Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

XXV. Bd. 15. April 1905. № 8.

Inhalt: Semon, Über die Erblichkeit der Tagesperiode. — Carlgren, Noch einmal *Polyparium ambulans* Korotn. — Wasmann, Ursprung und Entwickelung der Sklaverei bei den Ameisen (Fortsetzung). — Wery, Joséphine, Quelques expériences sur l'attraction des abeilles par les fleurs. — Wasmann, Ganglbauer, Die Käfer von Mitteleuropa. — Gaupp, Ecker's und Wiedersheim's Anatomie des Frosches.

Über die Erblichkeit der Tagesperiode.

Von Richard Semon.

In den letzten drei Jahren habe ich zu verschiedenen Zeiten Versuche angestellt, die bezweckten, bei geeigneten pflanzlichen Objekten das Zeitmaß der Tagesperiode zu verändern. Etwaige positive Resultate gedachte ich als Beispiele von engraphischer Wirkung der Reize auf Individuen, die eines selbständig differenzierten Nervensystems ermangeln für das zweite Kapitel meines Buches über die Mneme[1]) zu verwerten. Aus Gründen, auf die ich unten noch zurückkommen werde, gelang es mir nicht, das angestrebte Ziel zu erreichen. Bei diesen Versuchen trat aber unerwarteterweise die Tatsache zutage, dass die Periodizität der nyktinastischen Variationsbewegungen wenigstens bei gewissen Pflanzen erblich fixiert ist. Seit den berühmten Pfeffer'schen Untersuchungen über die periodischen Bewegungen der Blattorgane (Leipzig, 1875) hatte man wohl allgemein das Gegenteil angenommen, und die Anschauungen von Dutrochet, Sachs und Hofmeister, welche Erhellung und Verdunkelung nur als Regulator erblicher perio-

1) R. Semon. Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig, W. Engelmann 1904.

discher Bewegungen angesehen hatten, schienen endgültig widerlegt. Pfeffer hat dieser Frage besondere Aufmerksamkeit zugewendet und kommt zu dem Schluss (a. a. O. S. 36): „Die mitgeteilten Versuche zeigen unwiderleglich, dass die täglichen periodischen Bewegungen den Blättern nicht als historisch gegebene Eigentümlichkeiten zukommen“ [1]).

Ausgehend von den auch mir zunächst einleuchtenden Pfefferschen Schlüssen stellte ich im Juni, Juli und August 1902 eine Reihe von Versuchen an älteren Exemplaren von *Acacia lophantha* und *Mimosa pudica* an, denen folgender Gedankengang zugrunde lag: Wenn, wie Pfeffer nachgewiesen zu haben glaubt, die täglichen periodischen Bewegungen lediglich durch Beleuchtungswechsel hervorgerufen werden, so muss es nach dem Abklingen der sogenannten „Nachwirkungen“, das nach Pfeffer verhältnismäßig bald eintritt, ohne weiteres gelingen, durch einen in anderem Tempo erfolgenden Beleuchtungswechsel die zeitlichen Werte der Perioden zu ändern, und nach einiger Zeit auch entsprechend veränderte „Nachwirkungen“ zu erzielen. Zu meinem Erstaunen misslangen aber die damals angestellten Versuche in bezug auf den erwarteten Erfolg vollkommen. Obwohl ich z. B. ein Exemplar von *Mimosa pudica* und ein Exemplar von *Acacia lophantha* nicht weniger als 44 Tage lang einem Beleuchtungswechsel von 24stündiger Helligkeit und 24stündiger Dunkelheit aussetzte, folgten zu keiner Zeit die Reaktionen der Pflanzen als einfache photo- und nyktinastische Reaktionen entsprechend den neuen Beleuchtungsverhältnissen, sondern in einer eigenartigen, sehr verwickelten Kurve. Ich gehe auf diese Kurven, die bei aller Komplikation eine ausgesprochene Regelmäßigkeit besassen und sich bei *Mimosa* und *Acacia* sehr ähnelten, nicht näher ein, weil die gleich zu beschreibenden späteren Experimente weit einfachere und leichter zu deutende Resultate ergaben. Nebenbei sei erwähnt, dass ich alle erforderlichen Kautelen, vor allem vollständigen Lichtabschluss während der Verdunkelung, Ausschaltung der Wärmestrahlen während der Beleuchtung (elektrisches Glühlicht von 25 Kerzenstärke) angewandt habe. Die Wirkung der strahlenden Wärme wurde durch zwischengeschaltete, mit Wasser gefüllte Glasgefäße beseitigt. Um von außen her kommende Temperaturschwankungen möglichst auszuschließen, fanden diese im Sommer vorgenommenen Experimente in einem Keller statt.

