

komponente der Membran des Blutkörperchens, die Koeppe bereits vermutet hatte, direkt in die verwandte Lecithinkomponente übergehen. Im Laufe der Zeit werden auch die Trypanosomen vom Lecithin gelöst. Ratten, die mit einer derartigen, 24 Stunden alten Lösung behandelt wurden, konnten aber in keiner Weise immunisiert werden, noch war man imstande, therapeutisch den Krankheitsverlauf irgendwie zu beeinflussen. Dasselbe gilt von der Hühnerspirochätose. Nach Bassenge (Deutsche med. Wochenschr. 1908) kommen dem Lecithin auch bakteriolytische Eigenschaften zu, und man kann sogar auf diese Weise ein¹² für manche Bakterien zur Immunisierung brauchbares Toxin gewinnen.

Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen.

Von W. Pfeffer.

Zwar ist der Standpunkt unserer Kenntnisse bis zum Jahre 1903 in meiner Physiologie¹⁾ zusammengefasst, doch dürfte es zweckmäßig sein, hier, speziell in bezug auf die Entstehung der Schlafbewegungen, die fundamentalen Punkte zu kennzeichnen, um an der Hand dieser darzutun, wie wenig berechtigt die Polemik ist, die Semon meiner Auffassung dieses Problems und speziell meiner neuesten Publikation²⁾ über diesen Gegenstand in dieser Zeitschrift (1908, Bd. XXVIII, p. 225) angedeihen ließ.

Zunächst sei hervorgehoben, dass in erster Linie festgestellt werden musste, ob die Schlafbewegungen durch den Wechsel der Außenbedingungen veranlasst werden, der sich täglich in rhythmischer Wiederholung abwickelt, oder ob sie auf einer erblich überkommenen, rhythmischen Bewegungstätigkeit beruhen, die sich auch bei voller Konstanz der Außenbedingungen abspielt und nötigenfalls durch den täglichen Wechsel der Beleuchtung u. s. w. zeitlich reguliert wird. Die Erfahrungen, dass diese tagesrhythmischen Bewegungen auch dann eine gewisse Zeit anhalten, wenn die Pflanze unter konstanten Außenbedingungen gehalten wird, machen es begreiflich, dass zunächst viele, ja wohl die Mehrzahl der Forscher der zuletzt erwähnten Auffassung zuneigte³⁾. Dieses Fortdauern der Bewegungen beruht indes, wie ich im Jahre

1) Pfeffer, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. II (1904), p. 476. Die für uns in Betracht kommenden prinzipiellen Punkte sind in gleichem Sinne in meiner Schrift, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane 1875, dargelegt.

2) Pfeffer, Untersuch. ü. d. Entstehung d. Schlafbewegungen der Blattorgane 1907 (Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. 30). Diese und die beiden in der vorigen Anmerkung zitierten Publikationen werden fernerhin bei Zitaten durch die Angabe des Publikationsjahres gekennzeichnet.

3) Näheres findet man bei Pfeffer, l. c. 1875, p. 30, 163, sowie in Kürze auch in der in Anm. 2 zitierten Schrift p. 259.

1875 zeigte, auf Nachwirkungen (Nachschwingungen), die bei Konstanz der Beleuchtung und der anderen Außenfaktoren allmählich an Amplitude abnehmen und gewöhnlich schon nach einigen Tagen ausgeklungen sind. Bei der Pflanze, der nunmehr die Schlafbewegungen abgehen, können diese aber jederzeit durch den normalen oder durch einen künstlichen tagesrhythmischen Beleuchtungswechsel wieder hervorgerufen werden. Gleichzeitig wurde auch dargetan, dass es sich bei den Schlafbewegungen nicht etwa um eine zeitliche Regulation der autonomen Bewegungen handelt, die eben dadurch ausgezeichnet sind, dass sie durch eine selbstregulatorische Tätigkeit, also bei voller Konstanz der Außenbedingungen, fort-dauern, die aber nicht bei allen schlafaktiven Pflanzen vorhanden sind und welche bei allen untersuchten Pflanzen sich in einen sehr viel kürzeren Rhythmus abspielen (1875, p. 153; 1907, p. 455).

Nach diesen empirisch ermittelten Resultaten — die, beiläufig bemerkt, bei meinen erneuten Untersuchungen (1907) in prinzipieller Hinsicht volle Bestätigung fanden — sind demgemäß die tagesrhythmischen Schlafbewegungen Bewegungsreaktionen, die durch den täglichen rhythmischen Wechsel der Außenbedingungen ausgelöst werden, und zwar reagieren viele Organe, insbesondere auch viele Laubblätter, am stärksten auf Beleuchtungswechsel, andere Organe, z. B. gewisse Blüten, vorwiegend auf Temperaturwechsel. Dieses photonastische und thermonastische Reaktionsvermögen⁴⁾, das vielfach in einem geringeren oder in einem verschwindend geringen Maße bei vielen (physiologisch dorsiventralen) Organen gefunden wird, ist eben bei den schlafaktiven Pflanzen in einem besonders hohen Grade ausgebildet⁵⁾. Ebenso kennzeichnen die Nachschwingungen eine besonders ansehnliche Ausbildung einer regulatorischen Tätigkeit, deren Erfolg sich sowohl bei Organismen als auch bei geeigneten selbstregulatorisch arbeitenden Mechanismen darin kundgibt, dass der Übergang in einen neuen Gleichgewichtszustand, sowie die Wiederherstellung des durch einen Eingriff gestörten Gleichgewichtszustandes mit allmählich ausklingenden Oszillationen verknüpft ist⁶⁾. Da aber die Ausgiebigkeit dieser Oszillationen von den Eigenschaften des Objekts, sowie von den obwaltenden Verhältnissen abhängt, so ist es begreiflich, dass derartige Oszillationen nicht überall deutlich hervortreten und oft kaum oder nicht bemerklich sind. Übrigens gibt es auch zur Schlafaktivität befähigte Organe, bei denen die Nachschwingungen nicht ansehnlich

4) Mit photonastisch u. s. w. soll nur gekennzeichnet werden, dass eine diffuse (homogene) Wirkung des Lichts etc. vorliegt, während die Reizerfolge durch einseitige Wirkung des Lichts etc. als Phototropismus etc. bezeichnet werden. Pfeffer, l. c. 1904, p. 356.

5) Vgl. Pfeffer, l. c. 1904, p. 476.

6) Pfeffer, l. c. 1904, p. 366, 491, 596; l. c. 1907, p. 439.

oder sogar so gering sind, dass sie der gewöhnlichen Beobachtung entgehen.

In jedem Falle aber sind die Nachschwingungen, eben weil sie bei Konstanz der Außenbedingungen ausklingen, in letzter Instanz (gleichviel in welcher Weise), ebensogut wie die Schlafbewegungen, durch den äußeren Anstoß veranlasst. Ein Zusammenhang mit den Schlafbewegungen gibt sich auch darin kund, dass die Phasen der Nachschwingungen ebenfalls um 12 Stunden verschoben sind, wenn eine gleiche Verschiebung der vorausgegangenen Schlafbewegungen dadurch herbeigeführt worden war, dass die Pflanze während der Nacht beleuchtet und am Tage verdunkelt wurde (Pfeffer 1907, p. 436 etc.). Da aber die Nachschwingungen ein äußerlich sichtbar werdendes Zeichen von verwickelten physiologischen Prozessen sind, deren Verlauf und Erfolg, ebensogut wie bei den zunächst angeregten Reizprozessen, durch die Eigenschaften des Objekts reguliert und bestimmt werden, so kann Übereinstimmung zwischen dem Rhythmus der primären Reizerfolge und dem der Nachschwingungen nicht generell gefordert werden. Ja es ist sogar möglich, dass Ausgleichoszillationen auch dann auftreten, wenn durch die ausgeübte Reizwirkung speziell eine deutliche (primäre) Bewegungsreaktion nicht ausgelöst worden war (Pfeffer 1907, p. 439, 440).

Aus den mitgeteilten Erfahrungen über die Abhängigkeit von der Außenwelt musste und muss notwendigerweise gefolgert werden, dass die Schlafbewegungen, somit auch die Nachschwingungen, nicht auf einer erblich überkommenen Bewegungstätigkeit beruhen, wie es bei den autonomen Bewegungen der Fall ist, sondern dass sie durch die rhythmische Wiederholung von (photonastischen oder thermonastischen) Reizanstößen zustande kommen (Pfeffer 1875, p. 37, 42; 1904, Bd. II, p. 491). Damit diese Außenwirkungen aber den besagten Erfolg haben, muss natürlich das Objekt mit den zureichenden Eigenschaften, also mit einem entsprechenden Reaktionsvermögen (inkl. Bewegungsfähigkeit) ausgestattet sein, das ihm vermöge seiner Abstammung, also als erblich überkommene Mitgift innewohnt.

Diese generellen und fundamentalen Schlussfolgerungen setzen keine nähere Kenntnis des Reizprozesses und der Vermittlung der Aktion voraus, und es ist deshalb wohl möglich, dass in bezug auf diese Verhältnisse (wie das auch bei vielen anderen Kategorien von Reizvorgängen vorkommt) bei verschiedenen Pflanzen und Organen erhebliche Differenzen bestehen. Solche wurden bereits in meinen ersten Untersuchungen (1875) z. B. in Hinsicht auf die spezifische Sensibilität, die Reaktionszeit, die Vermittlung der Aktion aufgedeckt, und meine neuen Studien (1907) haben noch weitere spezifische Eigenheiten konstatiert.

Da aber die Schlafbewegungen durch (aitionastische) Reizprozesse zustande kommen, so ist eine korrekte kausale Interpretation nur möglich, wenn allen Prinzipien Rechnung getragen wird, die bei Auslösungsvorgängen in Betracht kommen⁷⁾. So ist vor allen Dingen zu beachten, dass der äußere Anstoß nur auslösend wirkt, dass also die Eigenschaften des Objekts darüber entscheiden, ob überhaupt bei einem bestimmten Anstoß eine Reaktion eintritt und wie sich diese in formaler, zeitlicher etc. Hinsicht gestaltet. Durch diese Eigenschaften kann es z. B. auch bedingt sein, dass infolge einer rhythmischen Reizung bei dem einen Objekte immer derselbe Bewegungsrhythmus herauskommt, wenn auch das Tempo des Reizanstoßes verändert wird, während sich bei einem anderen Objekte der ausgelöste Bewegungsrhythmus mit dem Tempo des Reizanstoßes ändert. Letzteres wird z. B. der Fall sein, wenn bei intermittierender, einseitiger Beleuchtung eines Keimstengels eine periodische Bewegung deshalb entsteht, weil die ausgelöste heliotropische Einkrümmung (sofern die Dunkelperiode genügend ausgedehnt wird) immer wieder durch die geotropische und autotropische Gegenwirkung teilweise oder ganz ausgeglichen wird (Pfeffer 1904, Bd. II, p. 248). Denn innerhalb der zulässigen Grenzen muss der sich als Resultante aus diesen antagonistischen Prozessen ergebende Rhythmus schon dann sich ändern, wenn, bei gleichbleibender Lichtintensität, das Tempo der intermittierenden Beleuchtung modifiziert wird, und außerdem lässt sich die Schnelligkeit der heliotropischen Reaktion durch die Veränderung der Lichtintensität modifizieren. Dagegen werden z. B. die Senkung und die Wiedererhebung eines gegebenen Blattstiels von *Mimosa pudica* annähernd in demselben Tempo ausgeführt, gleichviel ob die Reaktion durch einen einzelnen Stoß ausgelöst wird oder durch Induktionsschläge, die (bei schneller Aufeinanderfolge) in einem längeren oder kürzeren Rhythmus angewandt werden. Der Blattstiel von *Mimosa* bietet zugleich ein Beispiel dafür, dass sich diejenigen Oszillationen, die mit der Wiederherstellung der gestörten Gleichgewichtslage verknüpft sind, in einem anderen Rhythmus abspielen können als die primäre Reizreaktion.

