© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

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, vgl. 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.

Bd. XXVIII. 1. April 1908. № 7.

Inhalt: **Semon**, Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? — **Doflein**, Über Schutzanpassung durch Ähnlichkeit. — **Kifskalt und Hartmann**: Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. — Erklärung. — **Henriksen**, Darwinism To-Day.

Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen?

Von **Richard Semon.**

In einem vor 3 Jahren in diesem Centralblatt veröffentlichten Aufsatz[1]) habe ich auf eine eigentümliche erbliche Eigenschaft aufmerksam gemacht, die ich bei einer „schlafenden" Pflanze, *Albizzia* (*Acacia*) *lophantha* aufgefunden und bereits in der ersten Auflage der Mneme[2]) kurz besprochen habe, eine Eigenschaft, die bis dahin den verschiedenen Untersuchern der Variationsbewegungen entgangen war. Dagegen hat in bezug auf das Längenwachstum Godlewski eine Beobachtung gemacht und als kurze Notiz veröffentlicht[3]), aus der auf eine ähnliche erbliche Eigentümlichkeit auf diesem Gebiet zu schließen wäre.

Zum Teil durch meine Publikationen veranlasst hat dann W. Pfeffer, dem wir grundlegende Untersuchungen über die periodischen Bewegungen der Blattorgane verdanken[4]), seine Stu-

1) R. Semon. Über die Erblichkeit der Tagesperiode. Biolog. Centralblatt, Bd. 25, Nr. 8, S. 241—252, 1905.

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

3) E. Godlewski. Über die tägliche Periodizität des Längenwachstums. Anz. d. Akad. in Krakau, 1889—90.

4) W. Pfeffer. Untersuchungen über die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig, W. Engelmann, 1875.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dien wieder aufgenommen und neuerdings eine umfangreiche Arbeit über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane veröffentlicht[5]).

Diese Publikation bringt, wie es bei einer weitausgreifenden Arbeit dieses ausgezeichneten Pflanzenphysiologen nicht anders zu erwarten ist, der Wissenschaft wertvolle Bereicherungen: eine Vervollkommnung der Untersuchungstechnik durch Einführung der Methode der Selbstregistrierung, die auch ich bereits in meiner Arbeit von 1905 (S. 244) als erstrebenswert bezeichnet hatte; viele wertvolle Beobachtungen im einzelnen, wichtige, wenn auch wohl noch nicht abschließende Aufschlüsse über die Beziehungen der autonomen Bewegungen zu den Schlafbewegungen.

In der Frage endlich, auf die sich meine Forschungen beziehen, und die ich in dem Titel des vorliegenden Aufsatzes formuliert habe: Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke, vererbbare Engramme hinterlassen?, hat Pfeffer einen nicht ganz leicht zu verstehenden Standpunkt eingenommen. Seine Arbeit nämlich, indem sie mich auf das lebhafteste und sozusagen auf der ganzen Linie bekämpft, ergibt im Grunde eine zwar nicht formelle, aber faktische Bestätigung meines Fundes und seiner Verwertung. Es sei mir gestattet, in folgendem die Klärung des hierin liegenden Widerspruches, die Feststellung dessen, was eigentlich noch strittig und was allseitig zugegeben ist, vorzunehmen und gleichzeitig zu zeigen, dass man Schlüsse aus dem allmählichen Schwinden der periodischen Bewegungen der Pflanzen, die unter konstanten Verhältnissen gehalten werden, nicht ziehen darf, ohne die engraphischen Einflüsse dieser nur scheinbar indifferenten Verhältnisse zu berücksichtigen, d. h. ohne auch hier den mnemischen Faktor in Rechnung zu setzen.

Was zunächst die reale Unterlage der Erörterung, die Experimente, anlangt, so zeichnen sich diejenigen Pfeffer's durch folgendes aus: er hat eine größere Anzahl von Arten ins Bereich seiner Untersuchung gezogen, er hat für seine Untersuchung selbstregistrierende Methoden ersonnen, er hat endlich mit sehr starken Lichtreizen gearbeitet und möglichst nur die nichtthermischen Strahlen wirken lassen, die Wärmestrahlung also tunlichst beseitigt. Im direkten Gegensatz zu mir hat er aber nur in ganz vereinzelten Fällen Keimpflanzen untersucht, die noch nicht der Periodizität des gewöhnlichen äußeren Beleuchtungswechsels ausgesetzt gewesen waren. Er hat vielmehr in der Regel nur mit Pflanzen operiert, bei denen die bereits vorhandene 12 : 12stündige Periodizität unterdrückt worden war. Dass dieser Unterschied bei richtiger Auffassung dieser Unterdrückung, die

5) W. Pfeffer. Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abhandl. d. math. phys. Klasse d. kgl. sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. 30, Nr. 3, 1907.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

keineswegs ein bloßes Ausklingenlassen bedeutet, ein äußerst schwerwiegender ist, liegt auf der Hand und wird uns noch klarer werden, wenn wir der eigentlichen Bedeutung jenes vermeintlichen „Ausklingens" auf den Grund gehen.

In der sonstigen Versuchsanordnung ist Pfeffer in mancher Beziehung dem von mir eingeschlagenen Weg gefolgt. So hat er vor allen Dingen nicht nur mit 12 : 12stündigem Beleuchtungswechsel bezw. konstanter Erhellung oder Verdunkelung gearbeitet, was man bisher ausschließlich getan hat, sondern er hat wie ich auch andersartige Tempi angewendet, vor allem 6 : 6 und 24 : 24-stündigen Beleuchtungswechsel, hie und da auch, was ich nicht getan habe 18 : 18, 8 : 4, 3 : 3, 2 : 2, 1 : 1stündigen Wechsel.

Die von mir angewendete Untersuchungsmethode unterscheidet sich von der Pfeffer'schen in drei Hauptpunkten: erstens der Nichtanwendung von selbstregistrierenden Methoden; zweitens der ausschließlichen Benutzung von Keimpflanzen, die in ihrem individuellen Leben dem natürlichen Beleuchtungswechsel noch nie ausgesetzt worden waren bei denen also nicht die bereits vorhandene Schlafbewegung durch konstante Beleuchtung oder Verdunkelung unterdrückt werden musste; drittens der Anwendung weit schwächerer Reize, wobei ich auf eine Aussiebung der thermischen Strahlen als für unsere Problemstellung irrelevant verzichtet habe.

Was den ersten Punkt betrifft, so erkenne ich selbstverständlich in der Ausbildung der selbstregistrierenden Methoden durch Pfeffer einen bedeutenden technischen Fortschritt an, der die Beobachtung erleichtert und unter Umständen auch sonst von Vorteil ist. Doch bietet diese Methode wenigstens auf der jetzigen Höhe ihrer Ausbildung auch erhebliche Nachteile. Aus dem Umstande, dass Pfeffer nicht in einem einzigen Falle eine Keimpflanze von *Albizzia* mit seinen selbstregistrierenden Methoden untersucht hat, darf man wohl schließen, dass die Armatur für die Selbstregistrierung, so leicht sie an sich auch ist, für eine schwache Keimpflanze mit ihren zarten Fiederblättchen noch viel zu schwer ist. Offenbar aus diesem Grunde hat Pfeffer (mit einer Ausnahme bei *Phaseolus*, auf die wir noch zurückkommen) ganz auf die Verwertung dieser äußerst wichtigen Untersuchungsobjekte verzichtet. Dies ist zweifellos ein bedeutender Nachteil.