Aus dem negativen Resultat dieser Versuche ergab sich bereits, dass die Tagesperiode der Variationsbewegungen keinesfalls ein einfaches Produkt der photischen Originalreize ist, sondern dass dabei

1) Vgl. ferner W. Pfeffer a. a. O. S. 30, 37, 172 und desselben Autors Pflanzenphysiologie Bd. II, 1904, S. 245, 255, 479, 491, wo überall besonderer Nachdruck darauf gelegt wird, dass die nyktinastischen Nachwirkungen nicht erblich geworden sind.

eine sei es ererbte, sei es individuell erworbene Disposition der Pflanzen mit in Frage kommt, die sich nicht ein fremdes Zeitmaß aufzwängen lässt. Wenn diese Disposition individuell erworben ist, so klingt sie jedenfalls nicht so schnell aus, wie Pfeffer dies aus seinen Eperimenten für die nyktinastischen „Nachwirkungen" deduziert, denen er eine höchstens achttägige Dauer zuschreibt. Gelang mir doch, wie erwähnt, in den Experimenten vom Sommer 1902 die Aufzwängung eines fremden Tempos auch nach sechswöchiger Beeinflussung nicht, also in einer Zeit, in der nach Pfeffer die nyktinastischen Nachwirkungen längst ausgeklungen sein mussten.

Ich nahm nun zunächst an, jene „Nachwirkungen" oder, wie ich mich mit meiner eigenen Nomenklatur ausdrücken will (vgl. Mneme, Kap. II), jene individuell erworbenen Engramme hätten einen längeren Bestand und übten eine längere Wirksamkeit, als Pfeffer angenommen hatte. Um sie ganz auszuschalten, experimentierte ich von da an nicht mehr mit älteren Pflanzen, die früher bereits den natürlichen Beleuchtungswechsel an sich erfahren hatten, sondern ich wählte Keimpflanzen, die bis zum Beginn der Versuche in vollkommener Dunkelheit kultiviert worden waren.

Diese Keimpflanzen wurden alsdann im Dunkelschrank einer intermittierenden Beleuchtung durch elektrisches Glühlicht (10 Kerzen) ausgesetzt, und zwar ein Teil in einem 6stündigen, ein anderer Teil in einem 24stündigen Turnus von hell und dunkel. Als Dunkelschrank verwendete ich einen Brütofen mit wassergefüllten Hohlwänden, dessen Innentemperatur durch die geringen Temperaturschwankungen des bei Tag und Nacht gleichmäßig durch Dauerbrandofen geheizten Zimmers nicht merklich beeinflusst wurde. Während die täglichen Temperaturschwankungen bei dieser Versuchsanordnung als so gut wie ausgeschaltet zu betrachten sind, wurden andrerseits keine Vorkehrungen getroffen, um ein Steigen der Temperatur im Dunkelschrank während der Belichtung und ein Fallen während der Verdunkelung zu verhindern. Es wurde dies absichtlich nicht vermieden, weil so die Bedingungen den natürlichen Verhältnissen ähnlicher wurden, und weil gerade dadurch innerhalb des Dunkelschranks ein thermischer 6- bezw. 24stündiger Turnus entstand. Diesem gegenüber mussten natürlich minimale nicht völlig beseitigte thermische Schwankungen, die als Erzeugnisse der Tageszeit 12stündigen Turnus haben würden, gänzlich bedeutungslos werden. Besonders gilt das für die Fälle, in denen ein 6stündiger Beleuchtungsturnus gewählt worden ist. Übrigens ergaben sich, bei der Anwendung des wenig heizenden elektrischen Glühlichts nur Temperaturdifferenzen von 4—5° C. zwischen Beleuchtung und Verdunkelung, die bei unseren Versuchen ohne Bedeutung sind, da nach Pfeffer (Per. Bew. S. 33) die zu den Ver-

suchen verwendeten Pflanzen nachweislich nicht merklich darauf reagieren.

Da die Keimpflanzen von *Mimosa* bei der Kleinheit des Samens nur wenig Reservematerial zur Verfügung haben und gleich auf ihre eigene assimilatorische Tätigkeit angewiesen sind, so eignen sie sich weniger zu einer Kultur unter abnormen, den Pflanzen keineswegs zuträglichen Bedingungen. Ich habe deshalb bald ausschließlich mit den gut mit Reservematerial ausgerüsteten Keimpflanzen von *Acacia lophantha* experimentiert und im allgemeinen keine Schwierigkeit gehabt, die Pflanzen mehrere Wochen lang unter den nach Art und Zeitmaß der Beleuchtung abnormen Bedingungen zu kultivieren.