Es schien mir geboten, diese generellen Grundzüge in bezug

7) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. I, p. 9ff., Bd. II, p. 358 ff. Bereits in den Periodischen Bewegungen (1875, p. 120) habe ich die durch den Licht- oder Temperaturwechsel veranlassten Reaktionen in prinzipieller Hinsicht als Auslösungsvorgänge angesprochen. Es geschah das also zu einer Zeit, in welcher die Auffassung dieser Probleme noch nicht geklärt war und man in der Pflanzenphysiologie geneigt war, derartige Reaktionen als möglichst unmittelbare Erfolge der Wirkung des Lichts, der Wärme etc. anzusehen. Siehe hierüber Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, p. 368 und Die Reizbarkeit der Pflanzen, 1893, p. 10 (Sep. a. Verh. d. Gesellsch. deutsch. Naturforscher u. Ärzte zu Nürnberg).

auf Reizvorgänge hervorzuheben, weil dieselben von Semon nicht gebührend berücksichtigt wurden, wie seine⁸⁾ Forderung zeigt, es müsse gelingen, durch einen in anderem Tempo erfolgenden Beleuchtungswechsel die zeitlichen Perioden zu ändern, und nach einiger Zeit auch entsprechend veränderte Nachwirkungen zu erzielen, wenn meine Auffassung über die Entstehung der Schlafbewegungen richtig sei. Er erklärte sich deshalb gegen meine Auffassung, weil er fand, dass bei den Blättchen von *Acacia lophantha* die abwechselnd 6 (oder 24) Stunden beleuchtet und verdunkelt wurden, trotz der photonastischen Wirkungen, die tagesperiodischen Bewegungen hervortraten, die dann noch ungetrübter fortgesetzt wurden, als die in der besagten Weise vorbehandelten Pflanzen in konstante Beleuchtung oder Finsternis kamen.

Tatsächlich steht aber ein solches Verhalten, gleichviel ob es sich bei einigen oder bei allen Pflanzen findet, durchaus nicht in Widerspruch mit den von mir festgestellten Fundamenten, die ganz generell nur aussagen, dass die Schlafbewegungen durch den rhythmischen Wechsel von Beleuchtung oder Temperatur ausgelöst werden, und die innerhalb dieses Rahmens in prinzipieller Hinsicht jede beliebige allgemeine oder spezielle Eigentümlichkeit des Reizprozesses, des Verlaufs der Reaktion u. s. w. zulassen. Ebensogut wie die Tatsache, dass einseitige Beleuchtung, nach Maßgabe der Eigenschaften des Organismus, eine heliotropische Krümmung hervorruft, nicht verschoben wird, wenn sich herausstellt, dass die Reaktionsprozesse im näheren eine große Mannigfaltigkeit von spezifischen Eigentümlichkeiten bieten, so bleibt auch die Tatsache, dass der Beleuchtungs- oder der Temperaturwechsel die Schlafbewegungen veranlassen, unverrückt bestehen, wenn die ausgelösten Reizprozesse u. s. w. eine noch so große Mannigfaltigkeit aufzuweisen haben. Natürlich muss die auf weiter und weiter gehende Aufklärung abzielende Forschung in diesem wie in allen Fällen dahin streben, die uns entgegnetretenden komplexen Vorgänge in die maßgebenden Faktoren zu zergliedern und demgemäß auch zunächst das spezifische Reaktionsvermögen festzustellen, das ja selbst wieder eine komplexe Größe ist (vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, p. 4).

Bei den ausgedehnten Untersuchungen, die meinen, im Jahre 1875 publizierten „Periodischen Bewegungen“ zugrunde liegen, musste ich schon mit Rücksicht auf die sonst unüberwindbare Arbeitslast zunächst darauf bedacht sein, die noch unsicheren fundamentalen Punkte, u. a. auch in bezug auf die Entstehung der

8) Semon, Biolog. Centralbl. 1905, Bd. XXV, p. 242. Diese, sowie die beiden anderen für uns in Betracht kommenden Publikationen Semon's in Die Mneme, 1904, p. 95 und im Biol. Centralbl. 1908, Bd. XXVIII, p. 225 werden fernerhin bei Zitaten durch Angabe der Jahreszahl gekennzeichnet.

Schlafbewegungen, aufzuklären. Zu diesem Zwecke genügte ein vergleichendes Studium über das Verhalten der Pflanzen bei Konstanz der Außenbedingungen (Beleuchtung, Temperatur etc.) und bei tagesperiodischem Wechsel der (natürlichen oder künstlichen) Beleuchtung oder der Temperatur. Die Frage, ob und inwieweit sich durch einen anderen Beleuchtungssturnus auch eine andere Bewegungsperiodizität hervorrufen lässt, und wie, falls solches zutrifft, der Rhythmus der Nachwirkungsbewegungen sich gestaltet, wurde gar nicht geprüft⁹⁾. Die Möglichkeit, dass den schlafartigen

9) In bezug auf das photonastische Reaktionsvermögen ergab sich schon bei meinen ersten Untersuchungen (1875, p. 43, vgl. auch 1907, p. 322), dass die Amplitude und die zeitliche Dauer der durch eine Helligkeitsabnahme ausgelösten Bewegungsreaktion mit der Intensität des Anstoßes und anderen Umständen in ziemlich weiten Grenzen veränderlich sind. Jedoch beobachtete ich bei plötzlicher voller Verdunkelung der zuvor in kontinuierlicher Beleuchtung gehaltenen *Acacia lophantha*, dass sich der ausgelöste Hin- und Hergang ziemlich langsam, nämlich in 13–18 Stunden abspielte, dass aber die sich anschließenden Nachwirkungsbewegungen annähernd im Tagestempo ausgeführt wurden (1875, p. 43, 44, Taf. I B. Vgl. auch 1907, p. 335, 491). Übrigens wird auch von den Nachschwingungen der normalen Schlafbewegungen nur annähernd das Tagestempo eingehalten (1875, p. 51; 1907, p. 436), und es ist mit Sicherheit zu erwarten, dass sich der Rhythmus der Nachschwingungen durch äußere Bedingungen etc., ebensogut wie bei den autonomen Bewegungen, in gewissen Grenzen modifizieren lässt (vgl. 1907, p. 424, 436; Pfeffer, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. II, p. 394; Hosseus, Über d. Beeinflussung d. autonomen Bewegungen durch äußere Faktoren 1903).

Der Ausspruch, dass sich die Nachschwingungen nach den tatsächlich ausgeführten Bewegungen richten (1875, p. 45, 172), bezieht sich zunächst auf die normalen Schlafbewegungen, die aber schon eine komplizierte Resultante sind. Meine spezielle Annahme, dass die Schlafbewegungen des primären Blattstiels von *Mimosa pudica* aus der infolge der tagesperiodischen Lichtwirkung angestrebten Bewegung und der mit der Lage der Blätter veränderlichen Lastwirkung resultieren, hat sich als irrig herausgestellt (1907, p. 384), und somit ist auch der Schluss hinfällig, dass sich in diesem Falle die Nachschwingungen nach der in der supponierten Weise erzielten Resultante richten. Immerhin kann man, wenn man durchaus will, aus dem Wortlaut in den „Periodischen Bewegungen“, der übrigens nach der damaligen Lage der Sache beurteilt werden muss, allenfalls herauslesen, dass nach meiner Ansicht allgemein für das Tempo der Nachschwingungen das Tempo der vorausgegangenen Bewegungen maßgebend sei. In einem solchen generellen Sinne habe ich das sicher nie angenommen, und bestimmt weiß ich, dass ich bei der Ausarbeitung der Physiologie mit Absicht in dieser Frage eine bestimmte Äußerung unterließ, weil ich mir voll bewusst war, dass sich bei der Kompliziertheit des Problems nur empirisch entscheiden lässt, was realiter zutrifft. Aus denselben Erwägungen habe ich auch in der Physiologie nicht weiter die Frage behandelt, ob sich bei den schlafartigen Pflanzen (natürlich in gewissen Grenzen) durch einen entsprechenden Beleuchtungsrhythmus ganz glatt ein anderer als der tagesperiodische Bewegungsrhythmus erzielen lässt, obgleich speziell für die Blüten von *Crocus* bereits bekannt war, dass man durch einen abgekürzten Temperaturwechsel in ausgesprochener Weise einen kürzeren Bewegungsrhythmus hervorrufen kann. Aber auch wenn ich in bezug auf die Beziehungen zwischen dem Tempo der Schlafbewegungen und der Nachwirkungsbewegungen eine irrigere Auffassung vertreten hätte, so würde das, wie im Text betont ist, für die fundamentale Frage über die Entstehungsursache der Schlaf-

Organen ein Reaktionsvermögen zukommt, vermöge dessen sie während eines andersartigen Beleuchtungsrhythmus und ferner bei den Nachschwingungen eine tagesperiodische Bewegungstätigkeit anstreben oder erreichen, habe ich nie bestritten, auch habe ich neuerdings (1907) in diesem Punkte keinen prinzipiellen Widerspruch gegen Semon erhoben. Vielmehr habe ich die Existenz eines solchen, durch die Eigenschaften der Pflanze bedingten Strebens in evidenter Weise für die Blätter von *Phaseolus* festgestellt (1907, p. 357, 424, 441) und somit Semon's Auffassung für einen konkreten Fall bestätigt. Die prinzipielle Auffassung wird aber doch nicht dadurch verschoben, dass ich in einem Einzelfall, nämlich bei den Blättchen von *Acacia lophantha*, nicht eine so ausgesprochene tagesperiodische Tendenz konstatieren konnte, wie sie von Semon bei diesem Objekte angegeben wird (Weiteres über diesen Spezialfall folgt später).

Ob eine solche tagesperiodische Reaktionstendenz allen schlaf-tätigen Pflanzen zukommt, ist eine noch offene Frage. Nur so viel ist schon nach den bisherigen empirischen Erfahrungen gewiss, dass diese Tendenz in einem spezifisch verschiedenem Grade ausgebildet sein kann (Pfeffer 1907, p. 441). Dasselbe gilt, wie schon p. 390 erwähnt wurde, auch für die Nachwirkungsbewegungen, für die auch noch zu entscheiden ist, ob in allen Fällen durch die interne Regulation ein tagesperiodisches Tempo erzielt wird, oder ob es auch Objekte gibt, bei denen ein anderer Rhythmus eintritt, wenn die Pflanze zuvor, unter dem Einfluss eines andersartigen Beleuchtungswechsels photonastische oder thermonastische Bewegungen in einem anderen als tagesperiodischen Rhythmus ausführte (vgl. Pfeffer 1907, p. 440). Aus der Tatsache, dass das Blatt von *Phaseolus* bei einem 18:18stündigen Beleuchtungswechsel in vollendeter Weise einen 36stündigen Bewegungsrhythmus einhält, nach der Überführung in konstante Beleuchtung aber bald zu tagesperiodischen Nachwirkungsbewegungen übergeht, kann nicht gefolgert werden, dass sich alle Pflanzen analog verhalten (Pfeffer 1907, p. 441).

