haus A. . . .	10	14	5,5	12	22	5
Haus B . . .	14,5	16,5	9	14,3	22	8

Unter $+ 2^{\circ}$ in A, $+ 4^{\circ}$ in B fiel die Temperatur niemals. Aehnliche Wärmeverhältnisse bestanden in dem Dahlemer Kulturhaus (C).

Die einzelnen Arten wurden teils in allen drei Häusern kultiviert, teils aus Raumangel und aus anderen Gründen nur in zwei oder einem. Benutzt wurden folgende Spezies:

Aconitum Lycoctonum C

Convallaria majalis C

Arum maculatum B, C

Dentaria bulbifera A, B, C

Asarum europaeum A, B, C

Leucoium vernum A, B, C.

Asperula odorata B, C

Mercurialis perennis A, B, C

Corydalis cava A, B, C

Polygonatum multiflorum C

„ *solida* A, B, C

Im April wurden die Pflanzen in ihren Töpfen ins Freiland überführt und verblieben dort bis zum Oktober. Die Mehrzahl der Versuchspflanzen entwickelte sich bei der geschilderten Behandlung gut. Nur *Asarum* zeigte Störungen des Wachstums; woran das lag, wurde nicht untersucht.

Die Zuwachsgröße der einzelnen Exemplare erreichte in den drei Häusern natürlich verschiedene Beträge; die Rhythmik dagegen, auf die es hier ankommt, bot in allen dreien denselben Verlauf. Es ist daher für unsere Zwecke nicht störend, daß das Ergebnis bei *Arum* und *Asperula* aus den Häusern B und C, bei *Aconitum*, *Convallaria* und *Polygonatum* nur aus C stammt.

Wie sich besonders nach den von KLEBS gewonnenen Erfahrungen¹⁾ erwarten ließ, antworteten die einzelnen Arten sehr verschieden auf die veränderte Lebenslage. Es traten drei Typen des Verhaltens hervor, die als *Asperula*-Typus, *Leucoium*-Typus und *Polygonatum*-Typus bezeichnet werden sollen. Die Zahl der tatsächlich in unseren Wäldern vorhandenen Typen ist damit nicht erschöpft, doch kenne ich genauer bisher nur die drei genannten, die ich im folgenden Abschnitt darstellen will.

1) Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903. — Ueber die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. 1911, 23. Abhandl.

I. Drei Typen des rhythmischen Verhaltens.

1. *Asperula*-Typus.

Asperula odorata und *Mercurialis perennis* begannen 1912 sofort nach der Versetzung in die Marburger Häuser, also schon im Oktober, ein stetiges Streckungswachstum, und wuchsen fort bis zum März 1913. Sie wurden dann ins Freie gebracht, blieben dort den Sommer über in einem Erdkasten, wo sie ständig weiter wuchsen, und wurden im folgenden Winter abermals in die Häuser gestellt. Dort setzte sich ihr Wachstum fort bis zum nächsten Frühjahr; da wurden sie nach Berlin-Dahlem überführt und hier im Sommer 1914 wiederum