Ob mit der Pfeffer'schen Glimmerregistriermethode für Fiederblätter — die andere von Pfeffer bei stärkeren Einzelblättern und Blattstielen angewandte Methode registriert offenbar sehr feine Details — ebenso feine Details registriert werden wie mit der alten Methode der Ablesung der Winkelstellung der Blätter durch den Beobachter lasse ich dahingestellt. Ein Vergleich der bezüglichen Kurven Pfeffer's mit den meinigen scheint mir nicht gerade dafür zu sprechen und lässt die Vermutung aufkommen, dass die den zarten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fiederblättchen zugemutete Arbeitsleistung doch wahrscheinlich eine zu große ist, um feinere Details zum Ausdruck kommen zu lassen. Ein sicheres Urteil könnte man nur abgeben, wenn man von einem Blatt eine selbstregistrierte Kurve schreiben lassen und gleichzeitig durch Ablesung der Bewegungen eines anderen Blattes derselben Pflanze eine Kurve herstellen würde. Solche direkt vergleichbaren Kurven hat Pfeffer nicht vorgelegt und daher muss diese Frage vorläufig unentschieden bleiben.

So viel aber steht fest, dass die Nachteile der Ablesung der Blattstellung und fortlaufenden Notierung durch den Beobachter bei hinreichender Gewissenhaftigkeit und hinreichendem Fleiß dieses letzteren minimale sind.

Einiger Fleiß allerdings ist erforderlich, und hier habe ich die erste irrtümliche Angabe Pfeffer's über meine Versuche zu berichtigen. Er schreibt (S. 332 Anm.): „Aus den Kurven (Semon's) ist zu ersehen, dass diese auf Grund von Ablesungen konstruiert wurden, die zumeist in etwa 6stündigen Intervallen angestellt waren.“ Dies ist ganz unrichtig. Meine Ablesungen erfolgten in der Regel (vereinzelte Ausnahmen sind natürlich vorgekommen) von 6 Uhr morgens bis 12 Uhr nachts in 2stündigen, von 12 Uhr nachts bis 6 Uhr morgens in 3stündigen Intervallen. Nachts verfuhr ich gewöhnlich so, dass ich um 12 Uhr vor dem Zubettgehen die letzte Ablesung machte, mich um 3 Uhr durch eine Weckuhr wecken ließ und um 6 Uhr wieder zur ersten Beobachtung aufstand, ein bei monatelanger Dauer die Nerven angreifendes Verfahren, dessen Ersatz durch Selbstregistrierung sehr zu begrüßen wäre, wenn letztere sich auch auf Keimpflanzen von *Albizzia*, *Mimosa* etc. ausdehnen ließe. Dass Pfeffer meinen Kurven die 2- bezw. 3stündige Ablesung nicht angesehen hat, beruht zum Teil auf einer Eigentümlichkeit der hier untersuchten periodischen Bewegung, die auch an den neuen Pfeffer'schen Kurven zutage tritt (Pfeffer a. a. O. 1907, Fig. 12, S. 311); nämlich auf dem raschen kontinuierlichen Ansteigen der Kurven und dem langen Verweilen auf dem Gipfel und im Tal der Kurve. Eine kleine Überlegung zeigt, dass sich auf solchen Kurven die Ablesungen als solche an vielen Stellen gar nicht markieren können. Eine genauere Betrachtung meiner Kurven hätte aber Pfeffer ohne weiteres über meine 2- bezw. 3stündige Ablesung unterrichten können. Es ist zu deutlich, als dass ich es im einzelnen nachzuweisen brauchte.

Was die benutzten Objekte anlangt, so verwendete ich (außer bei gewissen Vorversuchen, bei denen auch ältere Exemplare von *Mimosa pudica* beobachtet wurden) ausschließlich Keimpflanzen von *Albizzia* (*Acacia*) *lophantha* in verschiedenen Kulturrassen. Die Samen bezog ich in den Jahren 1903, 1904, 1905 von Haage und Schmidt in Erfurt. Ich gebe zu, dass die Beschränkung auf eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einzige Spezies ein Mangel ist; diesen Mangel konnte ich aber in Anbetracht anderweitiger Arbeitsaufgaben nicht beseitigen, und er scheidet jetzt ganz aus, weil mittlerweile die von mir bei *Albizzia* aufgefundene erbliche Disposition durch Pfeffer's neueste Untersuchungen auch bei verschiedenen anderen Pflanzen, vor allem *Phaseolus* nachgewiesen ist.

Dass ich endlich ausschließlich mit schwächeren Reizen experimentiert habe (10kerzige Kohlenfadenlampe), ist für den Erfolg meiner Versuche nur von Vorteil gewesen, denn auf diese Weise konnte die ererbte Disposition neben der Wirkung der Originalreize (den aitionastischen Reaktionserfolgen) erst in Erscheinung treten, ohne durch letztere zurückgedrängt und unkenntlich gemacht zu werden.

Die Wärmestrahlen habe ich bei meinen Reizversuchen absichtlich nicht ausgeschlossen und zwar aus folgendem, a. a. O. S. 243 angegebenen Grunde: „Während die täglichen Temperaturschwankungen bei dieser Versuchsanordnung als so gut wie ausgeschaltet zu betrachten sind, wurden andererseits 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."

Schwer verständlich ist diesen doch unanfechtbaren Darlegungen gegenüber der allerdings nicht bestimmt ausgesprochene Verdacht Pfeffer's (a. a. O. 1907, S. 333), jene thermischen Strahlen, die doch immer nur einen 6 : 6 oder 24 : 24stündigen Rhythmus induzieren konnten, seien die Verursacher des in meinen Versuchen neben der Wirkung der Originalreize auftretenden 12 : 12stündigen Rhythmus, der als das Ergebnis einer erblichen Eigenschaft jetzt von Pfeffer bei anderen Pflanzen (*Phaseolus*) nicht geleugnet und nur für *Albizzia* in Abrede gestellt wird.

Noch an verschiedenen anderen Stellen lässt Pfeffer einfließen, es könnten vielleicht Temperaturschwankungen bei meinen Versuchen mitgespielt haben. So habe ich in meiner Kurve I S. 246 wiedergegeben, wie ein Blatt einer *Albizzia*, die in 24 : 24stündigem Beleuchtungswechsel gehalten war, nach Aufhören dieses Wechsels in konstanter Dunkelheit „noch volle 5 Tage lang" Schlafbewegungen in 12 : 12stündigem Rhythmus vollführte. Dazu bemerkt Pfeffer: „Auch muss ich dahingestellt lassen, ob etwa Temperaturschwankungen bei dem Versuchen Semon's (Biol. Centralbl. 1905, Bd. 25, S. 246, Kurve I) mitspielten, bei welchen die Tagesbewegungen der Blättchen von *Albizzia* noch nach 5tägigem Aufenthalt im Dunkeln deutlich hervortraten." Zunächst ist hier wieder ein Irr-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tum zu berichtigen. Ich habe weder angegeben noch in der Kurve graphisch dargestellt, dass die Bewegungen „noch nach“ 5 Tagen bemerklich gewesen seien. Vielmehr sage ich ausdrücklich: „Erst nach Ablauf des fünften Tages trat Dunkelstarre ein.“ In den meisten meiner Versuche hörten die periodischen Bewegungen unter konstanten Beleuchtungsverhältnissen im Laufe des vierten oder des fünften Tages auf, zuweilen auch noch früher (vgl. meine Kurven S. 246, 247). In Pfeffer's eigener Kurve von *Albizzia* (Fig. 13, S. 313) erfolgten deutliche „Nachschwingungen“ noch volle 4 Tage nach der Überführung ins Dunkle (1.—4. Mai) und leichtere Oszillationen sogar noch am 5. Mai. Und zwar bei einer Pflanze, die die Kraft aufwenden musste, diese kleinen Oszillationen noch aufzuschreiben, und die nicht, wie die meinigen, sich völlig frei bewegen konnte. Der hier von Pfeffer urgierte Gegensatz scheint mir sachlich nicht begründet und der daraus abgeleitete Verdacht, dass Temperaturschwankungen bei meinen Versuchen mitgespielt hätten, etwas weit hergeholt und nicht gerade gerecht.