Welcher Art aber auch die näheren und besonderen Eigentümlichkeiten des Reaktionsvermögens u. s. w. sein mögen, so ist doch die Tatsache, dass die Schlafbewegungen, sowie die Nachschwingungen dieser bei Konstanz der Beleuchtung, der Temperatur, überhaupt der Außenbedingungen ausklingen und schwinden, ein vollgültiger Beweis dafür, dass die tagesperiodische Bewegungs-

bewegungen ohne Belang sein. Übrigens ist bereits in den „Periodischen Bewegungen“ das Zusammenwirken zwischen den Nachwirkungsbewegungen und den photonastischen oder thermonastischen Reaktionen in prinzipieller Hinsicht korrekt behandelt worden (1875, p. 69 etc.; 1904, p. 501). Da es aber bei unseren prinzipiellen Erörterungen auf Einzelheiten und Nebensachen nicht ankommt, beschränke ich mich auf diese kurzen Andeutungen.

tätigkeit, sowie die von dieser abhängigen Nachwirkungsbewegungen nicht erblich sind¹⁰⁾ (wie das bei der rhythmischen autonomen Bewegungstätigkeit der Fall ist), sondern durch die Reizwirkung äußerer Faktoren (Lichtwechsel oder Temperaturwechsel) ausgelöst werden. Dieses Schwinden der Schlafbewegungen und deren Nachschwingungen bei konstanter Beleuchtung scheint als ein normaler Vorgang neuerdings auch von Semon¹¹⁾ anerkannt zu werden, der früher (1905, p. 249) auch das Ausklingen bei konstanter Beleuchtung als einen pathologischen Vorgang erklärte, obgleich die schon damals vorliegenden Erfahrungen diesen Schluss nicht erlaubten. Denn letztere zeigten, dass das Ausklingen sowohl in künstlicher, als auch, jenseits des Polarkreises, in natürlicher Dauerbeleuchtung bei Pflanzen eintritt, die gesund und vollkommen normal reaktionsfähig sind (Pfeffer 1907, p. 331).

Auf Grund der Annahme, der Stillstand der Nachwirkungsbewegungen sei durch einen pathologischen Zustand verursacht, musste man aber doch wohl schließen, dass nach Semon's Auffassung (1905) die Nachschwingungen ohne die Herbeiführung eines solchen pathologischen Zustandes nicht zum Stillstand kommen, also unbegrenzt fort dauern würden. Weil mir nun außerdem aus Semon's Darstellung nicht klar wurde, ob er wirklich dieser Ansicht sei, oder ob er, wie es nach anderen Stellen schien, zur dauernden Unterhaltung der Bewegung eine zeitweise Wirkung des Beleuchtungswechsels nötig erachte, so musste ich (1907, p. 333) unentschieden lassen, wie sich Semon eigentlich die Sache vorstellt. Ich würde auch heute noch darüber in Zweifel sein, wenn Semon nicht inzwischen (1908, p. 239) seine frühere Ansicht über das pathologische Zustandekommen des Aufhörens der Nachschwingungen aufgegeben hätte. Sofern aber Semon zugibt, dass die Schlafbewegungen durch den Lichtwechsel (oder Temperaturwechsel) hervorgerufen werden, so stimmt seine Ansicht in dem Hauptpunkt, wie ich schon früher (1907, p. 333) hervorhob, in prinzipieller Hinsicht mit der von mir vertretenen Auffassung überein, die freilich von Semon als irrig erklärt wurde und wohl auch noch wird (vgl. p. 393). Übrigens muss man auch außerdem nach den neuesten Erörterungen (1908, p. 234) vermuten, dass Semon die Schlafbewegungen als photonastische Reizerfolge anerkennt. Wenn das zutrifft, dann würde sich also Semon tatsächlich in der Hauptsache derjenigen generellen Auffassung über die Entstehung der Schlafbewegungen angeschlossen haben, die ich bereits im

10) Pfeffer, l. c. 1875, p. 36, 42, 172; l. c. 1904, Bd. II, p. 479, 491.

11) Semon, l. c. 1908, p. 239 sagt freilich nur, dass er früher mit Unrecht das Einstellen der Schlafbewegungen unter konstanten Verhältnissen als pathologischen Vorgang angesehen habe.

Jahre 1875 vertrat und deren Berechtigung auch heute noch feststeht¹²⁾).

Dass es sich aber bei der Erforschung der Ursachen der Schlafbewegungen zunächst um die fundamentale Frage handelt, ob eine autogene Tätigkeit (d. h. eine selbstregulatorische Tätigkeit bei Konstanz der Außenbedingungen), oder ein aitiogener Reizvorgang vorliegt und dass dann des weiteren das Streben dahin gehen muss, im näheren die vielleicht in spezifisch verschiedener Art vermittelten Reiz- und Reaktionsvorgänge aufzuklären, wurde bereits (p. 389) betont. Ebenso ist schon (p. 393) hervorgehoben, dass es zu diesen näheren Aufklärungen in dem besagten Rahmen auch gehört, ob, wofür Semon zuerst eingetreten ist, gewissen Pflanzen als erbliche Eigenschaft eine Disposition zukommt, vermöge der die ausgelöste Bewegungstätigkeit eine tagesperiodische Periodizität anstrebt. Da aber diese besondere Disposition zur Erzielung der Schlafbewegungen auch nach Semon (1908, p. 234) nicht notwendig ist, so kommt ihr gar nicht eine generelle, fundamentale Bedeutung zu (vgl. Pfeffer 1907, p. 442).

Da in allen Fällen der Komplex der gegebenen, also der vermöge der Abstammung als erbliche Mitgift überkommenen Eigenschaften darüber entscheidet, ob und wie ein Organismus (oder ein Organ) unter den jeweils bestehenden Bedingungen auf einen Anstoß reagiert, so ist es auch selbstverständlich, dass ein photonastisch reagierendes Objekt mit den zureichenden Eigenschaften (Reaktionsfähigkeiten, Dispositionen) ausgestattet ist¹³⁾. Es ist deshalb nicht nötig, in jedem Einzelfalle diese zu den physiologischen Elementen gehörenden Beziehungen hervorzuheben, und das um so weniger, als ja tatsächlich zunächst nur die erzielte Reaktion das Indizium ist, auf Grund dessen wir dem Objekte eine bestimmte, spezifische Eigenschaft (Disposition, Reaktionsfähigkeit) zuschreiben. In solchem Sinne ist natürlich auch stets die ent-

12) Wenn Semon (1908, p. 233, 236, 242) sagt, dass ich jetzt in allen wesentlichen Punkten mit ihm übereinstimme, so ist dieser Ausspruch, sofern er sich auf die Disposition zu tagesperiodischer Reaktion bezieht, deshalb nicht richtig, weil ich die Existenz dieser Disposition prinzipiell nie bestritten habe (vgl. p. 395). Falls sich aber dieser Ausspruch Semon's auch auf die generelle Frage über die Entstehung der Schlafbewegungen beziehen sollte, so ist er in dieser Richtung deshalb unrichtig, weil ich meine Auffassung seit 1875 nicht geändert habe und nicht zu ändern brauchte und demgemäß in diesem Punkte Übereinstimmung nur dann besteht, wenn sich Semon meiner Auffassung angeschlossen hat.

13) Naturgemäß habe ich die Sache nur in diesem generellen Sinne als selbstverständlich aufgefasst, wie z. B. auch aus meiner letzten Arbeit 1907, p. 334 zu ersehen ist, wo sich aus dem Wortlaut unzweifelhaft ergibt, dass sich „selbstverständlich“ nicht auf die Existenz einer Disposition zu tagesrhythmischer Schwingung bezieht. Ich gebe aber zu, dass der Wortlaut in der vorläufigen Hinweisung in der Einleitung (1907, p. 260) mangelhaft ist und dass es begreiflich ist, wenn Semon (1908, p. 326), bei alleiniger Berücksichtigung dieser Stelle, „selbstverständlich“ auf die spezielle Disposition zu tagesrhythmischer Bewegungstätigkeit bezogen hat.

sprechende Reaktionsfähigkeit (Disposition) als erbliche Mitgift bei meinen Untersuchungen vorausgesetzt, bei denen u. a. der Nachweis geführt wurde, dass die bezüglichen Pflanzen auf den tagesrhythmischen Beleuchtungs- oder Temperaturwechsel derart reagieren, dass die normalen Schlafbewegungen zustande kommen, die demgemäß typische (aitiogene) Reaktionserfolge sind und eben nicht auf einer erblichen (autogen regulierten) rhythmischen Bewegungstätigkeit beruhen.

Es ist mir in der Tat unverständlich, wie Semon (Mneme 1904, p. 95) sagen kann, dass es sich bei den Schlafbewegungen „um ererbte Dispositionen und nicht, wie Pfeffer gemeint hat, um individuell erworbene handelt“, da ich doch selbstverständlich die den photonastischen u. s. w. Reaktionen zugrunde liegenden Eigenschaften als auf erblich überkommenen Qualitäten beruhend angenommen habe und annehmen musste. Ebenso ist es mir unverständlich, dass Semon, der tatsächlich die Erbllichkeit von Dispositionen im Auge hat, die infolge des Außenanstoßes (Lichtwechsels) zu einer tagesperiodischen Bewegungstätigkeit führen¹⁴⁾, mir gegenüber für die Erbllichkeit der erst durch die Auslösung in Tätigkeit tretenden, tagesrhythmischen Bewegungs- und Nachschwingungstätigkeit eintritt. Da Semon neuerdings¹⁵⁾ bestätigt, dass er meine Ansicht, nach der eben diese Bewegungstätigkeiten nicht erblich sind, bekämpft habe, so dürfte er wohl auch jetzt noch die Erbllichkeit der tagesrhythmischen Bewegungstätigkeit annehmen, die er andererseits aber als aitionastische (photonastische) Reizerfolge anzusehen scheint (1908, p. 234). Sofern aber Semon etwa behaupten wollte, dass die Schlafbewegungstätigkeit (nebst Nachschwingungen) erblich ist, obgleich sie ohne entsprechende Reizanstöße, also bei Konstanz der Außenbedingungen, schwindet und dann nicht mehr in wahrnehmbarer Weise besteht, so würde er mit demselben Rechte auch behaupten können, dass die heliotropische Bewegungstätigkeit erblich ist, obgleich sie realiter nur bei einer heliotropischen Reizung in Erscheinung tritt, oder dass dem Pendel eine inhärente Schwingungstätigkeit zukommt, weil eine solche durch Anstöße erzielt werden kann¹⁶⁾.

14) Es wird dies von Semon in der letzten Publikation (1908, p. 236) ausdrücklich hervorgehoben.