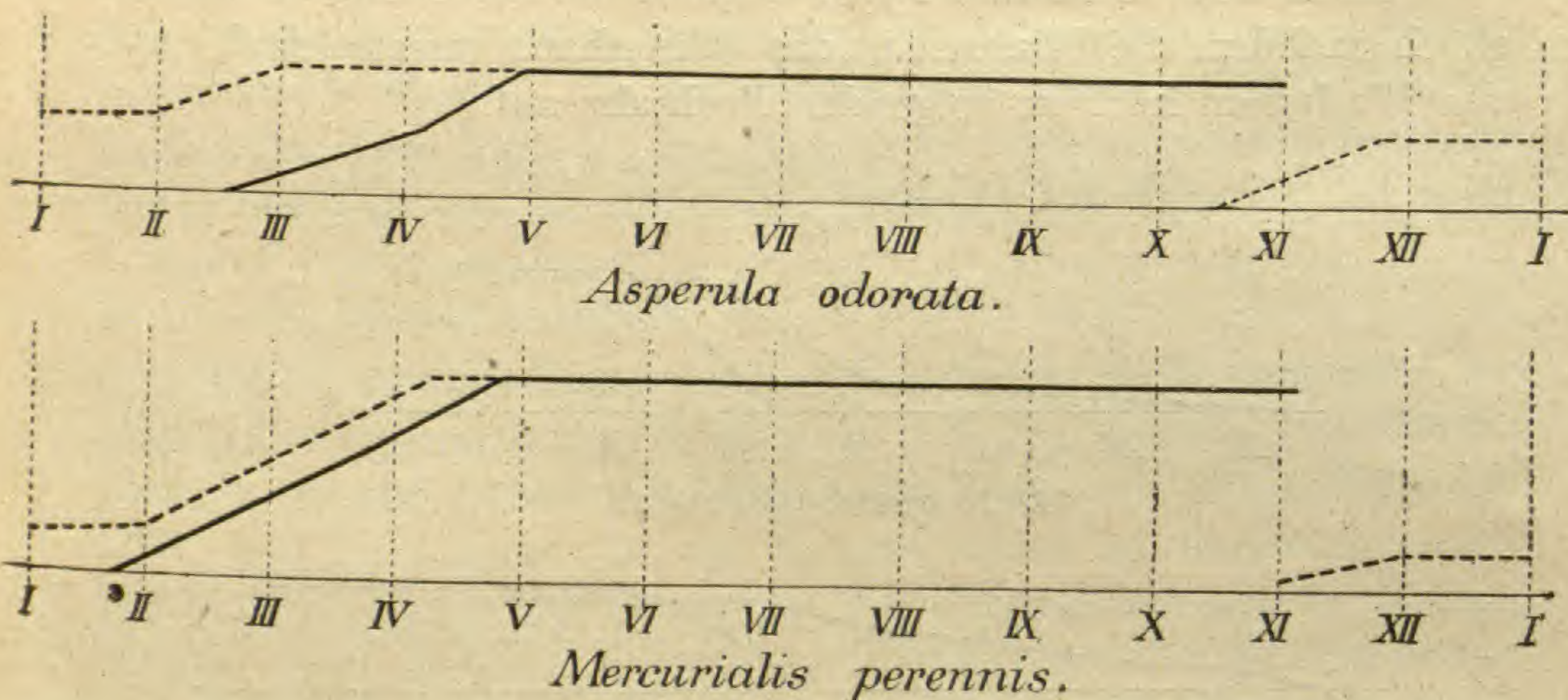


Abb. 2. Rhythmik des *Asperula*-Typus. — Die Zahlen bedeuten die Monatsanfänge, die volle Linie zeigt das Verhalten in natürlicher Lage in Mitteldeutschland, die punktierte den Verlauf bei Ausschaltung der Winterkälte (vgl. S. 341). Die Länge der Ordinate bezeichnet die Wachstumsgröße etwa im Maßstab 1 : 100.

im Freiland gehalten. Sie befanden sich im Herbst 1914, als der Versuch abgebrochen wurde, also 24 Monate nach seinem Beginn, in fortgesetztem vegetativen Wachstum.

Verschieden verhielten sich die beiden Arten im Blühen: *Mercurialis* blühte fortdauernd von Ende Oktober bis in den März; schon drei Wochen nach der Einstellung in das Winterhaus hatten sich einzelne ♂ Blüten geöffnet, dies nahm dann zu, Ende Dezember war das Blühen der ♂ allgemein; Mitte Dezember wurde auch ein ♀ Blütenstand getroffen. *Asperula* dagegen brachte weder im Hause, noch später im Erdkasten Blüten hervor.

Auch bei vergleichbaren Versuchen von KLEBS, der *Asperula* Ende Dezember ins Warmhaus brachte, wuchs sie sofort weiter (KLEBS 1911, 63). Es entspricht ihr der oft genannte Fall von *Glechoma hederacea* (KLEBS 1903, 38) und das Verhalten von *Parietaria officinalis* (KLEBS 1903, 129).

Bei normaler Lage zeigen die Arten dieses Typus in niedrigeren Gegenden Mitteleuropas eine (Assimilations- bzw. Wachstums-) Ruhe von durchschnittlich $2\frac{1}{2}$ – $3\frac{1}{2}$ Monaten. Diese Ruhe aber bedeutet nicht die Aeüßerung einer wahren Periodizität, es ist vielmehr eine erzwungene Untätigkeit.

2. Leucoium-Typus.

Auch beim *Leucoium*-Typus beginnt die Streckung im Herbst gleich nachdem die Pflanzen in das Winterhaus versetzt sind. Aber das Wachstum hört im folgenden Frühjahr auf.