Dies um so mehr, als ich ausdrücklich angegeben habe, wie ich die täglichen (12 : 12stündigen) Temperaturschwankungen durch Dauerheizung des Versuchsraums mittelst eines regulierten Dauerbrandofens und durch Vornahme der Versuche in einem Thermostaten, dessen wassergefüllte Hohlwände die an sich geringen Temperaturschwankungen des Raums bis auf ein Minimum ausglichen, eliminiert habe. Wie ich jetzt hinzufügen will, habe ich Sorge getragen, dass die Temperaturschwankungen des äußeren Raums 3° C. nicht überschritten und dass, wie ich mich durch Kontrollmessungen überzeugt habe, die Innentemperatur des unerleuchteten Thermostaten nur mit größter Langsamkeit innerhalb engster Grenzen schwankte. Aber vielleicht überzeugender als diese Angaben wird ein Blick auf meine Kurven noch wirken. Sie zeigen auf das deutlichste, dass die kräftigen 12 : 12-stündigen Bewegungen, die man auf ihnen allen wahrnimmt, nicht durch äußere Temperatureinflüsse induziert sind. Denn dann müsste man die Minima zu der Zeit erwarten, wenn es draußen am kältesten ist, also etwa von Mitternacht bis 6 Uhr früh, zumal dann auch der Ofen am ehesten in seiner Funktion nachlassen wird. Nun sieht man an unzähligen Stellen meiner Kurven gerade gegen oder bald nach Mitternacht die Öffnungsbewegungen einsetzen, z. B. in Kurve II am 11., 12., 13., 14., 15. März, in Kurve III am 11. Januar, in Kurve IV am 9., 12., 13. Januar, sehr oft das Maximum der Öffnung in der Morgenfrühe um 6, in anderen Fällen wieder alles umgekehrt, überhaupt eine souveräne Unabhängigkeit der Kurven vom Stande der Sonne. Liegt doch in Kurve II das Maximum der Schließung am 8., 9. und 10. März um 6 Uhr abends, in Kurve III dagegen liegt um dieselbe Zeit das Maximum der Öffnung. In Kurve II erfolgt die Öffnungsbewegung im Laufe der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nacht, in Kurve III im Laufe des Tages. Kurz und gut von einem Hineinspielen der Außentemperatur kann in meinen Versuchen der klaren Sprache der Tatsachen gegenüber, die auch von meinen zahlreichen nicht publizierten Beobachtungsreihen bestätigt werden, keine Rede sein.

Wir wenden uns nun zur Erörterung der Frage, ob denn die Versuchsergebnisse Pfeffer's von den meinen so verschieden sind, dass er es nötig hatte, zu Vermutungen seine Zuflucht zu nehmen, die geeignet sind, den Wert meiner Beobachtungen herabzusetzen, deren völlige Grundlosigkeit sich aber unmittelbar aus meinen Kurven ablesen ließ. Meine Versuche hatten zwei Hauptergebnisse geliefert; erstens: Reizt man Keimpflanzen von *Albizzia lophantha*, die dem natürlichen, 12 : 12stündigen Beleuchtungswechsel in ihrem individuellen Leben noch nie ausgesetzt worden sind, durch 6 : 6 oder 24 : 24stündigen Beleuchtungswechsel zu Öffnungs- und Schließungsbewegungen, so erfolgen diese Bewegungen in einem Rhythmus, in dem sich neben der induzierten 6 : 6 (bezw. 24 : 24) Komponente, eine 12 : 12stündige also nicht individuell induzierte Komponente auf das deutlichste erkennen lässt (vgl. meine Kurven II, III, V). Zweitens: Hört man mit der Reizung durch 6 : 6 (bezw. 24 : 24)stündigen Beleuchtungswechsel auf und hält die Pflanzen fortan in konstanter Dunkelheit oder konstanter Helle, so erfolgen noch einige Zeitlang allmählich schwächer werdende Schlafbewegungen. Auch diese erfolgen in einem ganz wesentlich 12 : 12stündigen Rhythmus (vgl. Kurve I—V).

Wie stellen sich diesen Versuchsergebnissen die von Pfeffer gegenüber, der nicht mit Keimpflanzen, sondern mit Pflanzen gearbeitet hat, deren bereits vorhandene Periodizität künstlich unterdrückt worden war? Fassen wir zunächst mein zweites Versuchsergebnis, die rhythmischen sogen. „Nachwirkungen" ins Auge, die Pfeffer auf Grund eines leicht zu Missverständnissen führenden Vergleichs mit Pendelschwingungen auch als „Nachschwingungen" bezeichnet, so finden wir, dass auch bei seinen Versuchen bei *Phaseolus* die Nachwirkungen nach Behandlung mit 18 : 18stündigem Beleuchtungswechsel in 12 : 12stündigem Rhythmus erfolgten (S. 357). Bei *Mimosa Speggazinii* manifestierte sich bei den Nachwirkungen nach Behandlung mit einem 6 : 6stündigem Beleuchtungswechsel und darauf folgender Überführung ins Dunkle ebenfalls ein 12 : 12-stündiger Rhythmus (vgl. seine Fig. 20 und S. 339, 340). Nur *Albizzia* soll hier eine Ausnahme machen. Aber wie verhalten sich dazu Pfeffer's eigene Beobachtungen? Bei Diskussion seiner Kurve Fig. 15, wo die „Nachschwingungen" einer mit 6 : 6stündigem Beleuchtungswechsel behandelten *Albizzia* wiedergegeben sind, sagt er S. 321: „Vielleicht sind die beiden Hauptmaxima, die in der Kurve Fig. 15 am 25./10. und 26./10. auf 6 Uhr morgens fallen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Andeutungen einer Nachschwingungsbestrebung im Tagesrhythmus. Eine solche Tendenz trat etwas markierter in einer Kurve hervor, die von einer Pflanze geschrieben wurde, welche nach 6 : 6stündigem Beleuchtungswechsel im Dunkeln gehalten worden war."

Ich denke, dass besonders der letzte Satz nicht anders zu deuten ist, als dass Pfeffer auch bei *Albizzia* Andeutungen einer Nachwirkungstendenz im Tagesrhythmus gefunden hat. Es ist deshalb sehr schwer zu verstehen, was ihn dazu veranlasst hat, meine prinzipiell gleichen nur viel deutlicher ausgesprochenen Versuchsresultate auf Fehlerquellen zurückzuführen, deren Nichtvorhandensein sich aus meinen Kurven nachweisen lässt.

Aber vielleicht besteht ein tieferer Gegensatz zwischen uns in bezug auf das erste Ergebnis, dass nämlich schon während der Wirksamkeit des 6 : 6 (bezw. 24 : 24)stündigen Beleuchtungswechsels bei den resultierenden Bewegungen neben der induzierten 6 : 6 (bezw. 24 : 24)stündigen Komponente eine nicht induzierte 12 : 12-stündige Komponente zu erkennen ist. Etwas Derartiges hat Pfeffer bei seiner Versuchsanordnung allerdings nicht bei *Albizzia* und *Mimosa* beobachtet. Wohl aber ist auch ihm das Auftreten der 12 : 12-stündigen Komponente während eines 6 : 6stündigen Beleuchtungswechsels bei *Phaseolus* entgegengetreten, bei dem nach seinem eigenen Zeugnis S. 357 „gleichviel, ob ein Beleuchtungswechsel von 6 : 6 oder 8H : 4D Stunden stattfand, mehr oder minder deutlich ein 12 : 12stündiger Bewegungsturnus zutage (Fig. 26) trat." Ähnlich scheinen nach seinen Beobachtungen auch die Dinge bei *Impatiens* zu liegen (S. 389).