Hielt ich die Keimpflanzen dauernd unter vollständigem Lichtabschluss, so fand überhaupt keine Entfaltung der ontogenetisch zunächst zusammengelegten Blattfiederchen statt. Erfolgte umgekehrt die Kultur in dauernder Helligkeit, so entfalteten sich die Blattfiederchen wohl, blieben aber dann bald in einer konstanten Winkelstellung stehen, die bei den verschiedenen Individuen zwischen 135—180° schwankte. Ich will übrigens die Möglichkeit nicht ausschließen, dass bei Anwendung sehr feiner, am besten wohl selbstregistrierender Beobachtungsmethoden sich in letzterem Falle gewisse kleine periodische Bewegungen konstatieren lassen werden. Ich bin dieser Frage nicht weiter nachgegangen.

Viel greifbarere Resultate erhält man nämlich, wenn man die Pflanzen insofern unter natürlicheren Bedingungen kultiviert, als man ihnen abwechselnd Helligkeit und Dunkelheit gewährt. Nur muss man, um die Erblichkeit der 24stündigen Periode (mit 12stündigem Turnus) zu erweisen, bei den Experimenten einen unverkennbar verschiedenen Turnus der Belichtung und Verdunkelung wählen. Ich habe in einer Reihe von Fällen mit 6stündigem, in einer anderen mit 24stündigem Turnus gearbeitet.

Unterwirft man Keimpflanzen, die eben die Erde nach oben durchbrochen haben, einer solchen Behandlung, so sind sie meist nach 1—2 Wochen so weit entwickelt, dass man die Variationsbewegungen ihrer Blätter mit aller wünschenswerten Genauigkeit studieren kann. Ich fand, dass im allgemeinen nicht das zuerst entwickelte einfach gefiederte Blatt das günstigste Beobachtungsobjekt abgab, sondern mehr das zweitentwickelte, doppelt gefiederte Blatt. Die Variationsbewegungen des letzteren sind gewöhnlich ausgesprochener und typischer, insofern bei ihnen unter den künstlichen Bedingungen nicht so leicht abnorme (schiefe) Stellung der Fiederchen, auch nicht so leicht Starre eintritt. Auf den Kurven sind deshalb überall die Bewegungen dieser zweitgeborenen, doppeltgefiederten Blätter verzeichnet.

Erreicht nun unter den angegebenen Bedingungen (sei es bei

6- oder bei 24stündigem Turnus) das betreffende Blatt das Entwickelungsstadium, in dem an ihm gut ausgesprochene Variationsbewegungen manifest werden, und wird alsdann der Beleuchtungswechsel unterbrochen, so dauern, ganz gleich, ob man jetzt die Pflanzen in dauernder Helle oder dauernder Dunkelheit lässt, die Variationsbewegungen an, man sieht aber, dass das Zeitmaß jedes einzelnen Bewegungszyklus in ausgesprochenem Maße ein 24stündiges ist, obwohl die Pflanze in ihrem individuellen Leben niemals durch einen in diesem Zeitmaß ablaufenden Wechsel von Originalreizen (photischer oder thermischer Natur) ausgesetzt worden ist.

Kurve I zeigt dieses Verhalten bei einem Exemplar von *Acacia lophantha* var. *nana*, und zwar an dem zweitgeborenen Blatte, dem ersten doppelt gefiederten. Die bis dahin im Dunklen gehaltene Keimpflanze war vom 23. November 1904 an in einem 24stündigen Turnus (also 48stündigem Zyklus) belichtet und verdunkelt worden. Vom 1. Dezember an traten Variationsbewegungen an dem erstgeborenen, einfach gefiederten Blatte auf, zeigten aber eine so geringe Amplitude, dass ich auf das Auftreten der Bewegungen an dem zweiten, doppelt gefiederten Blatte wartete, und als diese sich am 7. Dezember zeigten, mit der intermittierenden Beleuchtung aufhörte und die Pflanze in vollkommener Dunkelheit weiter beobachtete. Das betreffende Blatt vollführte noch volle 5 Tage lang sehr regelmäßige Variationsbewegungen in 24stündigem Zyklus. Erst nach Ablauf des 5. Tages trat Dunkelstarre ein.

Dasselbe Resultat tritt ein, wenn man eine Keimpflanze, die während ihres individuellen Lebens nur immer einem Beleuchtungswechsel von 6stündigem Turnus ausgesetzt worden war, in dauernde Helligkeit oder Dunkelheit versetzt. Auch ihre Variationsbewegungen erfolgen alsdann in 24stündigem Zyklus (vgl. Kurve II u. III).