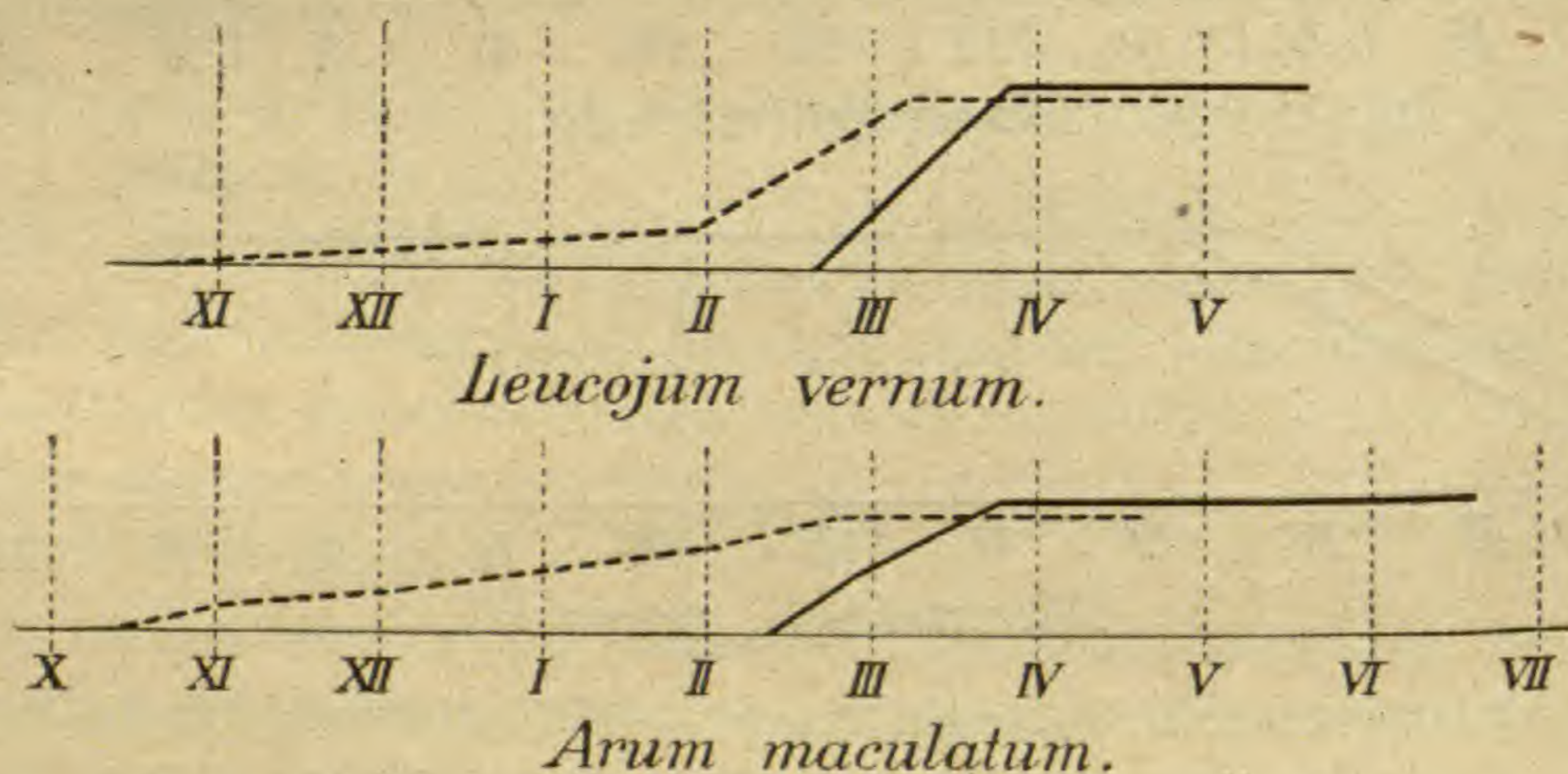


Abb. 3. Rhythmik des Leucoium-Typus. — Erklärung vgl. bei Abb. 2 (S. 341).

Bei *Leucoium vernalum* begann 1912 das Streckungswachstum der Blätter Ende Oktober und setzte sich regelmäßig, wenn auch langsam fort bis Ende Januar 1913, im Februar wurde es stärker und kam vor Mitte März zum Stillstand. Im Mai erfolgte das Vergilben der Blätter; die Pflanze trat in ihre Ruheperiode und verblieb darin bis zum nächsten Spätherbst. Ähnlich verlief die Entwicklung bei *Arum maculatum*. Ueber die Blühzeit beider Arten wurde nichts ermittelt, da die Versuchsexemplare offenbar noch nicht blühreif waren.

Dem gleichen Typus gehören bekanntlich andere Monokotylen an, z. B. *Orchis*-Arten. KLEBS (1911, S. 64) sah *Orchis mascula* im Hause bereits Anfang November wachsen. In „*Orchis*“ XII, S. 19 (Gartenflora LXVII, 1918, Heft 9/10) wird berichtet, daß *Orchis*

latifolia, im Herbst ins Zimmer gestellt, alsbald die Streckung beginne und schon Anfang März die Blüten öffne.

Nahe Beziehungen zu diesem Typus zeigt auch *Ficaria ranunculoides*. Sie treibt im Hause ebenfalls bereits im November oder Dezember, hat Ende Januar oder Februar ausgewachsene Blätter, die dann im März vergilben. Abweichend aber vollzieht sich nach KLEBS (1903, S. 137) unter bestimmten Versuchsbedingungen die Entwicklung im Sommer darauf: „Die Kulturen wurden feucht und hell gehalten, und im Mai traten bereits zahlreiche neue Sprosse hervor, die Ende Juli zur Blüte kamen. Dann starb ein Teil der Sprosse ab, ein anderer wuchs weiter“, und „es begannen im Herbst bereits neue Keimungen“.

In der Natur ruhen viele Arten des *Leucoium*-Typus in Mitteleuropa 8—9 Monate. In der Kultur wird durch erhöhte Wintertemperatur diese Ruhe 3—3½ Monate vor dem naturgemäßen Zeitpunkt beseitigt und im folgenden Frühjahr (ob immer?) um etwa 1 Monat früher wieder herbeigeführt; im ganzen also ihre Dauer um 2—2½ Monate verkürzt.

Daß bei diesem Typus die Ruhe im Herbst leicht aufhebbar ist, zeigt sich übrigens auch in der Natur, z. B. am Verhalten von *Orchis mascula*, die man bereits um Neujahr im Freien mit grünen Blättern trifft, und an *Ficaria*, an der bei uns schon im Dezember, nach IRMISCH¹⁾ sogar schon im Herbst Laubblätter beobachtet werden können. Nach den oben mitgeteilten Erfahrungen von KLEBS würde ja bei *Ficaria* die Ruhe überhaupt leicht auszuschalten sein; doch habe ich ihr Verhalten, das eingehender geprüft zu werden verdient, nicht weiter verfolgt.

3. Polygonatum-Typus.

Unsere *Corydalis*-Arten zeigen in natürlichen Verhältnissen nahe Uebereinstimmung mit *Leucoium*: eine ausgeprägte Ruheperiode von ungefähr gleicher Zeitlage. Das Verhalten unter veränderten Bedingungen offenbarte jedoch, daß sie in Wahrheit verschieden geartet sind. Während *Leucoium* im Winterhaus schon im Oktober, spätestens November austrieb, trat bei *Corydalis* der Sproß erst um Ende Januar oder Anfang Februar über die Erde, entfaltete die Blätter sehr schnell und gelangte Ende April wieder zur Ruhe. Blühreife Exemplare öffneten schon Ende Januar und im Februar die Blüten. Ein greifbarer Unterschied zwischen A und B, dem kühleren

1) Abhandl. Naturf. Ges. Halle II, 1854, 33.

und dem wärmeren Hause, auf den Entwicklungsverlauf ließ sich nicht feststellen.

