

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.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

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 Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXII.

20. Mai 1912.

№ 5.

Inhalt: Klebs, Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. — Dearborn, A Laboratory-Course in Physiology Based on Daphnia and other Animalcules. — Kohlbrugge, G. Cuvier und K. F. Kiemeyer. — Polimanti, Einfluss der Augen und der Bodenbeschaffenheit auf die Farbe der Pleuronektiden. — Brunn, Zur Psychologie der künstlichen Allianzkolonien bei den Ameisen. — Braem, Die Knospung von *Eleutheria* und den Mergeliden. — Galtzoff, Zur Kenntnis der biologischen Faktoren der Binnengewässer. — Guenther, Einführung in die Tropenwelt.

Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen.

Von Georg Klebs.

Durch die Arbeiten von Treub, Haberlandt, Schimper, Wright u. a. wurde die wichtige Tatsache festgestellt, dass in dem gleichmäßigen Klima der Tropen manche Bäume nicht fortdauernd wachsen, sondern periodisch auffallende Ruhezeiten zeigen. Es schien daraus hervorzugehen, dass das Pflanzenleben sich, wie Schimper (1898, S. 226) hervorhebt, in einem notwendigen Rhythmus von Ruhe und Wachstum vollziehe, der im Wesen des Organismus und nicht in der Außenwelt begründet sei. Auf Grund eigener Beobachtungen und Versuche in Java, Winter 1910/11, habe ich (1911) mich bemüht, die Unrichtigkeit dieser Anschauung für eine Reihe Fälle nachzuweisen. In einem eben erschienenen Werk „Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen“ hat Volkens seine seit lange erwarteten Beobachtungen ausführlich dargestellt, die er in Buitenzorg (Java) von Ende Dezember 1901 bis Ende Juli 1902 gemacht hat. In dem Werk findet sich eine Fülle interessanter Tatsachen über das periodische Abwerfen und die Neubildung der Blätter bei verschiedenartigsten Baumarten, von denen immer bestimmte Individuen kontrolliert worden sind. Volkens

bespricht auch das Verhältnis dieser periodischen Vorgänge zum Klima und kommt dabei zu dem gleichen negativen Resultat wie Schimper. Jeden engeren Zusammenhang leugnend, behauptet auch er, dass der Laubabfall wie die Laubbildung unabhängig von der Außenwelt periodisch vor sich gehe und allein auf „erblichen inneren“ Ursachen beruhe. Am Schluss seines Werkes erwähnt er auch meine Arbeit (1911) über das gleiche Problem, lehnt aber meine Ansichten ab und geht auch nicht weiter auf die von mir festgestellten Tatsachen ein, obwohl diese immerhin ihn zu einiger Vorsicht hätten geneigt machen können. Ich will meinerseits das Werk von Volkens einer Kritik unterziehen, um zu prüfen, wie weit seine Beobachtungen zu den von ihm gezogenen Schlüssen berechtigen. Ich komme um so lieber auf die Sache zurück, da ich meine Untersuchungen über das Wachstum tropischer Pflanzen in Heidelberg fortgesetzt habe und da ihre Resultate zu neuen Stützen meiner Ansichten geworden sind.

In erster Linie will ich die Frage des periodischen Wachsens behandeln und dann auf die Frage des Laubabfalls eingehen, den ich in meiner früheren Arbeit nicht näher berücksichtigt habe. Volkens meint zwar, dass die Rhythmik des Vergehens genau dieselbe Bedeutung habe wie die des Entstehens. Selbstverständlich ist auch der Blattabfall von großem Interesse, und doch habe ich volles Recht, ihn zurückzustellen. Denn die Laubbildung ist der unmittelbare Ausdruck des Wachstums der Achse, auf die es eben für die allgemeine Rhythmik wesentlich ankommt. Das ausgewachsene Blatt ist, soweit die heute bekannten Tatsachen lehren, dem Tode bestimmt, und es fragt sich nur, ob dieser Tod früher oder später eintritt, ob das Fallen der Blätter periodisch oder unperiodisch erfolgt.

I. Das Treiben tropischer Pflanzen.

Bei dem allgemeinen Problem von dem Wachstum tropischer Pflanzen müssen wir zwei Fragen auseinander halten:

1. Ist das Wachstum bei der überwiegenden Mehrzahl der Tropenpflanzen überhaupt periodisch?

2. Ist die in den Tropen zu beobachtende Periodizität gewisser Pflanzenarten ein konstanter Charakter oder ist sie durch die Bedingungen der Außenwelt in irgendwelchem Grade veränderlich?