Ist nun dem negativen Resultat Pfeffer's bei *Albizzia* und *Mimosa* in dieser Frage angesichts seinem eigenen positiven bei *Phaseolus* und wohl auch bei *Impatiens* und gegenüber meinem so überaus klaren positiven bei *Albizzia* irgendwelche Bedeutung beizumessen? Es ist nicht schwer nachzuweisen, dass dies absolut nicht der Fall ist. Es handelt sich doch hier um das Gegenspiel zweier gleichzeitig wirkender Komponenten, der erblichen 12 : 12-stündigen und der induzierten 6 : 6stündigen Komponente, bezw. der erblichen 12 : 12stündigen und induzierten 24 : 24stündigen Komponente, ein Gegenspiel, das für den ersteren Fall in meinen Kurven II und III, für den zweiten Fall in meiner Kurve V so schön zum Ausdruck kommt, indem sich in einer und derselben Kurve beide Rhythmen, das eine sozusagen dem anderen aufgestickt, manifestieren. Dass dabei in Kurve II und III die ererbte 12 : 12stündige Komponente über die Komponente der Originalreize dominiert — in Kurve V halten sich beide Komponenten etwa die Wage —, hängt natürlich von der von mir gewählten Schwäche der Originalreize ab, was ich bereits in meiner Publikation von 1905 S. 245 unten hervorgehoben habe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verändert man nun, wie Pfeffer es tut, die ganze Versuchsanordnung, indem man durch künstliche Unterdrückung der 12 : 12-stündigen Bewegung auch die entsprechende Komponente oder Tendenz in einer später noch zu erörternden Weise in ihrer Wirksamkeit herunterdrückt, und verstärkt man auf der anderen Seite die induzierte Komponente, indem man im Gegensatz zu mir in der Regel zwei 25kerzige Tantallampen statt einer schwächer als 10kerzigen[6]) Kohlenfadenlampe anwendet, so müsste ein Wunder geschehen, wenn das Resultat nicht verschieden ausfallen und in Pfeffer's Versuchen die induzierte Komponente nicht viel stärker hervortreten sollte als in den meinigen. Dass auch bei seiner Versuchsanordnung die 12 : 12stündige Komponente nicht immer unterdrückt worden ist, zeigen seine Resultate bei *Phaseolus* und *Impatiens*.

Es besteht also eine genau so große Übereinstimmung zwischen Pfeffer's und meinen Versuchsresultaten, als man sie in Anbetracht der verschiedenen Vorbehandlung der Versuchsobjekte und der verschiedenen Reizstärke, die angewendet wurde, erwarten konnte. Selbstverständlich steht es jedem Untersucher frei, seine Versuche so anzuordnen, wie es ihm beliebt. Nichts liegt mir also ferner, als zu erwarten, dass Pfeffer bei seinen Originaluntersuchungen meiner Versuchsanordnung auch nur einmal getreulich folge. Wenn er aber genau dieselben Versuchsresultate zu erhalten wünscht oder zu erhalten erwartet wie ich, dann muss man allerdings verlangen, dass er auch genau dieselben Versuche anstellt wie ich, vor allem die Objekte ebenso vorbehandelt und gleich starke Reize wählt. Dies hat, wie schon erwähnt, Pfeffer nicht in einem einzigen Fall getan. Nicht eine einzige Keimpflanze von *Albizzia*[7]) hat er untersucht, nicht ein einzigesmal hat er so schwache Reize angewendet wie ich (schwächer als 10kerzige Kohlenfadenlampe), sondern gewöhnlich zwei 25kerzige Tantallampen, also einen mehr als 5mal so starken Lichtreiz. Einmal, wie es scheint (a. a. O. S. 332), ist er auf die Hälfte dieser Reizgröße heruntergegangen, hat sich also auch bei diesem Versuch eines mindestens $2^1/_2$mal stärkeren Lichtreizes bedient als ich.

Die Vergleichung unserer Versuchsergebnisse hat folgendes ergeben: Pfeffer's Versuche haben in allen grundsätzlichen Punkten das Ergebnis der meinigen lediglich bestätigt. Die hervorgetretenen Differenzen sind durchweg quantitativer Natur und als solche bei der Verschiedenheit der Vorbehandlung der Versuchsobjekte und der quantitativen Verschiedenheit der angewandten Reize so selbst-

6) Vgl. die Anmerkung S. 245 in meiner Arbeit von 1905.

7) Dagegen hat er einmal mit einer Keimpflanze von *Phaseolus* operiert. Bei seinen Versuchen an *Phaseolus* ist er aber ohnehin (auch bei Nichtkeimpflanzen) zu Resultaten gelangt, die die meinigen an *Albizzia* erzielten durchaus bestätigen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verständlich, dass ihr Nichtauftreten nicht zu verstehen gewesen wäre. Will man quantitativ genau dieselben Resultate erhalten wie ich, so muss man sich derselben Reizgrößen bedienen und seine Objekte ebenso vorbehandeln, wie ich es getan habe. Nur dann, dann aber auch gewiss, wird man absolut identische Resultate und wird Kurven erhalten, die ebenso vieles ebenso deutlich zeigen wie die meinigen.

Aus seinen, wie wir gesehen haben, nur quantitativ von den meinigen verschiedenen Versuchsergebnissen hat nun Pfeffer allgemeine Schlüsse gezogen, die, wie er zu glauben scheint, ganz erheblich von denjenigen abweichen, die ich aus den meinigen gezogen habe. Aber auch in diesem Punkt befindet er sich im Irrtum und bestätigt lediglich meine theoretischen Schlüsse, wie er meine Versuchsergebnisse bestätigt hat. Der Anschein, als bekämpfe er meine Ansichten, entsteht in diesem Falle dadurch, dass er Ansichten als die meinigen wiedergibt, die ich nie geäußert habe und nie für diskutabel gehalten haben würde. So spricht er an zwei Stellen (S. 331, 335) davon, dass meiner Ansicht nach „die Tagesbewegungen keine photonastischen Reizerfolge sein sollen", oder stellt es so dar (S. 426), als ob ich mich gegen die aitiogene Entstehung der Schlafbewegungen schlechthin ausgesprochen hätte. Ich wäre neugierig, die Stelle aus irgendeiner meiner Arbeiten kennen zu lernen, aus der man das Recht ableiten könnte, mir diese Ansicht zuzuschreiben. Auch erneute sorgfältige Durchnahme meiner Ausführungen hat mich nichts finden lassen, was solch eine Annahme erklärlich machen würde. Ich glaube, meine wirkliche Auffassung geht mit absoluter Klarheit aus folgendem Ausspruche meiner Arbeit von 1905 (S. 252) hervor: „Denken wir uns bei den betreffenden Pflanzen nun diese Disposition [die erbliche Komponente des 12 : 12stündigen Rhythmus] 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 [12 : 12stündigen] Rhythmik unter die natürlichen Bedingungen, so werden sie sich ohne diese Disposition genau ebenso verhalten wie mit derselben."