Im Wesen ähnlich verhalten sich bei der Kultur Pflanzen wie *Anemone nemorosa*, *Convallaria*, *Dentaria bulbifera*, *Aconitum*, *Lycotomum*, *Polygonatum multiflorum*. Sie alle beginnen Ende Januar bis Ende März über der Erde zu erscheinen, erreichen nach Maßgabe ihrer Speicherorgane geringere oder größere Dimensionen und ver-

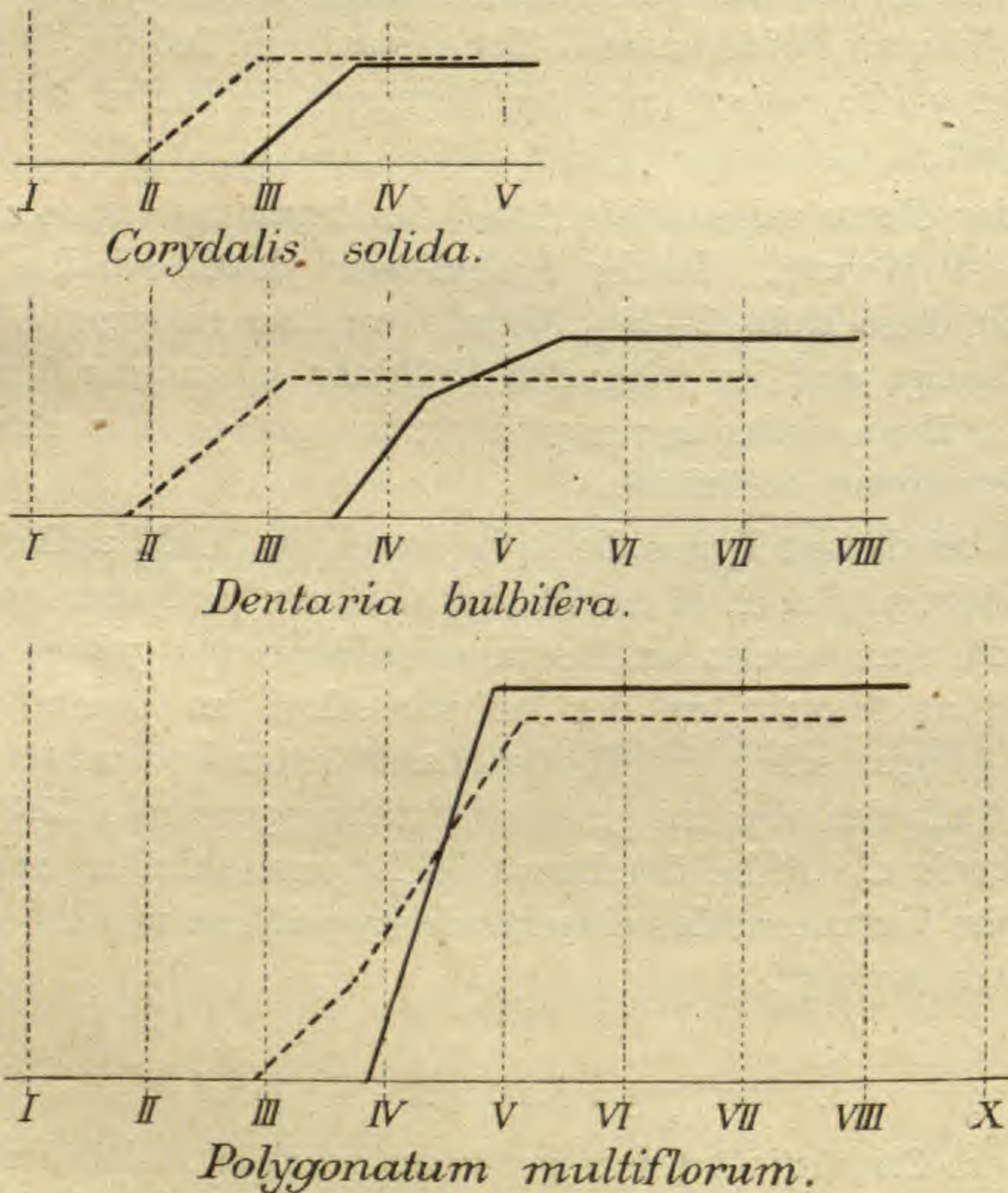


Abb. 4. Rhythmik des Polygonatum-Typus. — Erklärung vgl. bei Abb. 2 S. 341.

gilben zwischen Mai und Herbst. Für drei jener Arten gibt Abb. 4 den Gang der Entwicklung im einzelnen wieder.

Bei diesem Typus herrscht also in Mitteleuropa eine (6—) 8 Monate dauernde Ruhe der vegetativen Sphäre. Durch erhöhte Temperatur im Winter fällt die Winterruhe nicht aus, ihre Zeitlage wird nur um etwa 1—1½ Monate verschoben.

Diese Ergebnisse gelten wohl allgemein. Denn nahe Verwandte von zweien meiner Versuchspflanzen, nämlich *Polygonatum officinale*

und *Aconitum Napellus*, welche KLEBS in einem Heidelberger Gewächshaus untersuchte, trieben auch dort nicht vor Ende Februar aus (KLEBS 1911, S. 64, 66).