15) Semon, 1908, p. 235. Da in dem wörtlichen Zitate aus meiner Physiologie (II. Aufl., Bd. II, p. 491) „nyktinastische Nachwirkungen“ steht, so sei hier betont, dass im Zusammenhang mit dem ganzen Text kein Zweifel bestehen kann, dass mit diesem Ausdruck nur die realisierten Nachwirkungsbewegungen gemeint sind.

16) Der Vergleich mit einem Pendel ist natürlich nur bildlich zu nehmen. Wenn man aber etwa an dem direkten mechanischen Impuls als Bewegungsursache Anstoß nimmt, so kann man ja leicht ein Pendel konstruieren, bei dem die rhythmischen Anstöße durch Auslösung veranlasst werden. Das würde z. B. erreicht sein, wenn man die Ausdehnung eines Metallstabes durch rhythmische Temperatur-

Wie bei allen physiologischen Studien müssen wir auch bei dem Studium der Schlafbewegungen die erblich überkommenen Eigenschaften als gegeben hinnehmen, und es ist eine andere, zu meist nicht exakt lösbare Frage, wie diese Eigenschaften bei der Entstehung und Umbildung der Art entstanden sind. Es würde also auch an unserer Auffassung der Schlafbewegungen bei den derzeit gegebenen Organismen nichts geändert werden, wenn die fortgesetzte Inanspruchnahme durch die tagesrhythmische Reizwirkung, bzw. Bewegungstätigkeit die erbliche Fixierung einer tagesrhythmischen Bewegungsdisposition zur Folge gehabt haben sollte. Dass ich nicht zu denen gehöre, welche die erbliche Fixierung von somatischen Vorgängen für unmöglich halten, mag beiläufig bemerkt sein (vgl. meine Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. II, p. 243).

Wir wollen nunmehr zu den theoretischen Erörterungen übergehen, die Sem on erst in der jüngsten Publikation (1908, p. 237—243) anstellte. Nach diesen soll das Schwinden der Nachwirkungsbewegungen durch die Gegenwirkungen von Reizungseffekten bewirkt werden, die durch Licht sowie durch Lichtmangel, auch bei konstanter Beleuchtung und Finsternis, ausgeübt werden. Demgemäß könne man gar nicht wissen, wie sich die Sache in einem indifferenten, d. h. reizlosen Zustand abspielen würde. Wenn in diesem Gedankengang Sem on verlangt, dass deshalb, weil das normale Aufhören der Nachwirkungsbewegungen durch Hemmungen bedingt werde, nicht von Ausklingen die Rede sein könne, so hat er wohl nicht beachtet, dass man dann auch bei einem Pendel nicht von Ausklingen der Schwingungen reden dürfte. Denn das Ausklingen ist auch bei dem Pendel durch Hemmungen (Widerstände) bedingt, bei deren absolutem Fehlen bekanntlich die Schwingungen unbegrenzt fort dauern würden. Ich wüsste ohnehin nicht, warum man nicht berechtigt sein soll, „Ausklingen“ in dem üblichen generellen Sinne (unabhängig von der Ursache) zur Kennzeichnung eines allmählichen Schwindens und demgemäß auch für die Nachwirkungsbewegungen der Schlafbewegungen zu verwenden, die man ebenso, zur Kennzeichnung des tatsächlichen Geschehens, ohne jedes Bedenken als Nachschwingungen bezeichnen kann.

Da aber doch nur der wirkliche Organismus und die diesem zukommenden Eigenheiten und Eigenschaften Gegenstand des Studiums sein können, und da ein Lebewesen in einem indifferenten

schwankungen dazu benutzt, in periodischer Wiederholung den Strom eines galvanischen Elementes zu schließen, der dann also in demselben Rhythmus durch elektromagnetische Wirkung einen mechanischen Impuls auf das eiserne Pendel ausüben würde. — Die im Text besprochenen Fragen sind übrigens in demselben Sinne auch in meiner Arbeit „Untersuchungen über die Schlafbewegungen 1907“, p. 330 ff., behandelt worden.

(reizlosen) Zustand undenkbar und nicht existenzfähig ist, so hat die Frage nach dem Verhalten in einem solchen indifferenten Zustand überhaupt keine Bedeutung. Tatsächlich ist eben ein jeder Organismus ein mit einer Summe von spezifischen Eigenschaften ausgestattetes, vielseitig reaktionsfähiges, selbstregulatorisch arbeitendes Wesen, das vermöge seiner Eigenschaften (inkl. Reaktionsfähigkeiten) auf die Annahme und die Erhaltung eines den jeweiligen inneren und äußeren Bedingungen entsprechenden Zustandes (Gleichgewichtszustandes)¹⁷⁾ hinarbeitet, ein Wesen, das demgemäß durch die Störung dieses Gleichgewichtszustandes im allgemeinen zu Reaktionen und Tätigkeiten veranlasst wird, welche die Ausgleichung der Störung, also die Wiederherstellung des Gleichgewichtszustandes erstreben¹⁸⁾. Das macht sich u. a. darin geltend, dass (ebenso wie andere Organe) auch ein Blatt, natürlich nur sofern es noch aktionsfähig ist, in die alte Lage zurückkehrt, wenn es in den zulässigen Grenzen, z. B. durch Ausbiegen oder durch eine geotropische Reaktion, aus derselben abgelenkt wurde.

Die auf die Herstellung und die Erhaltung der jeweiligen Gleichgewichtslage hinarbeitenden Prozesse setzen sich in jedem Falle aus einem Komplex von näheren und ferneren Faktoren zusammen. So ist bei diesen Vorgängen, auch in den Blättern, derjenige Komplex von Prozessen beteiligt, dessen uns entgegretende Aktionsresultante wir als Autotropismus bezeichnen, und häufig spielen z. B. die geotropische und heliotropische Orientierung eine mehr oder minder hervorragende Rolle. Außer durch die Modifikation der tropistischen und anderweitigen Reizanstöße, kann also z. B. auch durch die Veränderung der Temperatur, der Lichtintensität, überhaupt der diffusen (also nicht tropistisch wirkenden) Außenbedingungen eine Verschiebung der Gleichgewichtslage veranlasst werden. So hat die Überführung in einen anderen konstanten Temperatur- oder Beleuchtungsgrad bei vielen (physiologisch dorsiventralen) Objekten eine geringe oder auch eine ansehnliche Veränderung der Gleichgewichtslage zur Folge. Aber auch ohne eine bleibende Lageänderung können bei Versetzung in eine andere konstante Temperatur, Beleuchtung etc. geringe oder ansehnliche transitorische Ablenkungen (Bewegungen) veranlasst werden, indem mit dem Übergang auf den den neuen, konstanten Verhältnissen entsprechenden Zustand die Auslösung von Bewegungsvorgängen verknüpft ist¹⁹⁾.

17) Dass jeder Gleichgewichtszustand auch als ein bestimmter Reizzustand bezeichnet werden kann, ist in meiner Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, p. 15 erläutert.

18) Siehe z. B. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, p. 56, 596; Bd. I, p. 25.

19) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphys., II. Aufl., Bd. II, p. 385, 476, 546, 596, 686.

Wie auf solche Weise und durch die mit den angedeuteten Verhältnissen zusammenhängenden Prozesse die aitonastischen Reaktionen und Bewegungsvorgänge, also auch die Schlafbewegungen vermittelt und ausgeführt werden, ist im Zusammenhang in meiner Physiologie²⁰⁾ dargestellt. In dieser und an anderen Stellen ist ebenfalls erläutert, dass und warum sich die Gleichgewichtslage der Laub- und Blütenblätter, sowie anderer Organe, auch bei vollster Konstanz der Außenbedingungen, durch Veränderung von Innenfaktoren, verschieben kann. Es ist deshalb merkwürdig, dass Semon (1908, p. 241) angibt, die Tatsache, dass Blätter in konstanter Beleuchtung und Dunkelheit eine verschiedene Lage annehmen, sei von mir nicht erwähnt und beachtet, während doch die ganze Behandlung des Problems der Schlafbewegungen mit dieser Frage verknüpft ist. Zudem ist auch von mir speziell der Lagenänderungen gedacht, welche die Blättchen von *Albizzia lophantha*, des Versuchsobjekts Semon's, sowie die Blättchen von *Mimosa pudica* und *Spegazzinii* bei Konstanz der Beleuchtung und der Dunkelheit sowie mit dem Älterwerden ausführen²¹⁾. In der Tat ist es lange bekannt und leicht zu sehen, dass bei dauerndem Aufenthalt im Dunklen die Blättchen der jungen Blätter von *Albizzia* und in einem noch höheren Grade die von *Mimosa*, eine mehr oder minder zusammengefaltete, die der älteren Blättchen aber eine mehr oder minder der Tagstellung genäherte oder auch eine ganz ausgebreitete Gleichgewichtslage annehmen.

Bei richtiger Würdigung des Gesagten ist einleuchtend, dass bei Konstanz der Beleuchtung oder Verdunkelung (auch bei Konstanz der Temperatur) nicht, wie Semon²²⁾ will, besondere Reizanstöße und Bewegungsbestrebungen entwickelt werden, welche speziell den Nachwirkungsbewegungen entgegenarbeiten und diese zum Stillstand bringen. Denn tatsächlich werden Bewegungsreaktionen nur bei dem Übergang in den neuen stationären Gleichgewichtszustand oder wie man auch

20) Pfeffer, l. c., p. 476. Vgl. auch Pfeffer, l. c. 1907, p. 405.

21) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 49; Entstehung der Schlafbewegungen 1907, p. 310, 316, 337.

22) Semon, l. c. 1908, p. 237, 243 u. s. w. Ich nehme an, dass mit einseitiger Reizung gemeint ist, dass die Wirkung speziell gegen die Nachschwingungen gerichtet ist, dass also nicht eine spezifische tropistische Reizung damit gekennzeichnet sein soll. — Es wird hier natürlich vorausgesetzt, dass auch die inneren Faktoren konstant bleiben, denn wenn in diesen eine Änderung eintritt, so kann dadurch ein Außenfaktor, trotz seiner vollen Konstanz, zu spezifischen Reizungen nutzbar gemacht werden. So wird z. B. das Auftreten der heliotropischen Sensibilität im Entwicklungsgang zur Folge haben, dass jetzt eine Krümmung gegen eine Lichtquelle eintritt, die bis dahin keine heliotropische Reizung erzielte. Aber auch die innere Verschiebung der Ansprüche an Temperatur oder an andere diffuse Bedingungen kann zu Reizeffekten führen. Siehe Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, p. 161, 388, 596.

sagen kann, beim Übergang in den neuen stationären Reizzustand²³⁾ ausgelöst, der eben dadurch ausgezeichnet ist, dass in ihm (d. h. durch ihn) kein rhythmisches Krümmungsbestreben entwickelt wird, dass also das Organ stabil in seiner Lage verharret, sofern nicht Bewegungen durch anderweitige Ursachen hervorgezerrufen werden. Es liegen hier in prinzipieller Hinsicht Verhältnisse vor, die wir uns etwa an einem Metallthermometer versinnlichen können. Bei diesem wird durch jede Erhöhung und Erniedrigung der Temperatur eine Krümmungsbewegung verursacht, wodurch es in die dem konstanten Temperaturgrad entsprechende stationäre Gleichgewichtslage übergeht, in der es so lang verharret, als die Temperatur konstant ist und in die es unter dieser Bedingung nach einer Ablenkung zurückkehrt (bezw. zurückzukehren strebt), gleichviel wie die Ablenkung bewirkt wurde und ob sie im Sinne des Steigens oder Fallens des Thermometers gerichtet war.