Gerade aus dieser praktischen Bedeutungslosigkeit jener Disposition gegenüber der von mir niemals geleugneten Wirkung der Originalreize, Pfeffer's „photonastischen Reizerfolgen", also gegenüber der „aitiogenen Entstehung" der Bewegungen unter natürlichen Bedingungen, folgerte ich, dass jene erbliche Disposition nicht durch Zuchtwahl entstanden sein könnte, und habe diesen Gedanken dann noch ausführlich gegen Weismann in meiner Schrift: Beweise für die Vererbung erwor-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bener Eigenschaften[8]) ausgeführt. Wie weit ich entfernt bin, die „photonastischen Reizerfolge" zu leugnen, ersieht man ferner aus meiner Besprechung meiner Kurven II, III und V in meiner Arbeit von 1905, S. 245—248, wo ich dem Spiel und Gegenspiel zwischen den photonastischen Reizerfolgen und den Manifestationen der erblichen Disposition so ausführlich nachgegangen bin. In Wirklichkeit bekämpft habe ich dagegen die Auffassung Pfeffer's, „dass die nyktinastischen Nachwirkungen verhältnismäßig schnell ausklingen, dass sie also nicht erblich geworden sind, obgleich sie unter dem Einfluss des Tageswechsels in einer gewaltigen Zahl aufeinanderfolgender Generationen in demselben Rhythmus wiederholt wurden"[9]). Meiner Ansicht nach sind vielmehr jene in einer gewaltigen Zahl aufeinanderfolgender Generationen in demselben Rhythmus wirkenden Reize und die durch sie verursachten Erregungen nicht spurlos an den Keimprodukten der betreffenden Organismen vorübergegangen, sie haben vielmehr dort erbliche Engramme zurückgelassen, die „erbliche Disposition, die Schlafbewegungen in einer 24stündigen Periode auszuführen, auch wenn keinerlei Originalreize je in dieser Periodizität auf das Individuum eingewirkt haben" (a. a. O. 1905, S. 251). Unter welchen Bedingungen diese Disposition manifest wird und dass sie nicht zutage tritt, wenn man Pflanzen von der Keimung an in dauernder Helligkeit oder Dunkelheit belässt, habe ich am gleichen Orte (S. 244), sowie in der Mneme (1. Aufl. 1904, S. 95) erwähnt und in der letzterwähnten Publikation bereits ausgesprochen, dass zur Ekphorie dieses Engramms, d. h. damit jene ererbte Disposition zur Manifestation gelange, eine besondere Konstellation gehöre, nämlich periodische Beleuchtungsreize, die aber in einem beliebigen ganz anderen Rhythmus erfolgen können. Ich sollte denken, meine wirkliche Meinung läge klar genug zutage, und will dies hier nicht weiter durch Zitate beweisen. Ein jeder, der die diesbezüglichen Stellen meiner Arbeiten liest, wird mir darin recht geben und Weismann z. B., der im Gegensatz zu mir jene Disposition auf Zuchtwahl zurückzuführen versucht, hat doch meine Meinung ganz richtig verstanden, wenn er mein Endresultat dahin zusammenfasst, „dass in der Tat hier der altgewohnte natürliche Beleuchtungsturnus sich der Pflanze erblich eingeprägt hat"[10]).

Wie stellt sich nun Pfeffer zu dieser von mir aufgefundenen und in ihrer eigentümlichen Manifestationsweise möglichst genau präzisierten Disposition?

---

8) Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie. 4. Jahrg., 1. Heft, Febr. 1907.

9) W. Pfeffer. Pflanzenphysiologie. II. Bd., 1904, S. 491.

10) W. Weismann. Semon's Mneme und die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Rassenbiologie. 3. Jahrg. 1906, S. 15.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In seiner neuesten Arbeit lesen wir (S. 357) von *Phaseolus*: „Demgemäß kommen der Pflanze die Eigenschaft und das Bestreben zu, die selbstregulatorisch dirigierten Nachschwingungen in einem dem Tagesrhythmus entsprechenden Turnus zu bringen.“ S. 360: „Im allgemeinen wird man diese Erfolge als eine Resultante ansehen können, die sich aus dem Zusammenwirken der photonastischen Reizwirkungen und dem real bestehenden Bestreben nach einen 12 : 12stündigen Bewegungstempo ergibt.“ (Ähnliches wird S. 389 von *Impatiens* gesagt.) Auf S. 425: „Denn unter diesen Umständen macht sich gewöhnlich in etwas eine 12 : 12stündige Bewegungsrhythmik bemerklich, was offenbar durch das innere Streben nach dieser Rhythmik in Verbindung mit verwickelten Verhältnissen bedingt ist, auf die S. 360 hingewiesen wurde. Endlich S. 471: Vermöge der inneren Eigenschaften besteht bei den Blättern von *Phaseolus* und auch bei manchen anderen Objekten das Bestreben, annähernd in einen 12 : 12stündigen Bewegungsrhythmus überzugehen etc.“

Aus diesen Proben ersieht man, dass auch in dieser Frage jetzt zwischen Pfeffer und mir eine erfreuliche Übereinstimmung herrscht, und dass diese von mir aufgefundene Disposition, oder wie Pfeffer es abwechselnd ausdrückt: Eigenschaft, innere Eigenschaft, Bestreben, inneres Bestreben, Tendenz, von ihm anstandslos angenommen wird. Wenn Pfeffer in seiner Einleitung S. 260 schreibt: „Dagegen scheint aber Semon, wie später gezeigt werden soll, nicht die Erblichkeit der tagesrhythmischen Bewegungstätigkeit, sondern nur der bezüglichen paratonischen Reaktionsfähigkeit im Auge zu haben, über deren reale Existenz nie Zweifel bestanden haben und bestehen konnten“, so habe ich darauf folgendes zu erwidern. Unter dem, was ich als ererbten Bestandteil der Tagesperiode angesehen habe, habe ich stets jene „erbliche Disposition“ oder Tendenz verstanden, „die Schlafbewegungen in einer 24stündigen Periode auszuführen, auch wenn keinerlei Originalreize je in dieser Periodizität auf das Individuum eingewirkt haben“, oder, wie Pfeffer sich ausdrückt, „das Bestreben, annähernd in einen 12 : 12stündigen Bewegungsrhythmus überzugehen“.

Meint Pfeffer mit der eben erwähnten bezüglichen paratonischen Reaktionsfähigkeit, „über deren reale Existenz nie Zweifel bestanden haben und bestehen konnten“, diese ganz besondere innere Eigenschaft oder Disposition, so haben über sie nur deshalb nie Zweifel bestanden, weil sie eben unbekannt war und man sie weder in den Spezialuntersuchungen Pfeffer's noch an irgendeiner Stelle seines großen Handbuchs der Pflanzenphysiologie mit einem Wort erwähnt finden wird. Zu ihrer Auffindung war eben die Untersuchung der Pflanzen nicht bloß mit 12 : 12stündigem Beleuchtungswechsel oder mit konstanten Beleuchtungsverhältnissen nötig, wie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sie früher geübt wurde, sondern mit fremdartigen Rhythmen, 6 : 6 oder 24 : 24stündigem Beleuchtungswechsel, wie ich sie ausgeführt habe. Und dass über sie Zweifel bestehen konnten und noch können, ersieht man am besten daraus, dass Pfeffer noch jetzt versucht, ihr Vorhandensein bei *Albizzia*, wo ich sie gerade aufgefunden habe, in Zweifel zu ziehen.

Nachdem alles dieses festgestellt ist, ist das erfreuliche Ergebnis erreicht, dass sowohl zwischen den neuen Versuchsergebnissen als auch den nunmehrigen theoretischen Auffassungen Pfeffer's und den meinigen die schönste Übereinstimmung nachgewiesen ist.

Nur in einer Frage herrscht eine wirkliche Meinungsverschiedenheit. Bekanntlich dauern die Schlafbewegungen noch einige Zeit lang an, wenn man die Pflanzen in konstante Helligkeit oder konstante Dunkelheit bringt, allmählich aber hören sie auf. Pfeffer fasst nun dieses Aufhören lediglich als ein „Ausklingen" auf, in dem Sinne, wie man diesen Ausdruck in der Sinnesphysiologie zu gebrauchen pflegt, nämlich als das allmähliche Erlöschen einer Reizwirkung nach Aufhören des Reizes und bei Andauer eines reizlosen Zustandes.