II. Pflanzengeographisches Verhalten der drei Typen.

Die Verschiedenheiten der rhythmischen Anlagen, die schon unter natürlichen Umständen zum Ausdruck kommen, bilden bei der Vegetations-Bildung eine von den wesentlichen Vorbedingungen dafür, daß die Formation sich floristisch bereichert und zugleich auf eine höhere Stufe gelangt. Denn die Organisationshöhe eines Bestandes beruht nicht auf einförmiger Gleichartigkeit, sondern auf harmonischer Ergänzung seiner Glieder. Aus dem durch Abb. 1 auf S. 341 veranschaulichten Einzelfall geht augenfällig hervor, wie weit diese Ergänzung der krautigen perennierenden Elemente des europäischen Sommerwaldes auf ihrer unmittelbar wahrnehmbaren Rhythmik beruht.

Aber auch von dem im ersten Abschnitt besprochenen rhythmischen Eigenschaften, die sich erst bei veränderter Lebenslage äußern, ist zu erwarten, daß sie bestimmte Einflüsse auf die floristische Gestaltung der Bestände ausüben. Die Prüfung der dort unterschiedenen drei Typen in geographischer Hinsicht wird nachzuweisen haben, in welcher Richtung sich solche Einflüsse betätigen.

1. *Asperula*-Typus (S. 341).

Bei diesem Typus ist die Ruhe im mitteleuropäischen Klima durchaus erzwungen (S. 342): an sich wachsen die Arten ununterbrochen. Im Hinblick darauf ist es bemerkenswert, daß *Asperula* und *Mercurialis* beide zu Familien gehören, die ihrer Entwicklung nach ganz vorwiegend tropisch sind. Der Gedanke liegt nahe, mit dieser Tatsache ihren Mangel an jeglicher gefestigter Ruhe in Zusammenhang zu bringen. Im ähnlichen Sinne hat ja IRMISCH bei den Labiaten die Sproßverhältnisse interpretieren wollen, indem er die bevorzugte Ausbildung der Achse bei ihnen betonte und darauf hinwies, daß den Blütenständen immer mehrere entwickelte Internodien zuvorgehen. „Sollte dieser Umstand“, fährt er fort, „— wie überhaupt das Morphologische und Biologische Hand in Hand geht — nicht darauf hindeuten, daß die Labiaten in ihrer völligen Entwicklung mehr einer wärmeren Jahreszeit — und endlich überhaupt einem wärmeren Klima zugewiesen sind?“¹⁾

1) Beiträge zur vergleich. Morphol. der Pflanzen. 2. Abhandl. — Abh. Naturf. Ges. Halle III, 1856, S. 36.

Das Bezeichnende für die Arten dieses Typus ist die Fähigkeit, ohne erhebliche Reserven ihre Knospen wachsen zu lassen, sobald die äußeren Faktoren dazu ausreichen. Was dann an Assimilaten entsteht, wird bald wieder verbraucht, ein größeres Stoffkapital wird nicht angesammelt. Eine solche Lebensführung sollte man in der Tat am ehesten in den Tropen erwarten; jedenfalls möchte man annehmen, daß sie in den Tropen entstanden wäre. Damit ist aber nicht gesagt, daß sie nur dort möglich ist. Im Gegenteil belehrt uns die Verbreitung des Typus bis über die Nordgrenzen der gemäßigten Zone hinaus, daß es unter jenen Arten viele gibt, die gegen einen kürzeren oder längeren Zwang der Untätigkeit nicht empfindlich sind. Wie weit die Unempfindlichkeit in dieser Hinsicht bei den einzelnen Arten geht, wissen wir bisher nicht. Wir können einstweilen nur feststellen, daß der Stillstand der an sich möglichen Wachstums- und Assimilations-tätigkeit, der in ihrem Wohnbereich tatsächlich stattfindet, sehr verschieden lange Zeitspannen umfaßt.

Asperula odorata z. B. wächst in Nordspanien, Irland und Westdeutschland, ebenso aber auch in Finnland und am Baikalsee. Bei uns reicht die durchschnittliche Vegetationsruhe der Art tatsächlich von Anfang November bis Ende Februar, beträgt also $3\frac{1}{2}$ Monate. Wie lange sie in Westeuropa, Nordeuropa und in Mittelsibirien dauert, ist meines Wissens nicht genauer mitgeteilt. Unter der Voraussetzung aber, daß das Verhalten der Art gegen die Wärme überall annähernd dasselbe bleibt, ist zu folgern, daß der Stillstand in Irland etwa 1 Monat weniger als im westlichen Mitteldeutschland beträgt, daß seine Dauer nach Osten zunimmt und am Baikalsee sich auf $7-7\frac{1}{2}$ Monate ausdehnt. Die Art ist also fähig, zu gedeihen und ihren Platz in der Flora zu behaupten, wenn ihr zum Wachsen und Assimilieren weniger als die Hälfte der Zeit gewährt ist, die sie ihrer spezifischen Anlage nach ausnutzen könnte.

Bei *Mercurialis perennis*, die (einschließlich der nahestehenden *M. ovata*) in Europa ähnlich verbreitet ist, wie *Asperula*, aber in Sibirien zu fehlen scheint, bleibt die Spannweite der tatsächlich bestehenden Vegetationsruhe nicht ganz so groß wie bei *Asperula*. Doch wenn sie bei uns $3\frac{1}{2}-4$ Monate ruht, so kann für Südfinnland und Ostrußland eine Unterbrechung der Wachstumszeit von mindestens 6 Monaten angenommen werden, was ebenfalls die Hälfte der potentiellen Wachstumszeit ausmacht.