Bei objektiver Abwägung der Verhältnisse stellt sich also die Ansicht Semon's, für welche dieser auch anderweitige Argumente nicht beigebracht hat, als unzulässig heraus. Wenn Semon (1908, p. 240) darauf hinweist, dass (was zumeist, aber nicht generell zutrifft) die Blätter im Dauerlicht eine der Tagstellung, in der Dunkelheit eine der Nachtstellung genäherte Lage annehmen, so zeigt das doch nur, dass (analog wie bei dem Metallthermometer bei Temperaturänderung) die Gleichgewichtslage bei Konstanz der Beleuchtung und Verdunkelung (bezw. bei Konstanz eines verschiedenen Temperaturgrades) eine verschiedene ist, aber es folgt daraus nicht, dass durch die konstante Beleuchtung oder Verdunkelung (bezw. durch die konstante Temperatur) besondere, auf Bewegung hinarbeitende Reizanstöße entwickelt werden. Falls, wie es scheint, die Nachschwingungen im Dauerlicht etwas schneller ausklingen als im Dunkeln, so kann das schon dadurch verursacht sein, dass bei gewöhnlicher Beleuchtung, wie es häufig der Fall sein wird, eine heliotropische Orientierungswirkung und damit durch das Hinzutreten eines weiteren energetischen Faktors, die Herstellung der Ruhelage beschleunigt wird (vgl. Pfeffer 1907, p. 315; Semon 1908, p. 240). Übrigens können auch andere Momente im Spiele sein, da Amplitude und Dauer der Nachschwingungen jedenfalls von dem jeweiligen Zustand des Organismus abhängig sind, der sich mit den Außenbedingungen, also auch mit der Beleuchtung, der Temperatur u. s. w. je nach den Umständen wenig, oder auch erheblich ändert. Eine Zustandsänderung, die zumeist eine Reduktion der Nachschwingungen herbeiführen dürfte, ist wahrscheinlich mit jedem pathologischen Zustand, also auch mit einem solchen verknüpft, der durch schädigende Beleuchtungsverhältnisse

23) Siehe diese Arbeit p. 400 Anm. 17.

verursacht wird. Aber daraus folgt nicht, dass die Nachschwingungen auch in der gesunden und normal reaktionsfähigen Pflanze durch die Dauerbeleuchtungen gehemmt werden (vgl. Pfeffer 1907, p. 434; Semon 1908, p. 239).

Natürlich kann durch ein Bewegungsstreben, gleichviel welcher Art es ist und wie es veranlasst wird, ein merklicher Erfolg nur unter Überwindung der Widerstände erzielt werden, die in dem Organismus nicht nur durch die rein mechanischen Eigenschaften der Masse, sondern auch durch die physiologischen Tätigkeiten und Reaktionen verursacht werden, zu denen u. a. auch diejenigen gehören, welche durch eine Ablenkung aus der den übrigen Verhältnissen entsprechenden Gleichgewichtslage erweckt werden. Diese Widerstände kommen ebensogut für die Nachschwingungen in Betracht wie für jeden anderen Bewegungsvorgang, und da sich der Erfolg zunächst aus den angedeuteten, an sich komplexen Faktoren ergibt, so kann man auch speziell die ausklingenden Nachwirkungsbewegungen, wie es bereits von mir in den Periodischen Bewegungen (1875, p. 121) geschah, ganz allgemein als Resultante aus dem konstanten (regulatorischen) Streben nach Gleichgewichtslage und dem Erfolgen des erhaltenen Anstoßes ansprechen. Da aber ein jeder physiologischer Vorgang ein komplizierter Prozess ist, da ferner durch die spezifische Auslösung und Inanspruchnahme, sowie durch die gegenseitigen Beeinflussungen, der Zustand (die Stimmung) des Organismus, also auch seine sensorischen und motorischen Befähigungen und Leistungen modifiziert werden können²⁴⁾, so kann man nicht behaupten und erwarten, dass bei demselben Objekte die dem Bewegungsstreben entgegentretenden physiologischen Gegenreaktionen und Widerstände bei jeder Art von Reizung in quantitativer oder doch in qualitativer Hinsicht übereinstimmen. Indes liegt keine einzige Erfahrung vor, die darauf hinwiese, dass in der Pflanze gerade den tagesperiodischen Nachschwingungen mit besonderen Mitteln und mit ganz besonderer Energie entgegengearbeitet wird.

So lange aber die realisierte Bewegung das einzige Zeugnis für die Existenz eines autogenen oder aitiogenen Reizanstoßes ist, vermögen wir auch nicht mit aller Strenge nachzuweisen, ob da, wo die Bewegung aufhört auch der zugrunde liegende Auslösungsvorgang (sensorischer Prozess) endlich ganz schwindet. Das gilt demgemäß ebenso für die tagesperiodischen Nachschwingungen, obgleich in diesem Falle die Wahrscheinlichkeit dafür spricht, dass die internen Vorgänge, durch welche die tagesrhythmische Nach-

24) Vgl. z. B. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, p. 16; Bd. II, p. 361, 609, 616. Über die Ausschaltung von autonomen Bewegungen durch die Schlafbewegungstätigkeit siehe Pfeffer, Entstehung der Schlafbewegungen 1907, p. 455.

schwingungstätigkeit veranlasst und reguliert wird²⁵), schließlich ganz ausklingen. Denn gerade das allmähliche Schwinden lässt darauf schließen, dass bei diesem Vorgang, der doch ein aitiogener Reizerfolg ist, auch die internen, rhythmischen Prozesse endlich ganz aufhören. In analoger Weise wird man aus der allmählichen Abnahme der durch einen Anstoß hervorgerufenen Nachschwingungen eines Pendels auf ein endliches, völliges Ausklingen auch dann schließen, wenn dieses selbst innerhalb der Beobachtungszeit nicht erreicht wird. Ebenso wird man doch deshalb, weil die durch die heliotropische Wirkung einer intermittierenden Beleuchtung erzielte rhythmische Bewegungstätigkeit (p. 392) mit Nachschwingungen ausklingt, nicht behaupten, dass eine diesen Nachschwingungen zugrunde liegende rhythmische Tätigkeit dem Organismus als erblich überkommener Bestandteil zukommt.

Will man aber, entgegen aller Wahrscheinlichkeit, die Existenz einer erblichen rhythmischen Tätigkeit z. B. für die Nachschwingungen der Tagesperiode dadurch retten, dass man die Vorgänge in das Unkontrollierbare verlegt, so könnte man sich etwa darauf berufen, dass die Realisierung der Bewegungsreaktion auch dann unterbleibt, wenn die nötige Verkettung in den sensorischen oder zwischen den sensorischen und motorischen Prozessen an irgendeiner Stelle unterbrochen ist, und dass wahrscheinlich derartige Ausschaltungen im Organismus eine weit größere Rolle spielen, als wir zurzeit wissen²⁶). Ein absolut zwingender Beweis gegen eine solche Voraussetzung wird nicht so leicht, ja vielleicht gar nicht zu führen sein, weil man zur Rettung der Idee immer wieder andersartige Kombinationen ersinnen kann, wenn einmal eine bestimmt formulierte Theorie durch empirische Erfahrungen unmöglich gemacht wird.

Allerdings spricht in Wirklichkeit nichts dafür, dass das allmähliche Ausklingen und Schwinden der tagesperiodischen Bewegungen auf einer derartigen Ausschaltung in der Reizungs- und Reaktionskette beruht, dass also in Wirklichkeit die diese Bewegungen veranlassenden inneren, tagesrhythmischen Prozesse bei konstanten Außenbedingungen unbegrenzt anhalten. Hiergegen kann man u. a. anführen, dass das Ausklingen ebenso eintritt, wenn bei dem Übergang in konstante Verhältnisse die Außenbedingungen eine verhältnismäßig leichte, also nicht eine derartige Änderung erfahren,

25) Die Nachschwingungen werden ebenso durch innere, sich in rhythmischer Wiederholung abspielende Prozesse (Reizanstöße) veranlasst, wie die autonomen Bewegungen, bei denen aber diese Anstöße nicht ausklingen, sondern selbstregulatorisch dauernd fortgesetzt werden. Vgl. über autonome Bewegungen Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, p. 10; Bd. II, p. 388; Entstehung der Schlafbewegungen 1907, p. 458.

26) Siehe z. B. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, p. 358, sowie die Anm. 24 zitierte Literatur.

wie sie doch wohl zur Erzielung einer tiefer einschneidenden inneren Änderung erforderlich erscheint. Denn wenn man z. B. die Schlafbewegungen durch mäßige Temperaturschwankungen, oder, bei der dauernd im Licht verbleibenden Pflanze, durch mäßige Lichtschwankungen hervorruft, so befinden sich die Objekte ununterbrochen in guten Existenzbedingungen und erfahren eine geringere Variation der Außenbedingungen, als sie ihnen normalerweise in der Natur, auch schon während der Beleuchtungszeit am Tage, begegnet.

Durch solche oder andersartige Interpretationen wird aber nichts an der Tatsache geändert, dass die Realisierung der Schlafbewegungen, auf die sich korrekterweise zunächst allein meine Schlussfolgerungen (p. 391, 397) beziehen, nicht durch eine inhärente (erbliche) Tätigkeit, sondern durch photonastische oder thermonastische Reaktionen erzielt wird. Das ergibt sich unzweifelhaft aus den vergleichenden Studien über das Verhalten der Pflanzen bei Konstanz und bei Veränderung der in Frage kommenden Faktoren, also bei einer Methodik, die seit Beginn der exakten Forschung in allen Zweigen der Naturwissenschaften zur Entscheidung der Frage angewandt wurde, ob ein Vorgang in einem lebendigen oder toten Objekte von der Veränderung in der Außenwelt abhängig oder unabhängig ist und die zu diesem Zwecke zweifellos auch fernerhin stets angewandt werden muss.

Diese Methodik ist ja eben deshalb geboten, weil dann, wenn die Bedingungen nicht konstant sind, es fraglich bleibt, ob ein in Erscheinung tretender Vorgang von der Veränderung in der Umgebung in irgendeiner Weise abhängig ist. Wenn man aber aus der Tatsache, dass tagesperiodische Bewegungen durch einen rhythmischen Wechsel der Beleuchtung bei einer Pflanze erweckt werden, der dieselben bei Konstanz der Außenbedingungen abgehen, schließt, dass diese Bewegungstätigkeit inhärent (erblich) ist, so begeht man im Prinzip denselben Fehler, wie dann, wenn man aus der Tatsache, dass ein Pendel durch von außen kommende Anstöße in Schwingungen versetzt wird, folgert, dass ihm die Schwingungstätigkeit als inhärente Eigenschaft zukommt. So gut wir aber wissen, dass ein ruhendes Pendel durch geeignete Anstöße in Bewegung kommen muss, ist es auch gewiss, dass u. a. der Wechsel von Beleuchtung oder Temperatur nicht spurlos an einer Pflanze vorübergehen kann, die erfahrungsgemäß auf einen solchen Wechsel mit einer photonastischen oder thermonastischen Bewegungsreaktion antwortet. Semon (1908, p. 241) befindet sich also im Irrtum, wenn er meint, die Pflanzen befänden sich z. B. bei einem 6:6- oder 12:12stündigen Beleuchtungswechsel, gegenüber dem Aufenthalt in konstanter Beleuchtung, in verhältnismäßig indifferenten Bedingungen, und die Frage, ob die Schlafbewegungen erblich seien,

müsse durch das Verhalten bei rhythmischen Wechsel der Beleuchtung entschieden werden.