Diese Auffassung ist in der Tat eine naheliegende; dennoch lässt sich nachweisen, dass sie nicht richtig ist. Denn um von einem Ausklingen reden zu dürfen, müsste man die Objekte zu allererst den betreffenden Reizeinwirkungen entziehen. Was tut man aber, wenn man sie in konstante Helle oder konstante Dunkelheit bringt? Um diese Frage zu beantworten, wollen wir zunächst solche Objekte ins Auge fassen, bei denen, wie bei den Fiederblättchen der Mimosen und Akazien, auch nach Pfeffer's Ansicht sowohl das Licht als auch die Dunkelheit als Reiz wirkt[11]). Erzeugt nun, worin ich mit Pfeffer ganz übereinstimme, eine in 12stündigem Turnus abwechselnde Reizung mit Licht und Dunkelheit eine Nachwirkung, die sich durch 12stündigen Anstoß zur Öffnung und 12stündigen Anstoß zur Schließung äußert, also wenn wir den Öffnungsanstoß mit o, den Schließungsanstoß mit s bezeichnen:

12o, 12s | 12o, 12s | 12o, 12s,

so muss eine andauernde Beleuchtung eine Nachwirkung vom Typus

12o, 12o | 12s, 12s | 12o, 12o

und eine andauernde Verdunkelung eine Nachwirkung vom Typus

12s, 12s | 12s, 12s | 12s, 12s

hervorbringen, und diese Tag für Tag neu hinzukommenden und

11) Wenn man den Reiz, wie ich es tue, als eine energetische Einwirkung besonderer Art definiert, kann man natürlich die Dunkelheit, d. h. die Abwesenheit von photischer Energie nicht im eigentlichen Sinne als Reiz bezeichnen. Sie wirkt nur als Vorbedingung für das Eintreten von Stoffwechselvorgängen im Organismus, die den eigentlichen Reiz vorstellen, der also in diesem Falle ein innerer, endogener Reiz ist. Vgl. darüber Mneme, 2. Aufl. 1908, S. 12—14.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich akkumulierenden Nachwirkungen müssen mit mathematischer Notwendigkeit allmählich die alten Nachwirkungen zurückdrängen und schließlich ganz unsichtbar machen, die teils ererbt sind, teils aus der Zeit stammen, in der das Objekt in periodisch wechselnder Beleuchtung gehalten wurde. Auch dass bei Keimpflanzen, die vom Auskeimen an in konstanter Helligkeit oder Dunkelheit gehalten werden, die also von Anfang an, noch bevor sie zur Ausführung von Schlafbewegungen befähigt sind, dieser starken einseitigen Induktion ausgesetzt werden, keine alternierenden Bewegungen auftreten, wie ich bei *Albizzia* gefunden habe, und Pfeffer später für *Phaseolus* bestätigt hat, ist nur selbstverständlich.

Etwas anders liegen die Dinge bei solchen Objekten, bei denen nach der Ansicht Pfeffer's eine photonastische Reizung nur durch Erhellung, aber nicht durch Verdunkelung ausgeübt wird. Es sind dies vor allem das Blatt von *Phaseolus* sowie der Blattstiel von *Mimosa*, während für die Blättchen von *Mimosa* auch die Verdunkelung einen sehr erheblichen Reiz bedingt. Ich will nicht untersuchen, ob die Vorstellungen, die sich Pfeffer von dem Zustandekommen der Schlafbewegungen der Blätter von *Phaseolus* und Blattstiele von *Mimosa* unter der Voraussetzung gemacht hat, dass nur die Erhellung einen Reiz bedingt, schon als endgültig bewiesene anzusehen sind, sondern will sie als solche annehmen. Es ist klar, dass auch unter diesen Voraussetzungen der photonastische Reiz der dauernden Erhellung der unaufhörlich in derselben Richtung denselben Anstoß gibt und nie den Eintritt des indifferenten Zustandes gestattet, vermöge seiner stets gleichgerichteten akkumulierenden Nachwirkungen, unbedingt allmählich die früheren alternierenden Erregungsnachwirkungen paralysieren muss.

Etwas anders wäre es in diesem Falle mit der Beobachtung der Nachwirkungen bei diesen Objekten in konstanter Dunkelheit. Einer solchen Beobachtung stehen aber wieder verschiedene Hindernisse entgegen. Nach Pfeffer's eigener Anschauung nämlich (S. 411) „dürften das Blatt von *Phaseolus* und der Blattstiel von *Mimosa* in geringem Grade auch durch Verdunkelung gereizt werden". Nun wird auch eine geringere photonastische Reizung, wenn sie kontinuierlich und einseitig immer in einer Richtung geübt wird, notwendigerweise durch Akkumulation ihrer Nachwirkungen, die früheren alternierenden Nachwirkungen beeinträchtigen oder ganz unterdrücken. Dazu kommt, dass die Pflanzen im Dunkeln nach einiger Zeit kränkeln und ihre Reaktionsfähigkeit überhaupt verlieren. „Eine solche Schädigung tritt bei den Blättern von *Phaseolus* (S. 345) und *Impatiens* (S. 388) häufig schon nach 2 Tagen ein" (Pfeffer, a. a. O., 1907, S. 434).

Einen Einwand möchte ich hier gleich entkräften. Die kontinuierliche Helligkeit oder Dunkelheit bewirkt doch bei denjenigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der hierher gehörigen Pflanzen, die autonome Bewegungen ausführen, nicht eine Unterdrückung dieser letzteren. Im Gegenteil, am Blattstiel von *Mimosa* treten nach Pfeffer autonome Bewegungen beim Aufhören der Schlafbewegungen auf und schwinden bei ihrem Wiederauftreten. Bei *Phaseolus* werden sie in letzterem Falle nur partiell ausgeschaltet. Dies Verhalten ist merkwürdig und ein Problem für sich. Da aber im allgemeinen die autonomen Bewegungen durch Licht- und Wärmereize nicht, oder doch wenigstens nicht direkt beeinflusst werden, so sind sie hier gerade im wesentlichen Punkte mit den Schlafbewegungen nicht zu vergleichen, da für sie die ungeheure synchrone und engraphische Reizwirkung nicht in Betracht kommt, die für die Schlafbewegungen in dem kontinuierlichen Lichtreiz bezw. dem durch kontinuierliche Dunkelheit bedingten Reiz liegt.

Wenn man Pflanzen, auf deren Organe sowohl die Helligkeit als auch die Dunkelheit reizbedingend wirkt, und zu deren natürlichen Lebensbedingungen ein Wechsel von Hell und von Dunkel seit ungezählten Generationen gehört hat, in kontinuierliche Helligkeit oder kontinuierliche Dunkelheit bringt, so darf man also nicht vergessen, dass man sie damit nicht in indifferente Verhältnisse bringt, in denen ihre bisherigen Erregungen ruhig „ausklingen" können, sondern unter außerordentlich starke, weil anhaltende neuartige Reizbedingungen, die, soweit die Reize auf bisher vor sich gehende Reaktionen überhaupt Einfluss haben, in hohem Grade paralysierend auf diese wirken müssen. Es kann uns auch nicht wundernehmen, dass dieser starke Eingriff ungünstig auf das Gedeihen der Pflanzen wirkt. In dem einen Punkt hatte ich in meiner Publikation von 1905 nicht Recht, dass ich den Vorgang der Einstellung der Schlafbewegungen unter konstanten Verhältnissen schlechthin als pathologischen, als eine Funktionsstörung der reizbaren Substanz bezeichnet habe. Pathologische Zustände wirken mit, und zwar nicht bloß, wenn man die Pflanzen in konstanter Dunkelheit hält, was sie bekanntlich sehr schädigt, sondern auch wenn man sie konstant beleuchtet. Meine zarten Keimpflanzen vertrugen eine kontinuierliche Beleuchtung in offensichtlicher Weise viel schlechter als abwechselnde Beleuchtung und Verdunkelung, und Pfeffer selbst teilt folgende, in gleichem Sinne zu deutende Beobachtung mit: „Übrigens scheinen die genannten Pflanzen sich im Tantallicht bei tagesperiodischen Lichtwechsel besser zu halten, als bei kontinuierlicher Beleuchtung. Eine ähnliche Beziehung scheint auch, wenigstens für einige Pflanzen, aus den Versuchen Bonnier's mit Bogenlicht hervorzugehen."

Aber das wesentliche ist, dass, wie ich oben bewiesen habe, kontinuierliche Beleuchtung unter allen Umständen mit Notwendigkeit durch allmähliche Akkumulation ihrer eigenen konstanten Nach-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wirkungen die Nachwirkungen früherer periodischer Beleuchtung, gleichviel ob ererbt oder individuell induziert, zurückdrängen muss. Aber auch das Aufhören der Nachwirkungen bei kontinuierlicher Verdunkelung darf, in Anbetracht, dass auch die Verdunkelung in allen bekannten Fällen einen Reiz bedingt, dessen Nachwirkungen sich notwendig akkumulieren müssen — ganz abgesehen von der zweifellos schädigenden Wirkung längerer Verdunkelung auf die reizbare Substanz dieser Pflanzen — unbedingt nicht als ein bloßes „Ausklingen" bezeichnet werden, von dem man nur sprechen kann, wenn man die Organismen den betreffenden Reizeinwirkungen wirklich entzieht.