Um die erste Frage zu beantworten, habe ich bei meinem Aufenthalt in Buitenzorg von Ende Oktober 1910 ab die Beobachtungen anfangs so angestellt, wie es Volkens getan hat, d. h. bei den täglichen Wanderungen bestimmte Pflanzenindividuen kontrolliert, ob sie junge Blätter bilden. Es stellte sich dabei heraus, dass eine große Anzahl von Gewächsen von Oktober bis Mitte Februar in ununterbrochenem Wachstum begriffen waren; es ge-

hörten dazu Palmen, Farnbäume und Farnkräuter, Musaceen, Zingiberaceen, Araceen, zahlreiche Sträucher, die auch beständig fortblühten, wie *Duranta*, *Acalypha*, *Hibiscus* u. s. w., ebenso Bäume, auf die ich später zurückkommen werde. Ich ging aber weiter als Volkens, indem ich bestimmte Sprosse solcher Pflanzen markierte und das Wachstum messend verfolgte. Aber wenn auch nicht zweifelhaft war, dass diese verschiedenen Pflanzen den ganzen Winter über wuchsen, so blieb immer die Frage offen, ob sie sich im darauffolgenden Sommer ebenso verhalten würden. Um das zu untersuchen, nahm ich charakteristische Vertreter solcher Arten in jüngeren Exemplaren nach Heidelberg, oder ich kultivierte Keimlinge, die hier aus Samen von Buitenzorg im Februar und März 1911 aufgegangen waren. Nachdem ich mich überzeugt hatte, dass diese Pflanzen im Mai und Juni in kräftigem Wachstum begriffen waren, wurde der größere Teil von ihnen in Erdhügel mit nährhafter Erde frei ausgepflanzt und von Ende Juni resp. Anfang Juli täglich gemessen. In dem Zeitraum vom 10. August bis 10. September wurde nur das Gesamtwachstum festgestellt; vom letzteren Termin ab bis heute wurden die Messungen wieder täglich gemacht. Das Gewächshaus wurde den ganzen Sommer geheizt; das Temperaturminimum blieb stets oberhalb 20° C., das Maximum erreichte trotz guter Lüftung während der heißen Stunden 35—38°, war also höher als in Buitenzorg. Der Sommer war, wie bekannt, ungemein hell, sonnig, so dass die Bedingungen für das Wachstum der tropischen Pflanzen fast optimal zu nennen waren. Jedenfalls sind die allermeisten ausgezeichnet gewachsen. Mit dem Herbst veränderten sich die Verhältnisse, das Licht nahm ab und war in den trüben Monaten November, Dezember sehr gering, das Temperaturminimum sank täglich etwas unter 20° auf 19—16°; wegen der geringen Lüftung war die Luftfeuchtigkeit sehr groß (80—100%). Von Mitte Januar wurden die Tage sonniger, seit Februar auch wärmer. Die Pflanzen zeigten ein verschiedenes Verhalten, so dass ich sie in einzelnen Gruppen besprechen will.

Erste Gruppe.

Pflanzen mit ununterbrochenem Wachstum.

Das Wachstum ging im Sommer, ebenso auch im Winter fort, nur dass die Geschwindigkeit während der Monate November bis Januar abnahm. Die Blätter brauchten längere Zeit bis zum Dauerzustand, die täglichen Zuwächse waren durchschnittlich kleiner, an einzelnen Tagen bei manchen Arten kaum merklich.

Zu dieser Gruppe gehören:

1. *Pothos aurca* (Aracee).

Steckling aus Buitenzorg. Die Pflanzenart wuchs dort den ganzen Winter 1910/11, das Exemplar in Heidelberg Sommer wie Winter.

2. *Cocos nucifera* (Palme).

Zweijähriger Keimling. In den Sommermonaten betrug der tägliche Zuwachs im Durchschnitt 1 cm (Maximum 2 cm), war also ungefähr so groß wie bei der kräftigen, im Buitenzorger Garten ausgepflanzten *Caryota urens* (1911, S. 30). Dagegen sank der tägliche Zuwachs in den Monaten November bis Januar auf 0,7—0,5 cm.