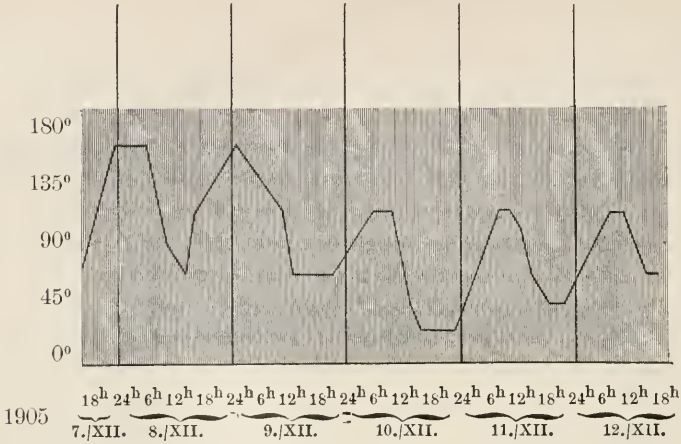
Sehr interessant ist es nun, dass eine genauere Beobachtung der Keimpflanzen während der intermittierenden Belichtung im 6- oder 24stündigem Turnus lehrt, dass schon in dieser Zeit sich bei ihnen die ererbte 24stündige Periodizität so stark manifestiert, dass dagegen die Wirkung der Originalreize, d. h. der zur Zeit tatsächlich einwirkenden Lichtreize, fast ganz zurücktritt. Wenigstens war das bei der von mir angewandten schwachen Beleuchtung[1]) im Dunkelschrank der Fall.

Besonders lehrreich für das Zurücktreten der originalen Reizwirkung gegenüber dem ererbten Zeitmaß waren bei den Dunkelschrankversuchen diejenigen, bei denen ein 6stündiger Turnus in Anwendung kam. Kurve II zeigt bei einer gewöhnlichen *Acacia*

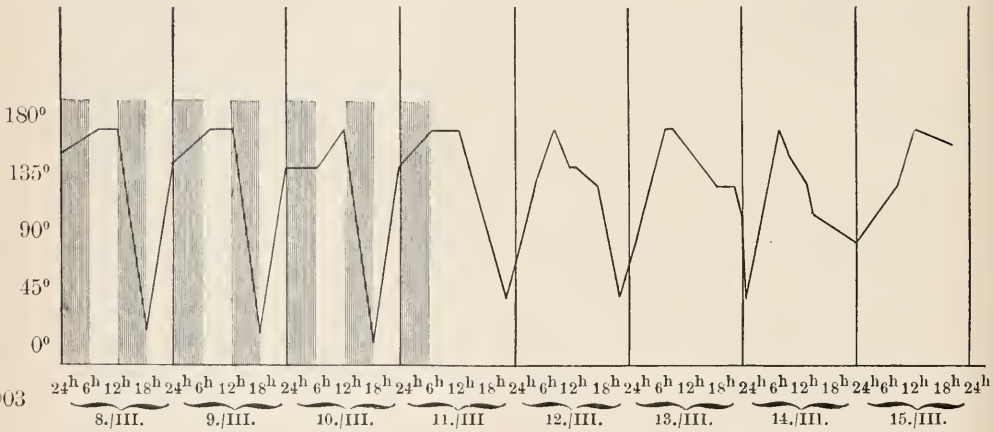
---

1) Zehn Kerzen starke elektrische Glühlampe; wegen Schwäche des Stromes blieb aber die tatsächliche Beleuchtung unter der indizierten Stärke von zehn Kerzen.

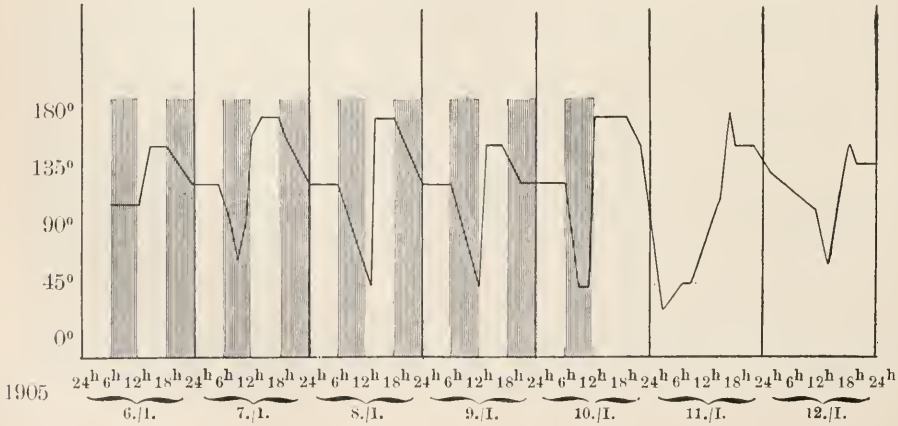
Kurve I.



Kurve II.