Wir stellen also in dieser Hinsicht bei den unperiodisch veranlagten Perennen im Unterwuchs des Sommerwaldes ein gleiches Verhalten fest, wie bei den periodisch gestimmten Bäumen, die ihn beschatten. Da wissen wir ja z. B. von *Betula alba* seit langem, daß

sie eine Vegetationszeit von über 6 Monaten verwerten kann¹⁾, aber auch mit 3 Monaten „auskommt“, eine Erfahrung, die bekanntlich für die Theorie der Wärmesummen viel erörtert worden ist.

2. *Leucoium*-Typus (S. 342).

Die beiden übrigen Typen unterscheiden sich von dem vorigen durch den Besitz von Speicherorganen, in denen beim Verlauf des Zyklus, wie er bei uns sich abspielt, der periodische Wechsel von Arbeit und Ruhe seinen morphologischen Ausdruck findet.

Pflanzengeographisch ist der *Leucoium*-Typus gut gekennzeichnet: seine Gattungen haben nämlich alle ihren Schwerpunkt im Mittel-

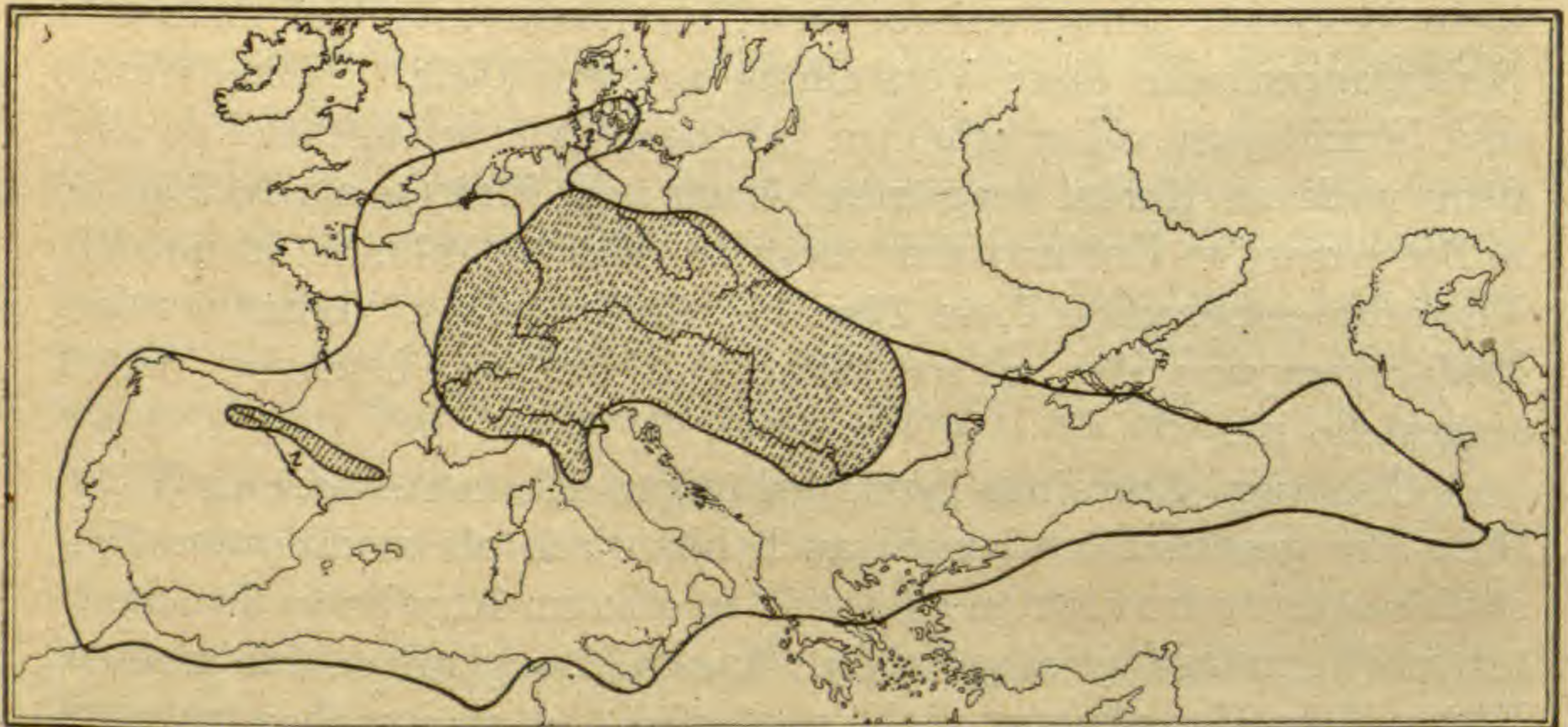


Abb. 5. Wohngebiet der Gattung *Leucoium*. Der schraffierte Anteil ist das Areal von *Leucoium vernalis*; ob es disjunkt ist, steht noch nicht fest. Denn das Indigenat in Spanien scheint nicht sicher erwiesen, würde aber von dem Hauptareal durch eine Lücke in Südwest-Frankreich geschieden sein.

meergebiet, wo sie die größte Formenmenge entwickeln und wo sie verwandtschaftlichen Anschluß an verwandte Gruppen gewinnen. Dies gilt sowohl für *Arum*, *Orchis* und *Ficaria*, wie für zahlreiche Zwiebelgewächse der Liliifloren, von denen unter den Pflanzen unseres Waldes *Leucoium vernalis* dieses Verhalten klar veranschaulicht: auf Abb. 5 ist das Areal der gesamten Gattung *Leucoium* wiedergegeben, der schraffierte Teil zeigt den Anteil des *Leucoium vernalis*.