3. *Nipa fruticosa* (Palme).

Keimling. Die Messungen begannen erst am 1. August; der tägliche Zuwachs betrug im Durchschnitt im August bis September 0,6 cm, im Dezember 0,1, im Februar 0,2 cm.

4. *Albizzia moluccana* (Leguminose).

Keimpflanze rasch zu einem kleinen Bäumchen herangewachsen; beständiges Wachstum, wie es Volkens, ebenso ich, in Buitenzorg beobachtet haben.

5. *Ficus geocarpa* (Moraceae).

Steckling aus Buitenzorg. Ein älterer Strauch, in Buitenzorg im Winter 1910/11 beständig wachsend; der Steckling in Heidelberg ununterbrochen im Sommer wie Winter treibend.

6. *Scaevola sericea* (Goodeniaceae).

Keimling langsam aber beständig fortwachsend. An dem älteren Baume in Buitenzorg wurde von mir ebenfalls ununterbrochenes Wachstum im Winter 1910/11 festgestellt.

7. *Pteroloma triquetrum* (Leguminose).

Pflanze aus Buitenzorg sich im Laufe des Sommers so stark entwickelnd, dass sie am 10. September, weiter am 27. Oktober beschnitten werden musste. Es entstanden neue Seitentriebe, die Ende Oktober Infloreszenzen bildeten; die Pflanze blühte während des ganzen Winters, wenn auch nur ein Teil der Blüten zur Entfaltung kam. In Buitenzorg wuchsen und blühten die strauchartigen Topfexemplare den ganzen Winter 1910/11 hindurch.

8. *Clitoria ternata* (Leguminose).

Keimling dieser windenden krautartigen Art sich im Sommer außerordentlich entwickelnd, so dass die Pflanze von Zeit zu Zeit beschnitten werden musste. Während des Winters wuchs sie langsamer, aber beständig fort; genauere Messungen habe ich an ihr nicht angestellt.

Aus diesen Beobachtungen folgt, dass Vertreter ganz verschiedener Pflanzenfamilien und zugleich Vertreter verschiedener Gewächsformen, wie Kräuter, Stauden, Sträucher, Bäume, ununterbrochen im Sommer wie im Winter fortwachsen, selbst bei den nicht optimalen Bedingungen unseres Winters. Nach den vorhin gegebenen Bemerkungen über das Wachstum in Buitenzorg Winter 1910/11 ist es höchst wahrscheinlich, dass eine große Anzahl tropischer Gewächse in die gleiche Kategorie gehört. Die allgemeine

Gültigkeit des von Schimper wie von Volkens verteidigten Satzes, dass sich das Wachstum tropischer Pflanzen periodisch in einem Wechsel von Ruhe und Bewegung abspielt, ist bereits heute durch die Tatsachen widerlegt. Es muss weiteren Untersuchungen überlassen werden, zu entscheiden, wie groß der Prozentsatz dieser unperiodisch wachsenden Pflanzen unter den Tropengewächsen ist. Die Beobachtungen von Schimper, Wright, Smith, Volkens beschränken sich auf dikotyle Baumarten, von denen dabei ein großer Teil aus einem periodischen Klima stammt.

Für solche Bäume, die kürzere oder längere Zeit in den Tropen, z. B. in Buitenzorg, ihr Wachstum durch Ruhepausen unterbrechen, tritt jetzt die andere vorhin formulierte Frage ein, ob die Ruhe wirklich unabhängig von der Außenwelt sei, oder ob nicht ihr Vorkommen, die Zeit ihres Eintretens, ihre Dauer durch äußere Bedingungen verändert werden könne. In dem Werke von Volkens finden wir keine entscheidenden Beobachtungen, weil er die Frage in ersterem Sinne bereits erledigt glaubt und weil er den von mir durch Versuche festgestellten Variationen der Rhythmik keine Bedeutung zuschreibt. Die Tatsachen, die diese Variationen für bestimmte Fälle beweisen, werden dadurch nicht beseitigt; ich will sie aber hier nicht noch einmal ausführlich besprechen, vielmehr meine neuen, in Heidelberg gewonnenen Erfahrungen voranstellen.

Die Ruhe kann in verschiedener Weise eintreten; ich will für meine Zwecke zwei Hauptfälle unterscheiden.