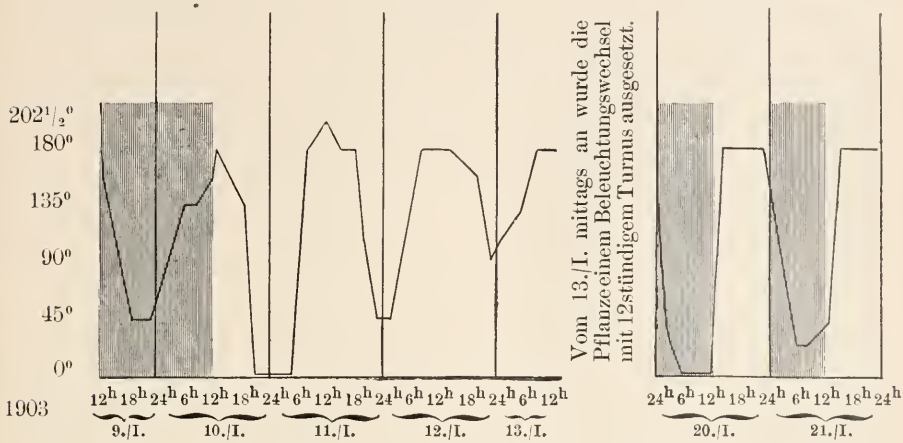


Kurve III.

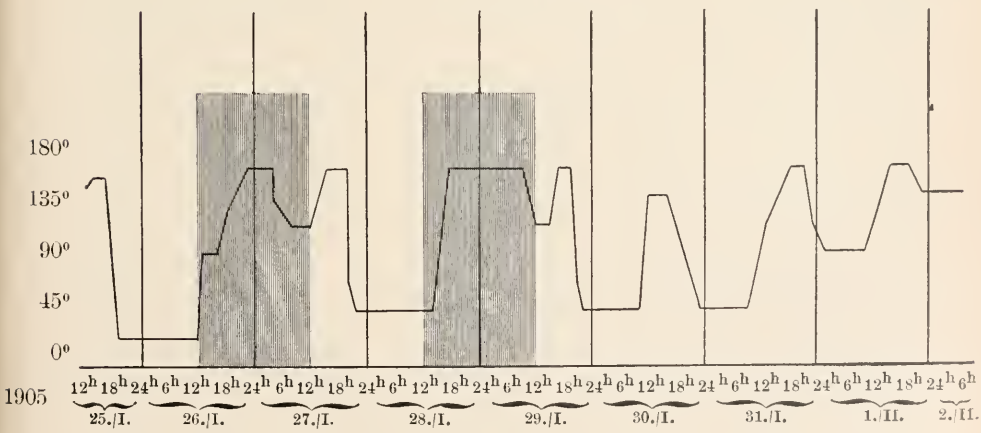


lophantha bereits während des Einwirkens der 6stündig wechselnden Beleuchtung und Verdunkelung einen ausgesprochen 24stündigen Zyklus der Variationsbewegungen. Der 6stündige Turnus des Auftretens und Verschwindens des photischen Originalreizes kommt in dieser Kurve nur insofern zum Ausdruck, als die Schließungs-

Kurve IV.



Kurve V.



phase immer in eine Periode der Verdunkelung (12—18^h) fällt, die Öffnungsphase in einer Periode der Belichtung (18—24^h) beginnt. Die Öffnungsbewegung wird retardiert oder zum Stillstand gebracht durch die Verdunkelung von 24 – 6^h und das Maximum der Öffnung besteht stets während der Beleuchtungsperiode 6—12^h. Man kann sagen, die ererbte 24stündige Periodizität ist in dieser Kurve das durchaus vorherrschende; sie zeigt aber eine gewisse Akkomodation

an den 6stündigen Turnus der Originalreize, indem sie ihre Ausgangspunkte ihm anpasst und die Öffnungsbewegung durch die zwischen 24—6^{h} eintretende Verdunkelung retardieren lässt.

Etwas anders verhält sich die in Kurve III dargestellte Keimpflanze von *Acacia lophantha* var. *nana* während eines ebenfalls 6stündigen Beleuchtungsturnus. Das absolut Vorherrschende ist auch hier die 24stündige Periodizität. — Innerhalb derselben ist auch diese Kurve deutlich in 6stündige Unterperioden zerlegt, die den tatsächlich wirksam gewesenen Beleuchtungsverhältnissen entsprechen. Aber in diesem Falle ist nicht die Öffnungsbewegung durch die dazwischen eintretende Verdunkelung retardiert, wie in Kurve II, sondern die Schließungsbewegung durch die zwischen 24—6^{h} eingreifende Beleuchtung. Der Unterschied ist darauf zurückzuführen, dass bei der Pflanze von Kurve II die Schließungsphase 6, die Öffnungsphase 18 Stunden in Anspruch nahm; bei der Pflanze von Kurve III verhielt sich das gerade umgekehrt.

Stärker manifestiert sich meistens der Einfluss der Originalreize in ihrer synchronen Wirkung, wenn man mit einem 24stündigen Turnus arbeitet. Die Kurven, die sich dann während der Einwirkung der Originalreize ergeben, sind nach der Individualität der Keimpflanze recht verschieden; in der einen kommt die ererbte 24stündige Periodizität nahezu unverändert (Kurve IV), in der anderen in eigentümlicher Weise verdeckt (Kurve V) zur Geltung. Sobald aber die Beeinflussung durch den veränderten Turnus der Originalreize aufhört, und die Pflanzen unter gleichbleibende Bedingungen versetzt werden (konstante Dunkelheit bei Kurve I, konstante Beleuchtung bei Kurve IV und V), so tritt auch hier sofort die 24stündige ererbte Periodizität in ihrer ganzen Reinheit zutage, ohne sich durch die vorhergegangenen Originalreize in merklicher Weise engraphisch beeinflusst zu zeigen.