Wenn es für die Rhythmik dieses Typus bezeichnend ist, daß sich die Ruhe im Herbste bei uns so leicht durch mäßige Temperatur-

¹⁾ Vgl. CRISEBACH, Vegetation der Erde. I, S. 92.

erhöhung aufheben läßt, so scheint darin das mediterrane Wesen der Gruppe zum Ausdruck zu kommen. Die Ruhe tritt bei ihr nämlich noch vor dem Höchststand der Sonne ein, sie dauert dann etwa 3—4 Monate und ist um die Zeit des herbstlichen Aequinoktiums eigentlich zu Ende. Sie fällt also gerade in die nordhemisphärischen Sommermonate und ist jedenfalls in diesem Abschnitt des Jahres am stärksten gefestigt. Wie weit und durch welche Mittel sie auch innerhalb dieses Zeitraumes beseitigt werden kann, darüber wissen wir nicht viel. KLEBS (1911, S. 15, 16) berichtet zwar, der Gärtner WOLTERS vom Berggarten zu Tjibodas habe ihm unter anderem mitgeteilt, *Hyacinthus orientalis* bilde nach seiner mehrjährigen Erfahrung dort Zwiebeln, die gleich wieder auskeimen, während die Pflanzen nur selten zur Blüte gelangen! Aber diese Angaben sind nicht bestimmt genug, um von dem Entwicklungsverlauf und seinen Bedingungen eine klare Vorstellung zu vermitteln. Hohe Wärme und Feuchtigkeit allein scheinen jedenfalls nicht maßgebend zu sein, denn noch im Herbst reagierten *Arum* und *Ficaria*, als KLEBS sie in Buitenzorg in Kultur nahm, negativ (KLEBS 1911, S. 68 und 69). Vielmehr entsprechen diese Züge des rhythmischen Verhaltens dem Mediterrantypus, der auf ein Klima mit mildem, feuchtem Winter eingestellt ist.

Die zum *Leucoium*-Typus gehörigen Elemente unserer Waldflora, die genetisch und wohl auch historisch als mediterrane Einstrahlungen zu betrachten sind, hätten also im Rhythmus ihre mediterrane Veranlagung festgehalten. Man möchte glauben, daß unserem Klima diese Veranlagung nicht sonderlich gut entspräche; trotzdem ist sie oekologisch nicht wirkungslos, denn sie bedingt doch ein rhythmisches Verhalten, das diesen Pflanzen gestattet, von unserer Vegetationsperiode gerade die ersten Wochen auszunutzen, die von anderen Elementen noch nicht beansprucht werden. Solche Möglichkeiten aber sind für die Behauptung einer Art im sozialen Gefüge der Formation oft von entscheidender Bedeutung.

3. *Polygonatum*-Typus (S. 343).

Der *Polygonatum*-Typus, der im Gegensatz zum vorigen in unserem Spätherbst die Ruhe so fest hält, ist auch geographisch wesentlich von ihm verschieden. Eine bemerkenswerte Uebereinstimmung dagegen zeigen die zahlreichen Vertreter dieses Typus untereinander in ihrer Verbreitung. Die meisten Arten bzw. Artengruppen nämlich bewohnen einen breiten zusammenhängenden Streifen, der von Westeuropa bis Ostsibirien reichend etwa die zwischen den Jahresisothermen von 3° und 13° gelegene Zone umfaßt, also das extramediterrane

Europa bis gegen den 60—67° n. Br., das südlichere Sibirien, das kühlere Ostasien. In diesen Grenzen halten sich z. B. *Convallaria majalis*, *Polygonatum multiflorum*, *Corydalis solida*. Andere Sippen bewohnen nur einzelne Teile des Gebietes, sind aber in den übrigen durch nahe Verwandte ersetzt. So hält sich *Aconitum Lycoctonum* (im engeren Sinne) zwar beschränkt auf Mitteleuropa, aber eng anschließende Formen vertreten sie in Nordeuropa und dem ganzen gemäßigten Asien. Ähnliches gilt für *Dentaria bulbifera*; die Art selbst wächst nur in dem europäischen und westasiatischen Anteile jener Zone, aber in den übrigen Abschnitten finden sich verwandte Dentarien, wie (*Cardamine*) *D. tangutorum* O. E. SCHULZ in Nord- und West-China und (*Cardamine*) *D. glandulosa* var. *sibirica* O. E. SCHULZ in Sibirien.

Geographisch-genetisch gehören die Arten des *Polygonatum*-Typus zu ausgeprägt holarktischen Gattungen, die in Europa, dem atlantischen Nordamerika und besonders in Ostasien sich meist formenreich entwickelt haben. Auch in ihrer weiteren Verwandtschaft fehlen Gruppen mit überwiegend tropischer Verbreitung, und darin besteht ein beachtenswerter Gegensatz zum *Asperula*-Typus, bei dem tropische Beziehungen so offen daliegen (S. 341).

Nach mehreren Seiten hin also zeigt der *Polygonatum*-Typus, — wie das Florenelement, dem er angehört — ein einheitliches biologisches Verhalten; er erscheint danach besonders bezeichnend für das Bereich des Sommerwaldes, für diejenigen Erdgebiete nämlich, deren stark periodisches Klima sich durch annähernd gleichsinnige Hebung und Senkung von Wärmekurve und Feuchtigkeitskurve kennzeichnet.