A. Die Blattbildung erfolgt gleichmäßig; aber die Neubildung von Blättern hört auf oder die bereits angelegten Blätter wachsen nicht.

B. Die Blattbildung erfolgt stoßweise in einzelnen Schüben, wie es Volkens (1912, S. 20) für zahlreiche Bäume nachgewiesen hat. Unter einem Blattschub versteht er die Gesamtheit aller Blätter (manchmal sehr gering an Zahl), die eine Zweigknospe von Beginn bis Abschluss eines einmaligen Treibens erzeugt.

Zweite Gruppe.

Die Blattbildung erfolgt gleichmäßig, kann aber durch Ruhepausen unterbrochen werden.

1. *Terminalia catappa* (Combretacee).

Nach Volkens (S. 13) trieben die Bäume in Buitenzorg im März aus und waren Ende April frisch belaubt; die Blätter wurden im Juli bereits vielfach rot. Wahrscheinlich erfolgt ein zweites Treiben im September. Ein Baum, den ich Anfang Dezember 1910 dort untersuchte, erschien völlig ruhend; ich entblätterte einen Zweig am 7. Dezember, konnte aber keine Veränderung bis 14. Januar beobachten. Ganz anders verhielten sich die jüngeren Pflanzen in meinen Versuchen. Sie konnten in Buitenzorg während des Winters zu

andauerndem Wachstum gebracht werden, indem die durch Nährsalzarmut veranlasste Ruhe in kleinen Töpfen immer wieder beseitigt werden konnte. Ich nahm mehrere meiner Versuchspflanzen nach Heidelberg. Ein Exemplar, das seit Mai im Treiben begriffen war, wurde am 24. Juni 1911 frei ausgepflanzt, und nun begann eine intensive Blatt- und Zweigbildung, so dass die Pflanze zu hoch und zu ausgedehnt für das Gewächshaus wurde. Ich musste sie in einen Topf am 11. Oktober einpflanzen. Das Wachstum verlangsamte sich sofort und hörte an der Spitze am 29. Oktober ganz auf. An Seitenzweigen trat infolge von Entgipfelung sehr langsam neue Knospenbildung ein; an einem entblättern Trieb erfolgte seit 20. November eine sehr langsame Blattbildung im Dezember und Januar. Ende Januar begann ein lebhaftes Treiben an allen Zweigknospen.

Eine zweite Pflanze aus Buitenzorg, die während des Sommers im Topf ständig, wenn auch viel langsamer als die erste, gewachsen war, wurde am 16. November frei ausgepflanzt. Die Blattbildung ging ununterbrochen fort über den ganzen Winter, und bis jetzt ist keine Ruhe eingetreten. Sie wird auch nicht eintreten, so lange die günstigen Bedingungen erhalten werden können. Jedenfalls geht daraus hervor, dass die relative Ruhe der ersten Pflanze nur durch die Außenwelt bedingt war, d. h. durch das Versetzen in einen Topf, das mit starken Wurzelverletzungen verbunden war und zugleich durch die geringe Assimilationstätigkeit.

2. *Eriodendron anfractuosum* (Malvacee).

Der Kapokbaum ist eine der auffälligsten Erscheinungen in der Umgebung von Buitenzorg im Oktober. Er steht völlig kahl mit seinen etagenmäßig angeordneten, horizontalen Zweigen, wie ein Fremdling unter den übrigen Bäumen, er trägt während seiner Kahlheit Blüten und Früchte. Nach Wright (1905, S. 512) werfen einjährige Pflanzen in Ceylon ihre Blätter im Februar ab; an älteren Bäumen entstehen neue Blätter, bevor noch die älteren Blätter abgefallen sind.

Ich beobachtete in Buitenzorg das Wachstum von Topfpflanzen, die Blattbildung ging beständig fort, was besonders nach Entblättern deutlich war. Ich nahm einen Steckling aus Buitenzorg mit; im treibenden Zustand wurde er frei ausgepflanzt. Die Pflanze entwickelte sich so stark, dass ich sie am 12. September beschnitt und nach lebhafter Neubildung von Seitensprossen am 7. November noch einmal zurückschnitt. Es entstanden wieder neue Knospen mit Blättern — aber am 15. Dezember hörte jedes Wachstum auf, es begann erst wieder deutlich am 12. Februar. Der Beweis, dass diese Ruhe nur durch die äußeren Bedingungen der Kultur hervorgerufen worden ist, geht aus dem Verhalten des neuen Stecklings hervor, den ich am 7. November von der alten Pflanze nahm und

im warmen Sandbeet kultivierte. Er bildete langsam neue Wurzeln und trieb Anfang Dezember neue Blätter. In Erde versetzt, bildete diese Pflanze langsam aber beständig neue Blätter den ganzen Winter hindurch bis jetzt.