Das Verhalten bei Modifikation eines Außenfaktors ist aber die gebotene und stets benutzte Methode um die Abhängigkeit eines Geschehens von einer Außenbedingung festzustellen und näher zu verfolgen. In diesem Sinne ist demgemäß speziell auch die Anwendung eines verschiedenartigen Rhythmus der Beleuchtung oder der Temperatur imstande, in mancherlei Hinsicht Aufschluss zu geben. So wird u. a. die Frage, ob schlafbefähigte Pflanzen vermöge ihrer Eigenschaften einen tagesperiodischen Verlauf der aktivierten Bewegungen anstreben, unter Umständen nur auf dem angedeuteten Wege lösbar sein. Das wird der Fall sein, wenn verfolgbare Nachschwingungen fehlen, bei deren Vorhandensein die fragliche Disposition wohl im allgemeinen auch in den Nachschwingungen und dann in diesen zumeist ungetrübter hervortreten dürfte, weil bei Konstanz der Außenbedingungen die paratonischen Reaktionserfolge des Beleuchtungs- oder Temperaturwechsels wegfallen.

Da es für die allgemeine Auffassung unwesentlich ist, wenn über einzelne Objekte und Punkte im speziellen keine volle Übereinstimmung besteht (vgl. p. 395), so wollen wir auch nur möglichst kurz auf einige Differenzen eingehen, welche in bezug auf die Blättchen von *Albizia (Acacia) lophantha* zwischen Semon und mir vorliegen. Diese Differenzen laufen in der Hauptsache darauf hinaus, dass nach Semon den schlaf tätigen Blättchen dieser Pflanze eine sehr ausgesprochene Disposition zukommt, die Bewegungen in einen tagesperiodischen Rhythmus zu lenken, während ich gerade bei diesen Blättchen eine derartige ausgesprochene Disposition vermisste.

Semon (1905, p. 243) stellte seine Hauptversuche mit Keimpflänzchen der *Acacia lophantha* an, die bei intermittierender Beleuchtung einer elektrischen zehnerkerzigen Kohlenfadenlampe in der Weise kultiviert wurden, dass sie abwechselnd 6 oder 24 Stunden in das Licht und in das Dunkle kamen. Unter diesen Umständen beobachtete unser Autor bei diesen Blättchen ein deutliches Hervortreten von tagesperiodischen Bewegungen, und zwar in der Art, dass diese während des besagten Beleuchtungswechsels nur mäßig durch die paratonischen Wirkungen alteriert wurden und dann, ohne diese Störungen, noch einige Zeit mit nachlassender Amplitude anhielten, wenn die Pflanzen weiterhin in konstanter Verdunkelung oder Beleuchtung gehalten wurden.

Diese Beobachtungsergebnisse würden in der Tat zeigen, dass die Blättchen vermöge der inhärenten Eigenschaften einen tagesperiodischen Rhythmus anstreben, wenn feststände, dass der Er-

folg nicht aus dem Zusammenwirken des Beleuchtungswechsels mit anderen Faktoren resultierte, die sich in Verbindung mit dem angewandten Lichtwechsel änderten. Sobald aber, gleichviel auf welche Weise, ein tagesperiodischer Rhythmus herauskommt, dann ist auch derselbe Rhythmus bei den Nachschwingungen aus denselben Gründen zu erwarten, wie bei den Nachwirkungsbewegungen der normalen, täglichen Schlafbewegungen. Aus den Mitteilungen Semon's (1905, p. 243) ist aber nicht sicher zu ersehen, dass bei den angewandten Beleuchtungswechsel und Versuchsbedingungen keine anderen Faktoren mitbestimmend eingriffen, und deshalb vermochte ich die beobachteten Bewegungserfolge nicht als zureichenden Beweis für die fragliche Disposition anzuerkennen (Pfeffer 1907, p. 333). Auch durch die neueren Mitteilungen Semon's (1908, p. 227), sind meine Bedenken noch nicht gehoben.

Denn wenn auch bei konstanter Beleuchtung oder Verdunkelung im Inneren des Brutschrankes, in dem sich Semon's Versuchsobjekte befanden, die Temperatur nur sehr langsam und wenig schwankte, so wurden doch beim Erhellen und Verdunkeln, infolge der Wärmewirkung der Lampe, Temperaturunterschiede von 4—5° C. hervorgerufen (Semon 1905, p. 243). Dazu kommt, dass diese Beobachtungen, die vermutlich an einem Thermometer mit blanken Quecksilbergefäß angestellt wurden, nicht den Effekt anzeigen, der auf die Pflanze durch die Strahlungen der Lampe ausgeübt wurde. Da der Versuchsraum in dem Brutschrank voraussichtlich nicht groß war, dürfte die Entfernung zwischen Pflanze und Lampe nicht ansehnlich gewesen sein, und da sich zwischen beiden keine Wasserschicht befand, so dürfte die Pflanze bei dem Anzünden der Lampe, obgleich diese nur zehnerkerzig war, erhebliche und zudem plötzliche Änderungen der Temperatur und auch der Transpiration erfahren haben. Die Höhe der Temperatursteigerung des Pflanzenkörpers würde sich auch nicht aus dem Temperaturüberschuss eines geschwärzten Thermometers ableiten lassen (vgl. Pfeffer 1907, p. 292), schon deshalb nicht, weil die Abkühlung durch die Steigerung der Transpiration hinzukam, hinsichtlich welcher man nur vermuten kam, dass sie beim Erhellen schnell anstieg, um dann (infolge der Selbstregulation) allmählich wieder bis zu einem gewissen Grade abzunehmen.

Inwieweit derartige Verhältnisse die infolge des Beleuchtungswechsels angestrebte Bewegung der Blättchen modifizierten, lässt sich nicht sagen. Doch werden nach den Beobachtungen von Jost bei den Blättchen von *Albizia lophantha* durch ansehnlichere Temperaturänderungen erhebliche Bewegungen ausgelöst, die zudem bei plötzlichem Wechsel der Temperatur einen entgegengesetzten Verlauf nehmen, wie bei langsamen Wechsel²⁷⁾. Die Rücksichtnahme

²⁷⁾ Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. XXXI, p. 310, 389. Vgl. Pfeffer, l. c. 1907, p. 330, 370.

auf solche Umstände waren Veranlassung, dass ich bei meinen Versuchen dahin strebte, bei dem Beleuchtungswechsel die Wirkung der Strahlung möglichst zu reduzieren, extreme Einflüsse zu vermeiden und zu kontrollieren, ob langsamer und schneller Beleuchtungswechsel denselben Erfolg haben (vgl. Pfeffer 1907, p. 288, 419).

Die tagesrhythmischen Nachwirkungsbewegungen brauchen wir aus dem schon (p. 407) angegebenen Grund nicht weiter zu diskutieren. Ganz nebensächlich aber ist es hier für uns, ob die Nachschwingungen etwas länger oder kürzer anhielten und inwieweit etwa die Dauer derselben durch äußere oder andere Bedingungen etwas modifiziert wurde²⁸). Hervorgehoben sei noch, dass Semon auch bei diesen Nachschwingungen ein allmähliches Abnehmen der Amplitude und bei den in kontinuierlicher Beleuchtung erwachsenen Blättchen keine tagesrhythmische Bewegungstätigkeit beobachtete (vgl. diese Arbeit p. 396).

Bei meinen Versuchen, die mit Pflanzen ausgeführt wurden, welche unter normalen Bedingungen am Tageslicht erwachsen waren, ergab sich aber, dass die Blättchen von *Albizzia lophantha* z. B., bei einem 6:6stündigen oder 3:3stündigen Beleuchtungswechsel bald in elegantester Weise eine dem entsprechenden Bewegungsrhythmus annehmen (1907, p. 319, 424). Da bei der angewandten Registriermethode der Gang der Bewegungen, und somit eine jede kleine Abweichung exakt aufgezeichnet wird, so ist damit gesagt, dass unter diesen Versuchsbedingungen eine tagesperiodische Bewegungstätigkeit nicht in nennenswerter Weise zur Geltung kam (1907, p. 321). Aber auch dann, wenn Pflanzen, die einige Zeit einen 6:6stündigen Bewegungsrhythmus ausgeführt hatten, nunmehr in kontinuierlicher Beleuchtung gehalten wurden, erhielt ich Kurven, in denen eine tagesperiodische Bewegung nicht mit Sicherheit hervortrat²⁹). Eine solche wurde indes sehr deutlich bei den Blättern von *Phaseolus vulgaris vitellinus* dadurch angezeigt, dass diese in kontinuierlicher Beleuchtung schnell zu tagesperiodischen Nachschwingungen übergingen, wenn sie zuvor, bei einem 18:18stündigen Beleuchtungswechsel, in vollendeter Weise einen 36stündigen Bewegungsrhythmus ausgeführt hatten (1907, p. 357, 441).

28) Ich unterlasse deshalb eine Diskussion der auf diesen Punkt bezüglichen Bemerkungen Semon's (1908, p. 229). — Vgl. übrigens Pfeffer 1907, p. 314, 372, 402, 435.

29) Da es nach der Darstellung Semon's (1908, p. 231) scheinen könnte, als ob ich die tagesperiodische Disposition für *Albizzia* gelegnet habe, so bemerke ich, dass ja diese Disposition auch von Semon (1908, p. 234) nicht als eine allgemein notwendige Eigenschaft angesehen wird, dass ich aber speziell über *Albizzia* nur gesagt habe, dass ich nach einem 6:6stündigen Beleuchtungswechsel eine Tendenz zu tagesperiodischer Nachschwingung nicht sicher beobachtet habe und eine nähere Untersuchung, ob diese Tendenz unter diesen Umständen in einem geringen Grade bestehe, nicht für wichtig halte (Pfeffer 1907, p. 320, 441).

Nun sind allerdings meine Versuche bei einer stärkeren Beleuchtung angestellt als die von Semon, der eine zehnerkerzige Lampe benutzte. Indes wandte ich gerade bei *Albizzia* in der Regel eine verhältnismäßig schwache Beleuchtung an (zwei Tantalampen à 25 Kerzen, vgl. 1907, p. 289, 310) und ein gleiches Resultat erhielt ich bei einem 6 : 6stündigen Beleuchtungswechsel auch dann, als ich dieses Licht auf ungefähr die Hälfte, d. h. so weit herabsetzte, dass ein gleich helles Tageslicht sicherlich nicht mehr zum dauernden Gedeihen unserer Pflanze ausreichen würde (1907, p. 332). Sofern also bei einer andersartigen rhythmischen Beleuchtung mit noch schwächerem Licht eine tagesperiodische Bewegung hervortreten sollte, so würde diese Eigenschaft doch für diejenigen Pflanzen, die sich unter einigermaßen zureichenden Beleuchtungsbedingungen befinden, keine praktische Bedeutung haben. Warum ich in dieser Frage die von Semon erhaltenen Beobachtungsergebnisse nicht für beweisend halte, ist (p. 406) erwähnt. Sollte sich aber bei einwandsfreien Versuchsbedingungen das von Semon angenommene Verhalten als zu Recht bestehend ergeben, so würde damit eine Eigentümlichkeit gekennzeichnet sein, und man würde dann wohl das Ausbleiben der tagesperiodischen Bewegungstendenz bei etwas stärkerer Beleuchtung als die Folgen einer Ausschaltung durch die paratonische Inanspruchnahme ansehen müssen, wie sie in analoger Weise bei dem Zusammengreifen von Schlafbewegungen (paratonischen Effekten) und autonomen Bewegungen vorkommt (Pfeffer 1907, p. 455).