Nebenbei sei noch erwähnt, dass sowohl Kurve IV als auch Kurve V von Keimpflanzen der gewöhnlichen *Acacia lophantha* gewonnen worden sind. Die Pflanze von Kurve IV wurde nach Abschluss der Versuche, als eben bei ihr Starre einzutreten begann, eine Woche lang dem natürlichen Turnus einer 12stündigen Verdunkelung und 12stündigen künstlichen Beleuchtung im Dunkelschrank ausgesetzt und die von ihr unter diesen Verhältnissen beschriebene Kurve am 8. und 9. Tage aufgezeichnet, um dem Leser einen Begriff davon zu geben, wie die Kurven unter den Bedingungen des Dunkelschranks bei Einwirkung des natürlichen (12stündigen) Beleuchtungswechsels ausfallen.

Ich glaube, die vorgelegten Kurven der Variationsbewegungen von Keimpflanzen, die noch nie in ihrem individuellen Leben einem Beleuchtungswechsel in 12stündigem Turnus ausgesetzt waren, beweisen so zwingend das Vorhandensein einer in der Keimpflanze

liegenden, also ererbten 24stündigen Periodizität, dass jede weitere Beweisführung überflüssig ist.

Dass Pfeffer zu einem entgegengesetzten Resultat gelangt ist, erklärt sich lediglich aus dem Umstande, dass bei der Anordnung seiner Versuche diese Tatsachen nicht hervorgetreten sind, und dass er dem Umstande, dass die täglichen periodischen Bewegungen bei kontinuierlicher Beleuchtung allmählich aufhören, und zwar zu einer Zeit aufhören, in der die Erregbarkeit gegen Originalreize noch nicht erloschen zu sein braucht, eine unrichtige Deutung gab. Er erblickte darin die Erschöpfung einer individuell erworbenen Disposition, das allmähliche Ausklingen der „Nachwirkung" von Originalreizen, die in einem bestimmten Turnus auf das Individuum gewirkt hatten. Tatsächlich aber handelt es sich um einen pathologischen Vorgang, eine Funktionsstörung der reizbaren Substanz, die unter Umständen wohl zuerst an der ererbten Rhythmik, erst später an der Erregungsfähigkeit durch Originalreize zutage tritt, bei längerer Andauer von kontinuierlicher Beleuchtung aber auch stets in bezug auf letztere manifest wird. Bei meinen Versuchen an Keimpflanzen trat überhaupt gewöhnlich das Erlöschen der Rhythmik nicht wesentlich früher auf als das Aufhören der Erregungsfähigkeit durch Originalreize. Doch kommt auf das Zeitverhältnis im Auftreten dieser beiden Störungen für unsere Frage wenig an. Die Grundfrage ist durch die oben mitgeteilten Experimente auf direktem Wege entschieden, und diese Entscheidung kann nicht durch indirekte Beweise, die auf zweifelhaften Deutungen pathologischer Vorgänge beruhen, erschüttert werden.

Übrigens sei daran erinnert, dass eine ererbte tägliche Periodizität zwar nicht in bezug auf Schlafbewegungen, wohl aber in bezug auf das Längenwachstum bereits früher von anderen Forschern beobachtet worden ist. Nicht eigentlich beweiskräftig in dieser Richtung ist die Beobachtung Baranetzkys[1]), dass aus den Rüben von *Brassica rapa* im Dunkeln gezogene Stengel eine scharf ausgesprochene tägliche Periodizität ihres Längenwachstums zeigen. Ähnlich verhielten sich etiolierte Triebe von *Solanum tuberosum*, während sich bei etiolierten Trieben von *Helianthus tuberosus* und *Asclepias curassavica* unter gleichen Verhältnissen keine Periodizität nachweisen ließ. Voll beweisend sind diese Versuche deshalb nicht, weil sie nicht an aus Samen gezogenen Keimpflanzen, sondern an Trieben von Rüben und Knollen angestellt worden sind, also an Pflanzenindividuen, die nicht streng genommen am Anfange ihrer individuellen Entwickelung stehen.

---

1) J. Baranetzky. Die tägliche Periodizität im Längenwachstum der Stengel. Mémoires de l'Acad. imp. d. Sciences St. Pétersbourg, VII. Sér., T. XXVII, 1879.