Dass das Aufhören der „Nachwirkungen" der Schlafbewegungen, wie wir es beobachten, in erster Linie eine Folge akkumulierter Reizwirkungen und Reiznachwirkungen ist, das kann man unmittelbar aus Pfeffer's und meinen Versuchsergebnissen ablesen. Dabei erweist sich die Belichtung als ein stärkerer Reiz als die Verdunkelung, so dass sowohl bei Pfeffer als auch bei mir die Nachwirkungen im Dunkeln trotz der größeren Schädigungen, die mit dem Dunkelaufenthalt verbunden ist, eher länger angehalten haben als im Hellen (vgl. Pfeffer, S. 315 und 434 und meine Kurve I einerseits mit den Kurven II—V andererseits).

Da Pfeffer viel stärkere Lichtreize angewandt hat als ich, sind in seinen Versuchen die rhythmischen „Nachwirkungen" in kontinuierlicher Helligkeit auch durchschnittlich rascher unterdrückt worden als in den meinigen. Die übermächtige Wirkung seiner Beleuchtung kann man sehr deutlich aus einem Vergleich seiner Fig. 13 u. 14 ersehen. Man muss sich erinnern, dass Pfeffer gewöhnlich zwei 25kerzige Tantallampen verwendet hat (zuweilen auch vier solche Lampen), während ich immer nur mit einer Kohlenfadenlampe von weniger als 10 Kerzenstärke (vgl. meine Arbeit von 1905, S. 245, Anm.) gearbeitet hatte.

Es hat keinen Sinn, Pfeffer's und meine Kurven in Hinblick auf die Frage der Unterdrückung der Nachwirkungen noch genauer zu analysieren, da uns, als wir arbeiteten, das eigentliche Problem noch gar nicht bekannt war und wir deshalb auf das Wesentliche nicht hinreichend geachtet haben. So wird sich durch neue Versuche wahrscheinlich sehr leicht und greifbar nachweisen lassen, in welchem Verhältnis die Raschheit der Unterdrückung der rhythmischen Nachwirkungen zu der Stärke der angewendeten Dauerbeleuchtung steht. Auch auf folgendes ist zu achten. Bei Anwendung von kontinuierlicher Helligkeit nehmen die Blättchen von *Albizzia* und *Mimosa* nach Aufhören der rhythmischen „Nachwirkungen", wie dies nicht anders zu erwarten ist Tagesstellung (meine Kurven II—V, Pfeffer, Fig. 14—19), bei Anwendung kontinuierlicher Dunkelheit aber Nachstellung (meine Kurve I, Pfeffer's Fig. 20) ein. Wie aber besonders deutlich meine Kurven, in An-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

deutungen aber auch die Pfeffer'schen zeigen, wird in der Regel dabei weder die volle Tagesstellung (vgl. besonders meine Kurven III und V) noch die volle Nachtstellung (vgl. meine Kurve I) erreicht. Man sollte vielleicht das Gegenteil erwarten. Es liegt aber sehr nahe, daran zu denken, dass die unnatürlich ausgedehnte Einwirkung eines und desselben Reizes notgedrungen erschöpfend und schädigend auf die reizbare Substanz wirken muss und sie zur Erfüllung maximaler Leistung auf die Dauer unfähig machen wird. Wie es kommt, dass in einem Falle bei Pfeffer eine *Albizzia* in kontinuierlicher Dunkelheit volle Tagesstellung angenommen hat (vgl. seine Fig. 13), vermag ich nicht zu sagen. Im Pfeffer'schen Text findet dieses eigentümliche Verhalten keine Erwähnung, wie überhaupt die uns hier beschäftigenden Tatsachen von ihm nicht erörtert worden. Offenbar handelt es sich um einen besonderen Ausnahmefall. In keinem von mir beobachteten Falle nahmen die Blätter bei andauernder Verdunkelung Tagesstellung ein, doch blieben sie öfters nur dreieinviertel, ja nur halb geschlossen stehen. Wenn wir die Abnormität einer kontinuierlichen einseitigen Reizung mit in Rechnung ziehen, verhalten sich also auch in dieser Beziehung die Pflanzen, nicht als ob Nachwirkungen einfach „ausgeklungen" wären, sondern, wie es auch tatsächlich der Fall ist, als ob sie unter einer kontinuierlichen einseitigen Reizung stünden.

Von einem „Ausklingen" unter solchen Bedingungen, den Bedingungen einer fortgesetzten einseitigen Reizung dürfen wir, wie dargelegt worden ist, nicht reden. Und da wir überhaupt nicht imstande sind, indifferente, d. h. reizlose Bedingungen für diese rhythmischen Nachwirkungen herzustellen, so ist die Frage, ob sie unter wirklich indifferenten Bedingungen ausklingen würden oder nicht, an und für sich unlösbar: Dass aber, wenn man die Bedingungen nicht so einseitig gestaltet, wie Pfeffer es getan hat, sondern sie, wie es in meinen Versuchen geschehen ist, durch intermittierenden wenn auch in anderem Rhythmus erfolgenden Beleuchtungswechsel verhältnismäßig indifferent gestaltet, dass unter solchen Bedingungen die ererbten 12 : 12stündigen Rhythmen schön in Erscheinung treten und andauern, das wird durch meine Versuchsergebnisse (Kurven II—V) sowie durch Andeutungen des gleichen Verhaltens unter den ungünstigeren Versuchsbedingungen Pfeffer's bei *Phaseolus* (Fig. 26) und *Impatiens* (S. 389) bewiesen.

Ganz indifferente, reizlose Bedingungen sind für die Pflanzen in dieser Beziehung, wie gesagt, nicht zu schaffen. Ich will aber zum Schluss noch zeigen, dass die Vorbehandlung, die Pfeffer seinen Versuchsobjekten zuteil werden ließ, eine viel differentere, einseitiger induzierende gewesen ist, als ich sie bei meinen Objekten angewendet habe, und dass darauf das viel undeutlichere Resultat zurückzuführen ist, das Pfeffer im Vergleich zu mir für die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

angeborene Disposition, die Bewegungen im 12 × 12stündigen Rhythmus auszuführen, erhalten hat. Ich benutzte Keimpflanzen, die von ihrem Auskeimen an einem Beleuchtungswechsel von 6 : 6 bezw. 24 : 24 Stunden unterworfen wurden. Die dadurch induzierte Bewegungstendenz (Öffnungsanstoß o^1, Schließungsanstoß s^2) stellte sich also folgendermaßen zu der angeborenen 12 : 12stündigen: (Öffnungsanstoß o^2, Schließungsanstoß s^2):

$6o,^1$ $6s^1$	$6o^1$, $6s^1$	$6o^1$, $6s^1$	$6o^1$, $6s^1$
$12o^2$,	$12s^2$	$12o^2$,	$12s^2$

oder

$24o^1$	$24s^1$
$12o^2$, $12s^2$	$12o_2$, $12s^2$.

Pfeffer dagegen benutzte ältere Pflanzen, deren bereits vorhandene Bewegungen er, nicht wie er es auffasst, ausklingen ließ, sondern durch kräftige einseitige Reize, meist andauernde Beleuchtung aus starken Lichtquellen, unterdrückte. Die von ihm geschaffenen Bedingungen lassen sich folgendermaßen darstellen:

$12o^1$, $12o^1$	$12o^1$, $12o^1$
$12o^2$, $12s^2$	$12o^2$, $12s^2$.

Oder wenn er mit der überhaupt die Pflanze und ihre reizbare Substanz sehr schädigenden kontinuierlichen Dunkelheit arbeitete:

$12s^1$, $12s^1$	$12s^1$, $12s^1$
$12o^2$, $12s^2$	$12o^2$, $12s^2$.