Zusammenfassung.

Bei ungewohnter Temperatur-Erhöhung im Winter zeigen die krautigen Perennen des Sommerwaldes stärkere oder geringere Abweichungen von dem Verhalten in freier Natur. Es ergeben sich danach drei Typen von wesentlich verschiedener rhythmischer Beschaffenheit:

1. aperiodische Arten mit gänzlich erzwungener Ruhezeit (*Asperula*-Typus, S. 341),
2. periodische Arten mit teilweise erzwungener Ruhezeit (*Leucoium*-Typus, S. 342),
3. periodische Arten mit harmonischer Ruhezeit (*Polygonatum*-Typus, S. 343).

Die beiden periodischen Typen unterscheiden sich auch in ihrem geographischen Wesen: der *Leucoium*-Typus mit teilweise erzwungener Ruhezeit hat (südwest-)europäische Verbreitung und mediterrane Verwandtschaft, der *Polygonatum*-Typus mit einer zum Klima harmonischen Ruhezeit zeigt eurasiatische Verbreitung und holarktische Verwandtschaft.

Diese geographischen Beziehungen der beiden Typen sind merkwürdig und für das Problem der Bedingtheit des rhythmischen Verhaltens¹⁾ nicht ohne Belang. Denn es ergeben sich daraus beachtenswerte Folgerungen für die Wirksamkeit der Außenfaktoren. Wir haben daraus zu schließen, daß neben dem örtlich gegebenen Medium auch diejenigen Kombinationen von Außenfaktoren mitspielen, die im Laufe der Stammes- und Verbreitungsgeschichte der Sippe Einfluß geworfen und ausgeübt haben. Ueber das Wesen und die Grenzen dieser Mitwirkung fehlt es noch an ausreichenden Erfahrungen. Um eine starre Vererbung der Rhythmik oder um direkte „Nachwirkungen“ der Phylogenie kann es sich dabei kaum handeln; vielmehr darf man erwarten, daß es dem Experimentator gelingen wird, auch die Arten des *Leucoium*- und des *Polygonatum*-Typus künstlich durch irgendwelche Mittel zu jeder beliebigen Zeit zur Entwicklung zu bringen. Zugleich aber ist festzuhalten, daß diese Möglichkeit wenig Aussicht hat, sich auch in der freien Natur zu verwirklichen. Draußen, unter den natürlich gegebenen Faktorenkombinationen besteht eben eine ganz andere Lage.²⁾ Da werden aus der großen Zahl von potentiellen Anlagen nur wenige imstande sein, sich zu entfalten, und bei dieser Auslese fällt die phyletische Mitgift stark ins Gewicht: die Arten werden nur so weit konkurrenzfähig bleiben, wie sie in der Gesamtheit der örtlich wirksamen Faktoren solche Kombinationen vorfinden, die ihren Rhythmus annähernd in jenen altgewohnten Bahnen lenken. Sobald ihnen dies nicht mehr möglich ist, werden sie im Wettbewerb unterliegen und die Schranken ihres natürlichen Vorkommens erreicht haben. Beispielshalber stelle man sich die widrige Wirkung des Kontinentalklimas auf *Leucoium* vor: der Winter und die Schneebedeckung dauern länger als die Art es gewohnt ist, der Anstieg der Wärme im Frühling geht schneller und steiler vor sich: *Leucoium* wird aus der ihr aufgezungenen „Un-

1) H. KNIEP, Ueber rhythmische Lebensvorgänge bei den Pflanzen. Verhandl. phys.-med. Gesellsch. Würzburg. N. F. XLIV, 1915, 107—129.

G. KLEBS, Ueber das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biolog. Zentralblatt XXXVII, 1917, 373—414, und die dort S. 414 f. angeführte Literatur.

2) Vgl. dazu O. DRUDE, Die Oekologie der Pflanzen, 1913, S. 162 ff.

tätigkeit“ erst zu einer Zeit befreit, in der auch die meist kräftiger treibenden Stauden des *Polygonatum*-Typus erwachen; so gerät sie bald in Gefahr erstickt zu werden. Im küstennäheren Klima dagegen wird diese Konkurrenz erst drohend, wenn die eigene Assimilationszeit des *Leucoium* schon ihrem Ende entgegengeht, sie kann also das Bestehen der Art nicht mehr schädigen.

Wir erkennen in der rhythmischen Beschaffenheit der Arten demnach eine von den Eigenschaften, die für die allmähliche Aenderung der Bestandes-Zusammensetzung von Einfluß sind. In Europa z. B. bestimmt sie neben anderen Faktoren den floristischen Wechsel des Sommerwaldes, der sich von Südwesten nach Nordosten vollzieht, indem bei den Arten des *Leucoium*-Typus die rhythmische Anlage schließlich zur Unmöglichkeit führt, sich im Wettbewerb zu behaupten. Aehnlich verschwindet in den Wäldern Ostasiens und Nordamerikas nordwärts der Typus der immergrünen dikotylen Laubhölzer, weil sie unterliegen müssen gegen die Arten, deren Belaubungsrhythmus mit der nordwärts immer stärker werdenden Periodizität des Klimas in besserem Einklang steht. Derartige Zusammenhänge bilden in vielen Gebieten der Erde einen wichtigen Faktor für die Gestaltung der Vegetation.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Diels Friedrich Ludwig Emil

Artikel/Article: [Das Verhältniss von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. 337-351](#)