Dagegen arbeitete Godlewsky[1]) mit Keimpflanzen von *Phaseolus*, und fand bei Pflanzen aus den im Jahre 1887 geernteten Samen, die er bei konstanter Finsternis zog, „eine sehr ausgeprägte Periodizität des Längenwachstums, nur waren die Perioden im Gegensatz zu den Lichtpflanzen von verschiedener und von immer kürzerer Dauer. Als sich der Vorrat der Samen von 1887 erschöpfte, und zu weiteren Versuchen die Samen aus der Ernte 1888 benutzt wurden, ließ sich keine Periodizität mehr bei dem Wachstum der etiolierten Pflanzen konstatieren. Wie diese Tatsache zu erklären ist, vermag der Vortragende nicht zu sagen.“ Immerhin erscheint das positive Resultat Godlewski's wichtig genug und wird sich höchstwahrscheinlich durch Ausdehnung der Versuche auf ein größeres und verschiedenartiges Material als eine keineswegs isolierte Erscheinung erweisen lassen.

Wie ich am Anfange des vorliegenden Aufsatzes erwähnt habe, war mein Ausgangspunkt bei der Vornahme der von mir angestellten Experimente der Gedanke, bei geeigneten pflanzlichen Objekten eine Veränderung des Zeitmaßes der Variationsbewegungen zu erzielen. In dieser Beziehung waren meine Experimente nicht von Erfolg gekrönt. In erster Linie wohl infolge des unerwarteten Widerstandes, der mir in der ererbten 24stündigen Periodizität entgegentrat. Letztere erwies sich als so übermächtig und so gut fixiert, dass dagegen die synchrone und noch mehr die engraphische Wirkung der Originalreize sehr zurücktrat. Vielleicht hätte ich bessere Resultate erzielt, wenn ich eine sehr viel stärkere Beleuchtung angewendet hätte, deren Intensität der natürlichen Beleuchtung nahe gekommen wäre, und diese Beleuchtung monatelang fortgesetzt hätte. Ob allerdings die Pflanzen den Eingriff des veränderten Beleuchtungswechsels so lange ertragen hätten, ist mir zweifelhaft. Bei meinen Versuchen ertrugen die zarten Keimpflanzen den Eingriff, der in der Anwendung eines 6- oder 24stündigen Turnus liegt, nur etwa 3 Wochen und verfielen dann einem plötzlichen Verwelken, nachdem ihr Wachstum schon vorher einen Stillstand erlitten hatte. Dabei zeigten sie sich übrigens nicht etioliert. Widerstandsfähiger erwiesen sich die älteren Pflanzen bei den Versuchen im Sommer 1902, da sie einen 24stündigen Turnus der durch $6^1/_2$ Wochen durchgeführt wurde, ohne ersichtlichen Schaden ertrugen. Über diese Fragen können nur weitere Versuche Auskunft geben, die mit vollkommneren Hilfsmitteln anzustellen sind, als sie mir in meinem Privatlaboratorium zur Verfügung standen.

Aber wie ich nachträglich in Erfahrung gebracht habe, war das Hauptziel, auf das ich zunächst hinsteuerte, die Erzeugung

---

1) E. Godlewski. Über die tägliche Periodizität des Längenwachstums. Anzeiger d. Akademie in Krakau, 1889—90.

einer künstlichen Periode, bereits durch frühere, mir unbekannt gebliebene Untersuchungen erreicht, zwar nicht in bezug auf Variationsbewegungen, aber wohl in bezug auf Wachstumsbewegungen. Schon im Jahr 1892 haben nämlich Fr. Darwin und D. Pertz[1]) mitgeteilt, dass es ihnen durch intermittierende sowohl geotropische als auch photische Reizung gelungen sei, bei geeigneten Pflanzen (*Valeriana*, *Taraxacum Phalaris*) eine künstliche Periode der Wachstumsbewegung zu erzeugen, die eine Zeit lang fortdauert, nachdem die intermittierende Reizung aufgehört hat. In einer neuen Publikation aus dem Jahre 1903[1]) werden weitere Resultate in dieser Richtung mitgeteilt und angegeben, dass diese engraphische Beeinflussung in mindestens 75 % der Fälle geglückt ist. In einem Experiment an *Phalaris canariensis* gelang es, die künstliche, in diesem Falle $^1/_2$stündige Periode (mit $^1/_4$stündigem Turnus) schon durch 4malige intermittierende Reizung (photische Reizung) zu induzieren. Es konnte je nach der Reizung eine halb- oder ganzstündige Periode erzeugt werden.

Diese Resultate sind äußerst interessant und wichtig, und ich bedaure sehr, nicht früher auf sie aufmerksam geworden zu sein. Ich hätte dann im zweiten Kapitel der Mneme viel sprechendere Beweise von der engraphischen Wirkung der Reize auf Individuen, die kein eigentliches Nervensystem besitzen, beibringen können, als es so (Mneme S. 27, 28) geschehen ist. Ich habe immer die Magerkeit der dort vorgetragenen Beispiele bedauert, fand aber zunächst nichts schlagenderes. Diese Lücke wird durch die Darwin-Pertz'schen Experimente jetzt auf das Schönste ausgefüllt.