Ein Vergleich dieser Zahlenreihen lehrt, wie viel stärker bei der Pfeffer'schen Versuchsanordnung der erblichen 12 : 12stündigen Bewegungstendenz entgegengearbeitet worden ist, als bei der meinigen. Dazu kommt, dass Pfeffer immer gewartet hat, bis durch seine einseitige Reizung die 12 : 12stündige Tendenz völlig unterdrückt war, während ich bei meinen Keimpflanzen mit der Registrierung stets sofort begonnen habe, sobald die ersten Öffnungs- und Schließbewegungen in hinreichender Deutlichkeit auftraten. Unter diesen Umständen ist es doch nur selbstverständlich, dass die 12 : 12stündigen alternierenden Bewegungen sich in Pfeffer's Kurven nicht annähernd so deutlich bemerklich machen konnten als in den meinigen. Dass er dennoch im Grunde zu denselben allgemeinen Resultaten gekommen ist wie ich, wurde bereits oben gezeigt. Jene 12 : 12stündige Bewegungstendenz ist eben den Pflanzen zu tief eingeprägt, um sich durch einseitige Reizung radikal unterdrücken zu lassen.

Ich schließe mit folgender kurzen Zusammenfassung. Ich habe gezeigt, dass Pfeffer's Versuche die meinigen, soweit sie sich in gleicher Richtung bewegen, lediglich bestätigt haben, wobei ihr undeutlicheres Ergebnis vorwiegend auf seine für diese Fragen ungünstigere Versuchsanordnung, besonders die verschiedene Vorbe-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

handlung der Objekte und die Anwendung stärkerer Lichtreize zurückzuführen ist.

Auch theoretisch folgt mir Pfeffer insofern in dem wesentlichsten Punkt, als er ein (natürlich ererbtes) „Bestreben nach einem 12 : 12stündigen Bewegungstempo“ für eine Anzahl von Pflanzen jetzt anerkennt.

Unrichtig sind dagegen noch seine Ansichten von dem „Ausklingen“ der Nachwirkungen. Unter den Bedingungen konstanter Helle oder konstanter Dunkelheit ist ein „Ausklingen“ dieser Nachwirkungen einfach ein Ding der Unmöglichkeit, weil unter diesen Bedingungen die Nachwirkungen durch die starke einseitige Induktion notwendigerweise unterdrückt werden müssen.

Pflanzen, deren Schlafbewegungen durch konstante Belichtung oder konstante Verdunkelung unterdrückt worden sind, stellen also auch nicht Versuchsobjekte dar, die sich in einem ausgeglichenen, indifferenten, sondern in einem höchst einseitig induzierten Zustand befinden, und ihr positives und negatives Verhalten bedarf einer genauen kritischen Berücksichtigung dieses ihres Zustandes. Sie sind ein sprechender Beleg für die Berechtigung meiner am Schlusse der Mneme ausgesprochenen Abmahnung, „die Physiologie des Organismus losgelöst von seinen und seiner Vorfahren früheren Schicksalen ergründen zu wollen“.

Über Schutzanpassung durch Ähnlichkeit.

(Schutzfärbung und Mimikry.)

Von F. Doflein.

In den Anfängen des Darwinismus glaubte man alle Farben der Tiere durch die Selektionstheorie erklären zu können. Seitdem hat man in immer zahlreicheren Fällen erkannt, dass die Farbe von Tieren mit ihren physikalischen und chemischen Existenzbedingungen wechseln kann, rein physiologisch bedingt, ohne dass ein Zusammenhang mit der Zweckmäßigkeit im Kampf ums Dasein bestünde. Für diejenigen Fälle, in denen ein solcher Zusammenhang aber kaum zu leugnen ist, für die Schutzfärbung und Mimikry, haben selbst Gegner der Allgültigkeit der natürlichen Zuchtwahl ihre Wirksamkeit zugegeben. Und viele Gegner der Selektionslehre wussten sich über die Schwierigkeit, welche diese Tatsachen ihnen boten, nicht anders wegzuhelfen, als indem sie die Richtigkeit der Beobachtungen anzweifelten. Nun sind aber Schutzfärbung und Mimikry empirisch festgestellte Tatsachen, deren Richtigkeit nur vom grünen Tisch aus angezweifelt werden kann. Wer in der freien Natur Tiere beobachtet hat, musste sich von der oft verblüffenden Ähnlichkeit zwischen Tieren und Färbungen oder Gegenständen ihrer Umgebung überzeugen. Und ebenso kann es

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wilhelm Ostwald. Prinzipien der Chemie.

Eine Einleitung in alle chemischen Lehrbücher. Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. Kl. 8°, XVI + 540 S., .907.

Indem ich mit Vergnügen melden kann, dass das vor einem Jahr hier (Bd. 27, S. 286) besprochene Werk Ostwald's bereits in zweiter Auflage erschienen ist, möchte ich die Aufmerksamkeit dieses Leserkreises auch auf das neueste Buch Ostwald's lenken, dessen Titel oben angegeben ist.

Allerdings fordert die diesmalige Gabe eine nicht unerhebliche Mitarbeit seitens des Lesers, doch ist dieser durch das frühere Werk ganz gut dazu vorbereitet und welcher, selbst Vielbeschäftigte, wird sich nicht gerne zu einer solchen Mitarbeit entschließen, wenn er erfährt, dass es sich in diesem Buche um nichts Geringeres als um den ersten Versuch einer Darstellung der Chemie in Gestalt eines rationellen, wissenschaftlichen Systems ohne Bezugnahme auf die Eigenschaften individueller Stoffe handelt. Mit anderen Worten: das Buch ist eine allgemeine Chemie im ursprünglichen Sinne des Wortes. Und der Nutzen, den der Biologe daraus für die Ausgestaltung seiner allgemeinen Biologie ziehen kann ist mannigfaltig. — Und eine allgemeine Biologie besitzt ja jeder, obwohl es bis jetzt nur wenige versucht haben sie niederzuschreiben.

Einzelheiten gebe ich nicht, denn wenn der Verfasser für diese „Einleitung" nicht weniger als 35 — wenn auch kleine — Druckbogen gebraucht hat, was können davon etwa ebensoviel Zeilen Inhaltsangabe wiedergeben? Auch von der sonst vielfach brauchbaren Mitteilung der Kapitelüberschriften möchte ich absehen, da es sich ja hier nicht um Umgestaltung eines bekannten Lehrstoffes, vielmehr um Neuerschaffung eines solchen handelt.

Doch möchte ich es nicht verschweigen, dass nicht wenig davon, was Ostwald in diesem Buche vertritt, selbst von den fortschrittlichsten Chemikern (den „physikalischen") nicht geteilt wird. Insbesondere das schon vor einigen Jahren begonnene unbarmherzige Entkleiden der Chemie von den hypothetischen Bildern der wirbelnden und tanzenden Atome und Moleküle hat verschiedentlich offenen Widerspruch und noch vielmehr passive Resistenz hervorgerufen. Diesbezüglich ein allgemeines Urteil abzugeben steht mir nicht ob, doch erscheint es mir so, dass für die Darstellung der chemischen Seite der Lebensvorgänge die Ostwald'sche hypothesenfreie Darstellungsweise unbedingt zu bevorzugen ist.

Aristides Kanitz.

Berichtigung.

In meinem in Nr. 7 des Centralblattes veröffentlichten Aufsatz: Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? sind leider zwei sinnstörende Druckfehler stehen geblieben. S. 237, Z. 36 von oben muss es statt 12o, 12o | 12s, 12s | 12o, 12o heißen: 12o, 12o | 12o, 12o | 12o, 12o. Und S. 242, Z. 5 von oben muss es statt Schließungsanstoß s^2 heißen: Schließungsanstoß s^1.

München, 6. Mai 1908. **Richard Semon.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 28

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

Artikel/Article: Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche EindruÌˆcke hinterlassen? 225-243