Falls den Blättern von *Albizzia* das fragliche Verhalten wirklich zukommt, dann wird es aber aller Wahrscheinlichkeit nicht nur bei den in schwacher Beleuchtung erwachsenen Keimpflanzen, sondern auch bei den unter normalen Verhältnissen erwachsenen Pflanzen hervortreten, sobald diese in die zureichenden Bedingungen versetzt sind. Denn es handelt sich ja um eine erbliche Eigenschaft, die in Beziehungen zu den Schlafbewegungen steht und die doch wohl nicht durch die Schlafbewegungstätigkeit oder durch die übrigen Bedingungen unterdrückt werden wird, die zur Realisierung der Schlafbewegungen notwendig sind. In der Tat haben meine Versuche mit *Phaseolus vulgaris vitellinus* ergeben, dass, soweit untersucht wurde, die Blätter dasselbe Verhalten und dasselbe Reaktionsvermögen zeigten, gleichviel ob die Pflanzen in kontinuierlicher Beleuchtung erzogen worden waren, oder ob im Tageswechsel erwachsene Pflanzen verwandt wurden, bei denen die Nachschwingungen in Dauerbeleuchtung, sei es mit, sei es ohne photonastische Gegenwirkungen³⁰⁾, zum Stillstand gekommen waren. So stellten

30) Siehe Pfeffer, l. c. 1875, p. 34; l. c. 1907, p. 317. — Kam es auf die Vermeidung einer photonastischen Gegenwirkung an, so wurde in der l. c. 1907, p. 305 angegebenen Art verfahren.

sich bei den in diesen drei verschiedenen Manieren vorbehandelten Pflanzen bei einem entsprechenden Beleuchtungswechsel nicht nur die normalen Schlafbewegungen, sondern auch eine 18:18stündige Bewegungsperiodizität ein, und auf letztere folgten in kontinuierlicher Beleuchtung stets Nachschwingungen in einem 12:12stündigen Rhythmus (Pfeffer 1907, p. 359, 441). Ferner trat in merklicher Weise die Neigung zu einem 6:6stündigen Rhythmus auch dann hervor, als das einermal einem entsprechenden Beleuchtungsturnus eine Pflanze unterworfen wurde, die in Dauerbeleuchtung erwachsen war, das anderemal eine solche, die unter Mithilfe von photonastischen Gegenwirkungen ihre Schlafbewegungen in kontinuierlicher Beleuchtung eingestellt hatte³¹⁾.

Wenn man also z. B. durch eine geeignete Erhellung gegen Abend eine photonastische Wirkung ausübt, die auf eine Bewegung hinarbeitet, welcher der normalen Schlafbewegung entgegengesetzt gerichtet ist, so werden dadurch bei *Phaseolus* das Reaktionsvermögen, sowie speziell auch die Disposition zu einem tagesperiodischen Tempo nicht alteriert. Dasselbe wird wohl bei allen Pflanzen der Fall sein, und es liegt keine Tatsache vor, die vermuten ließe, dass sich etwa bei den Blättchen von *Albizia lophantha* die fragliche Disposition durch photonastische oder andere Einwirkungen derart zurückdrängen lässt, dass sie nach der Wiederherstellung geeigneter Außenbedingungen in der gesunden und aktionsfähigen Pflanze stark reduziert oder ganz geschwunden erscheint. Ohnehin erfährt diese erbliche Disposition mit der photonastischen Auslösung der Schlafbewegungen eine zeitliche Regulation und es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die Schlafbewegungen bei einer bestimmten Pflanzenart gleichzeitig und in derselben Weise auftreten würden, wenn man nebeneinander Samen aussäet, von denen die einen bei uns, die anderen in einem Lande geerntet wurden, in dem die Sonne 12 Stunden später aufgeht. Es lässt sich das um so sicherer behaupten, als sogar bei den schon in Gang gesetzten Schlafbewegungen eine Verschiebung des Rhythmus um 12 Stunden ziemlich schnell gelingt, wenn man den bisherigen Beleuchtungsturnus um 12 Stunden verschiebt (Pfeffer 1907, p. 321, 447).

Mit dem sicheren Nachweis, dass bei den im Tageswechsel erwachsenen Pflanzen die Schlafbewegungen und die Nachwirkungsbewegungen in kontinuierlicher Beleuchtung (oder Temperatur) zum Stillstand kommen und durch einen rhythmischen Beleuchtungs-

31) Das in Fig. 26 (1907, p. 360) dargestellte Versuchsergebnis ergab sich bei einem 6:6stündigen Beleuchtungswechsel mit Pflanzen, die im Dauerlicht, unter Mithilfe von photonastischen Gegenwirkungen ihre Schlafbewegungen eingestellt hatten. Bei den Versuchen mit den im Dauerlicht aus Samen erwachsenen Pflanzen wurde aber 8 Stunden beleuchtet und 4 Stunden verdunkelt (vgl. l. c. 1907, p. 360).

wechsel (oder Temperaturwechsel) jederzeit wieder erzeugt werden können, ist zugleich erwiesen, dass auch bei Keimlingen die Schlafbewegungen ohne photonastische (oder thermonastische etc.) Reizwirkungen nicht auftreten. Wie somit gar nicht anders erwartet werden konnte, fand ich das auch bei den Keimpflanzen von *Phaseolus* bestätigt, die in kontinuierlicher Beleuchtung erzogen wurden³²⁾. Zur Feststellung dessen, dass auch bei den Blättchen von *Albizzia* die Schlafbewegungen durch photonastische Reaktionen zustande kommen, war somit eine Kultur von Keimlingen in kontinuierlicher Beleuchtung absolut nicht nötig und zur Entscheidung der von mir in das Auge gefassten Hauptfragen bedurfte es also derartiger Versuche nicht (1907, p. 330). Übrigens teilt Semon (1905, p. 244) mit, dass die von ihm in Dauerbeleuchtung erzogenen Blättchen von *Albizzia* bewegungslos waren, und vielleicht wird unser Autor auch diesen Mangel von Bewegungstätigkeit jetzt nicht mehr als einen pathologischen Erfolg ansprechen (vgl. diese Arbeit p. 396, 408).

Hätte ich aber Zeit gefunden, Keimlinge von *Albizzia* in Dauerbeleuchtung zu erziehen, so würde das wohl bei starker Beleuchtung geschehen sein, um auch in dieser Hinsicht tunlichst normale Verhältnisse herzustellen. Denn bei so schwacher Beleuchtung, wie sie Semon anwandte, wird man, auch in einem entsprechend gedämpften Tageslicht, nur kümmerliche und nicht normale Pflänzchen erhalten. Auf Grund dieser Erwägungen will ich aber durchaus nicht die Vermutung aussprechen, dass Semon bei seinen Keimlingen nur abnorme (pathologische) Bewegungstätigkeiten beobachtete; ich schließe vielmehr aus den mitgeteilten Versuchsergebnissen, dass die kleinen, zarten Blätter gut reaktionsfähig waren und schöne Bewegungsreaktionen auszuführen vermochten.

Auf weitere Einzelheiten haben wir hier nicht einzugehen, so auch nicht auf die spezifischen Differenzen des Reaktionsvermögens, auf das Zusammengreifen verschiedener Faktoren und auf andere Umstände, die bei der realen Gestaltung der Schlafbewegungen mitwirken oder mitwirken können (vgl. Pfeffer, l. c. 1904, Bd. II, p. 501 etc.). Doch sei hier nochmals hervorgehoben, dass das Zustandekommen der Schlafbewegungen von den aitionastischen Reaktionen abhängt, die natürlich eine zureichende Aktionsfähigkeit und Reaktionsfähigkeit voraussetzen, die aber nicht so gestaltet sein müssen, dass durch sie in bestimmter Weise auf einen tagesrhythmischen Gang der Bewegungen hingearbeitet wird. Ferner

32) Da es nach Semon (1908, p. 233, Anmerk.) scheinen kann, als ob ich nur einmal mit einer im Dauerlicht aus Samen erzogenen Pflanze von *Phaseolus* operiert habe, so sei bemerkt, dass (Pfeffer, l. c. 1907, p. 348) in drei Versuchsreihen zusammen 12 Pflanzen in kontinuierlicher Beleuchtung erzogen wurden, von denen bei 6 Pflanzen die Bewegungsvorgänge und Reaktionserfolge mit Hilfe der Registriermethode aufgezeichnet wurden.

sind die Nachschwingungen nicht allgemein notwendig, die aber, wo sie sich finden, günstig mitwirken, weil sie annähernd ein tagesperiodisches Tempo einhalten und deshalb täglich gleichsinnig mit den neuen photonastischen oder thermonastischen Auslösungen zusammengreifen (vgl. meine Physiologie, II. Aufl., Bd. II, p. 490). Warum ich früher für bestimmte Fälle die Bedeutung der Nachschwingungen überschätzte, ist in meiner jüngsten Arbeit über diesen Gegenstand (1907, p. 447 etc.) dargelegt worden.

Da Semon (1907, p. 227) Zweifel darüber äußert, ob bei der von mir angewandten Selbstregistrierung die Bewegungen der Blättchen von *Albizzia lophantha* in zureichender Weise aufgezeichnet werden, so muss ich noch kurz auf die Methodik zu sprechen kommen. Ich sollte freilich meinen, aus der Besprechung dieser in meiner Schrift (1907, p. 268, 279, 307, 317) wäre zu ersehen, dass ich die angewandte Methode allseitig kritisch erwogen und auf ihre Brauchbarkeit geprüft habe, auch in bezug auf *Albizzia*. Ich glaubte deshalb ein Eingehen auf Einzelheiten um so mehr unterlassen zu können, als die mitgeteilten Kurven, insbesondere auch durch die scharfe Kennzeichnung der Wirkung eines Beleuchtungswechsels bei den Blättchen von *Albizzia*, Zeugnis für die sichere Registrierung des realen Bewegungsvorganges ablegen. Dieser wird tatsächlich durch unsere Methode, wie eine sorgfältige Prüfung ergab (abgesehen von der Kontinuität der Kurve) exakter gekennzeichnet, als durch die übliche Methode, die darin besteht, dass man durch den Vergleich mit verschiedenen Kartondreiecken in Zeitintervallen den Winkel ermittelt, den die Blättchen eines Paares miteinander bilden. Denn, wie ich aus reichlicher Erfahrung weiß, muss man hierbei, vorzüglich wenn ein schnelles Messen während der Dunkelperiode geboten ist, mit einem Fehler von 5 Grad rechnen (Pfeffer 1875, p. 34, 49). Dagegen wird mit unserer Methode (bei der benutzten Vergrößerung der Bewegung), selbst wenn die Bewegung der Blättchen in derselben Richtung fortschreitet, sicher eine Änderung des Blättchenwinkels um 3—4 Grad, oder auch schon um 2 Grad bemerklich, und es wird sogar eine noch etwas größere Genauigkeit erreicht, so lange die Blättchen plan ausgebreitet oder mäßig zusammen geneigt sind (vgl. Pfeffer 1907, p. 279, 312). Wenn aber ein in fixer Lage befindliches Blättchen bewegungstätig wird, oder wenn eine Wendung der bisherigen Bewegungsrichtung eintritt, wie es doch gerade bei der Realisierung einer antagonistischen Bewegungstätigkeit, also auch bei dem Einschleichen eines weiteren Bewegungsrhythmus der Fall ist, so wird schon eine noch geringere Winkeländerung der Blättchen in der Kurve deutlich markiert. Eine spezielle Prüfung ergab denn auch, dass unter solchen Umständen noch geringfügige (photonastische) Bewegungen der Blättchen in der Kurve hervortraten, die wohl durch die Verschiebung der Blätt-

chenspitze gegenüber einer fixierten Nadelspitze zu erkennen waren, die aber bei der üblichen Methode der Winkelbestimmung der Beobachtung entgangen wären.