Erwähnen möchte ich noch, dass Fr. Darwin und D. Pertz am Schlusse ihrer zweiten Mitteilung sehr mit Recht darauf aufmerksam machen, dass die Bezeichnung „Nachwirkung" (after-effect) von den Botanikern für zwei physiologisch scharf zu unterscheidende Begriffe verwendet wird. Diese beiden Begriffe habe ich als akoluthe und engraphische Reizwirkung unterschieden (Mneme, Kap. I u. II) und habe den Ausdruck „Nachwirkung" der von den Pflanzenphysiologen unterschiedslos für beide ganz verschieden zu beurteilende Erscheinungen gebraucht wird, absichtlich stets vermieden (a. a. O. S. 27 Anm. 1).

Bei meinen oben mitgeteilten Experimenten manifestierte sich bei *Acacia lophantha* das Vorhandensein der erblichen Disposition, die Schlafbewegungen in einer 24stündigen Periode auszuführen, auch wenn keinerlei Originalreize je in dieser Periodizität auf das Individuum eingewirkt haben. Ähnlich verhielten sich in bezug auf ihr Längenwachstum die von Godlewski untersuchten

---

1) Fr. Darwin an D. Pertz. On the artifical production of rhythm in plants. Annals of Botany Vol. VI 1892 und Vol. XVII, 1903.

Keimpflanzen von *Phaseolus*. Denken wir uns bei den betreffenden Pflanzen nun diese Disposition ganz hinweg, d. h. versetzen wir in Gedanken diese Pflanzen mit sonst denselben physiologischen Eigenschaften, demselben Verhalten gegen Originalreize, aber ohne die erbliche Mitgift der 24stündigen Rhythmik unter die natürlichen Bedingungen, so werden sie sich ohne diese Disposition genau ebenso verhalten wie mit derselben. Diese erbliche Mitgift ist also im Hinblick auf ihren Nutzwert für das Individuum bedeutungslos, kann mithin nicht ein Produkt der natürlichen Zuchtwahl sein. Ich rechne diesen Fall nebst vielen anderen (z. B. den Badeinstinkt junger Elstern und Häher, der ebenfalls keinen Selektionswert besitzt, Mneme S. 165), zu den indirekten Beweisen für die Vererbung erworbener Engramme. Indirekt beweisend sind sie insofern, als sich bei ihnen ein selektionsfähiger Nutzwert so gut wie sicher ausschließen lässt, und somit eine etwaige Mitarbeiterschaft der sonst so mächtigen und fast überall eingreifenden Zuchtwahl nicht in Frage kommt.

Bei der Jahresperiode der Pflanzen ist das ganz etwas anderes. Es kann für frostempfindliche Gewächse sehr wichtig sein, sich nicht durch die Wärme eines vorzeitigen Frühlings verlocken zu lassen, ihre Knospen verfrüht zu entfalten und sie dadurch mit Wahrscheinlichkeit eintretenden späteren Frösten auszusetzen. Ich halte es deshalb für sehr wahrscheinlich, dass die starre Fixierung der Jahresperiode bei denjenigen Pflanzen, die sich nicht oder nur sehr schwer forcieren lassen, unter Mitwirkung der natürlichen Auslese erfolgt ist.

Wichtiger als alle indirekten Beweise für die Vererbung von individuell erworbenen Engrammen sind natürlich die direkten. Auch solche direkten Beweise, die eine unzweideutige Sprache reden und sich auf jederzeit zu wiederholende Experimente stützen, liegen auf verschiedenen biologischen Gebieten vor (vgl. Mneme S. 73—83 und S. 304)[1]. Eine dankbare Aufgabe wird es sein, die Zahl dieser direkten Beweise durch weiteres Experimentieren noch zu vermehren, und sicher stehen wir hier im Anfang, nicht am Ende einer neuen Ära experimenteller Forschung. Aber zur Entscheidung der Grundfrage genügt das bereits vorliegende Erfahrungsmaterial, und seine klaren Aussagen lassen sich auf die Dauer nicht durch noch so fein durchdachte Auslegungen in ihr Gegenteil verkehren. Diesen entscheidenden direkten mag sich neben anderen indirekten Beweisen die erblich gewordene Periodizität der Schlafbewegungen und des täglichen Wachstums als eine bescheidene Hilfstruppe beigesellen. [23]

---

1) Vgl. auch R. v. Wettstein. Über direkte Anpassung, Wien, 1902 und: Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus, Jena 1903.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 25

Autor(en)/Author(s): Semon Richard Wolfgang

Artikel/Article: Über die Erblichkeit der Tagesperiode. 241-252