Mit der Tatsache, dass die Schreibspitze schon eine geringe Bewegung scharf aufzeichnet, ist zugleich dargetan, dass die Blättchen die ihnen durch die Methode zugemutete Arbeitsleistung leicht vollbringen. Tatsächlich wird bei guter Handhabung der Methodik jedes einzelne Blättchen höchstens mit 5 mg in Anspruch genommen (1907, p. 269). Es wurde aber festgestellt, dass kräftige Blättchen, wie ich sie verwandte, sich nicht merklich oder nur minimal biegen, wenn ihre Spitze (bei horizontaler Blattlage) sogar mit 20 mg belastet wird³³⁾ und dass die Blättchen auch bei einer solchen Belastung ihre Schlafbewegungen ganz ebenso fortsetzten, wie die übrigen desselben Fiederstrahls. Aber selbst dann, wenn die Belastung so weit gesteigert wird, dass die Blättchen bei horizontaler Lage deutlich gebogen werden, dauern die Schlafbewegungen dennoch in normaler Weise fort³⁴⁾. Es ist deshalb verständlich, dass in einem Kontrollversuche die registrierte Kurve in unveränderter Weise fortgeschrieben wurde, als die von dem Schreibzeiger ausgehende Spannung der Glimmerblättchen auf das Doppelte gesteigert worden war. Die Spitze des Schreibzeigers konnte aber speziell in diesen Versuchen mit einem minimalen Druck (etwa 1 mg) gegen die Schreibfläche angepresst werden, da der Verbindungsfaden zwischen dem Schreibzeiger und dem Glimmerapparat bei der Bewegung der Blättchen eine seitliche Verschiebung nicht erfahren kann (vgl. Pfeffer 1907, p. 281).

Da also bei jeder Stellung der Blättchen schon eine kleine Winkeländerung markiert wird, so gibt uns die geschriebene Kurve über das Wesen des Verlaufes, und ganz besonders auch über jeden Stillstand und jede Umkehrung der Bewegung sicheren Aufschluss. Das genügt aber vollständig für unsere Zwecke, für die es ohne Belang ist, dass die Winkeländerungen der sich bewegenden Blättchen und die Fortbewegung der Schreibspitze nicht in einem genau proportionalen Verhältnis stehen (1907, p. 308), was übrigens z. B. ebenfalls bei der Registrierung der Blattbewegungen von *Phaseolus* der Fall ist (1907, p. 278). Weiter hat es für unsere Zwecke keine Bedeutung, ja ist sogar in gewissem Sinne ein Vorteil, dass mit unserer Methode nur ein Mittelwert aus der Bewegungstätigkeit einer ganzen Anzahl von Blättchen der *Albizzia* aufgezeichnet wird.

33) Bei diesen Versuchen benutzte ich rechteckige Plättchen von dickerem Stanniol (wie es zu Flaschenköpfen gebraucht wird), die zusammengefaltet auf die Spitze des Blättchens geschoben und dann leicht angepresst wurden.

34) Die Schlafbewegungen werden mit großer Energie angestrebt, wie sich aus dem gegen eine Widerlage ausgeübten Druck ergibt. Pfeffer 1875, p. 103; 1907, p. 410, 418.

Übrigens sind die autonomen Oszillationen dieser Blättchen sehr gering, und es ist bekannt, dass die Bewegungen der gesunden Blättchen eines Fiederstrahles auffallend gleichmäßig auszufallen pflegen. Dass eine solche Übereinstimmung auch bei den Versuchsblättchen bestand, wurde aber nicht nur dadurch kontrolliert, dass darauf geachtet wurde, ob alle Blättchen dem Glimmer angepresst blieben, sondern auch noch dadurch, dass vor und nach dem Versuche durch das Zurückschlagen der Glimmerblättchen die Versuchsblättchen freigegeben und daraufhin beobachtet wurden, ob sie sich nunmehr gleichmäßig und in derselben Weise bewegten wie die übrigen Blättchen desselben Fiederstrahls, die nicht in Berührung mit dem Glimmer kommen und kamen.

Während der Registrierung erlaubt aber der Vergleich der freien und der dem Glimmer anliegenden Blättchen eine gute Kontrolle, ob sich auch die letztgenannten normal bewegen; denn eine kleine Abweichung in der Lage eines Blättchens innerhalb desselben Fiederstrahls tritt dem Beschauer sehr deutlich entgegen. Eine weitere Garantie für die fehlerfreie Registrierung ergab sich aus der sogar unerwarteten Ähnlichkeit der beiden Kurven die gleichzeitig und unter gleichen Bedingungen von Blättchengruppen zweier Individuen geschrieben wurden (vgl. Pfeffer 1907, p. 275).

Bei Benutzung einer Methode, die auf ihre Exaktheit allseitig geprüft war und eine stetige Kontrolle zuließ, wäre es doch mindestens überflüssig gewesen, wenn ich mich, wie es Semon (1908, p. 228) fordert, der Mühe unterzogen hätte, gleichzeitig auch noch den Bewegungsgang mittelst der üblichen Winkelbestimmung, also mittelst einer Methode zu verfolgen, die nachweislich an Exaktheit zurücksteht. Übrigens habe ich selbst in früherer Zeit (1875) zahlreiche Bewegungen, auch bei den Blättchen von *Albizzia*, mit dieser Winkelbestimmung verfolgt, und die damals, zumeist bei Ablesungen in 2—4stündigen Intervallen erhaltenen Resultate stimmen, soweit ein Vergleich möglich ist (z. B. in bezug auf Schwinden der Bewegungen bei kontinuierlicher Beleuchtung, photonastische Reaktionen, Nachschwingungen, normale Schlafbewegungen) in den Hauptzügen mit den neuerdings durch Selbstregistration gewonnenen Kurven überein. Eine solche Übereinstimmung wurde aber auch erhalten, als ich wiederum, und zwar vielfach, die Bewegungen anderer Blättchen der Versuchspflanzen bis zu einem gewissen Grad verfolgte, um zu erfahren, ob sich die zur Selbstregistration dienenden und die übrigen Blätter gleichartig verhalten, und um ein ausgedehnteres Material von Beobachtungstatsachen zu gewinnen. Allerdings wurden derartige Winkelmessungen begrifflicherweise mit Auswahl, d. h. nur zeitweise, aber gerade so angestellt, dass das Verhalten an entscheidenden Punkten und Wendepunkten einigermaßen zu-

reichend übersehen werden konnte und dabei darauf Rücksicht genommen, dass mir die Nachtruhe nicht unnötig gestört wurde. Da es sich aber bei solchen Beobachtungen doch wesentlich nur um eine Kontrolle handelte, so ist in meiner Arbeit nur beiläufig (1907, p. 312) darauf hingewiesen, dass die registrierten Kurven durchaus dem direkt beobachteten Gang der Blättchen von *Albizzia* entsprechen.

Eine so genaue und kontinuierliche Kenntnis des Bewegungsverlaufes, wie sie die registrierten Kurven gewährt, ist übrigens in vielen Fällen nicht gerade nötig und es ist tatsächlich die Entscheidung vieler und gerade fundamentaler Fragen auch auf Grund von Beobachtungen möglich, die in 2—3stündigen oder sogar in noch größeren Intervallen angestellt wurden³⁵⁾.

Wenn ich begreiflicherweise recht kräftige Blättchen und Pflanzen benutzte, so wurde doch auch bei einigen Versuchen mit mittelkräftigen Blättern von *Albizzia* eine vollständig exakte Registrierung der Bewegungen erhalten. Auch bin ich überzeugt, dass man bei großer Sorgfalt mit unserer Methode sogar noch mit ziemlich kleinen und zarten Blättern eine brauchbare, wenn auch in den Einzelheiten vielleicht nicht so genaue Registrierung der Bewegungen erzielen könnte. Bei sehr zarten Blättern dürfte man aber auch bei Benutzung eines Lichtstrahls als gewichtslosen Hebelarm Schwierigkeiten finden, da hierbei ebenfalls eine Welle von der Pflanze in Bewegung gesetzt werden muss (Pfeffer 1907, p. 286). Eine Verkettung der Blättchen mit einer in Bewegung zu setzenden Masse würde dagegen bei der Herstellung von Bildserien durch direkte photographische Aufnahmen wegfallen. Obgleich mir für solche Zwecke ein automatisch arbeitender Apparat zur Verfügung stand, habe ich doch aus den 1907, p. 286 angedeuteten Gründen auf die Verwendung dieser Methode verzichtet.

35) Deshalb habe ich auch keinen Wert auf die nur beiläufig in einer Anmerkung (1907, p. 332) gegebene Bemerkung gelegt, dass die von Semon mitgeteilten Kurven aus Ablesungen konstruiert wurden, die zumeist in etwa 6stündigen Intervallen angestellt waren. Ich glaubte dieses daraus entnehmen zu können, dass die Kurven Semon's (1905, p. 246, 247) öfters eine horizontale Linie für derartige Zeitabschnitte auch dann zeigen, wenn die Blättchen nicht in Nachtstellung aneinandergedrückt waren oder sich nicht am Licht in Tagstellung befanden. Denn nur unter solchen Umständen habe ich sowohl in den Versuchen mit Winkelablesungen (vgl. Pfeffer 1875, Taf. I u. II), sowie bei der Selbstregistrierung einen völlig horizontalen Verlauf der Kurven gefunden, weil eben die Blättchen andernfalls in Bewegung zu sein pflegen (Pfeffer 1875, p. 48; 1907, p. 326). Aus der neuerdings gegebenen Mitteilung Semon's (1908, p. 228), dass die Ablesungen in 2—3stündigen Intervallen angestellt wurden, geht hervor, dass ich mich in dieser Erwägung geirrt habe.

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): Pfeffer Wilhelm [Friedrich Philipp]

Artikel/Article: [Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen. 389-415](#)