3. *Tectona grandis* (Verbenacee).

Der Teakbaum stammt aus periodischem Klima; er bleibt in Ost- und Mittel-Java nach Koorders (VII, S. 169) mehrere Monate im Sommer kahl, während er in Buitenzorg auch zu dieser Zeit beblättert ist. Volkens sah Blattbildung in Buitenzorg vom Januar bis Ende April. Im Sommer soll dort der Baum trotz seiner Blätter nicht wachsen; es wäre doch nachzuprüfen, ob wirklich alle Zweige ruhen. Ich wies nach (1911, S. 35, 44), dass junge Pflanzen den ganzen Winter 1910/11 im Wachstum zu erhalten waren. In den kleinen Töpfen trat von Zeit zu Zeit Ruhe ein, die aber durch Entblätterung oder durch Begießen mit Nährlösung oder durch Auspflanzen stets beseitigt werden konnte. Ich nahm mehrere meiner Versuchspflanzen nach Heidelberg und beobachtete zugleich junge Keimlinge.

Ich stellte im Juni eine der älteren Pflanzen im Topf in das Gewächshaus; ein Keimling wurde frei ausgepflanzt. Beide wuchsen den ganzen Sommer beständig fort. Die Hauptachse des Keimlings hörte am 18. Oktober auf zu wachsen, die ältere Pflanze am 13. November. Allerdings trat keine vollständige Ruhe ein, da nach dem Stillstand der Hauptachse langsam basale Sprosse sich während des Winters bildeten. Jedenfalls ist es keinem Zweifel unterworfen, dass die Pflanzen im Sommer ebenso wachsen können wie sie es im Winter in Buitenzorg getan haben.

Tectona ist die einzige der mitgebrachten tropischen Pflanzen, die in meinem Gewächshaus nicht ihre optimalen Wachstumsbedingungen vorfand. Denn auch im Sommer entstanden im Vergleich zu dem in Buitenzorg ausgepflanzten Exemplar kleinere Blätter. Wahrscheinlich ist die große Feuchtigkeit des Bodens nicht sehr günstig; je mehr das Licht abnahm, um so ungünstiger wurden die Bedingungen, so dass Ruhe der Hauptachse eintrat, wie sie bei den Topfexemplaren in Buitenzorg durch den Nährsalzmangel herbeigeführt wurde.

4. *Schizolobium excelsum* (Leguminose).

Diese Baumart stammt aus dem periodischen Klima Brasiliens; nach Schimper (1898, S. 278) ist sie während des Winters kahl und blüht am Ende von diesem. Nach Volkens (1912, S. 64) wirft der Baum in Java alljährlich Anfang November sein Laub ab, blüht dann und treibt 14 Tage später neues Laub. Daraus ergibt sich nur eine kurze Periode des Treibens im Jahr. Bei den in Buitenzorg kultivierten Exemplaren zeigen aber, wie Schimper schon mitgeteilt hat, einzelne Äste ein abweichendes Verhalten. Volkens

beobachtete einen kahlen Ast, der nach mindestens dreimonatlicher Ruhe im April austrieb und in 6 Wochen die Blattbildung beendet hatte.

Die etwa zweijährigen, im Topf kultivierten Exemplare wuchsen in Buitenzorg Winter 1910/11 vom 28. Oktober bis 7. Februar (Ende der Beobachtung) fort, nachdem sie allerdings durch dreimaliges Entblättern immer wieder aus der eintretenden Ruhe erweckt wurden. In Heidelberg setzte ich einen Keimling Februar (1911), Anfang Juni frei in mein Gewächshaus; er wuchs sehr kräftig heran, so dass er am Anfang September bereits eine Höhe von 74 cm erreichte. Die Blattbildung ging ununterbrochen vor sich bis zum 16. Dezember; dann trat in der ungünstigsten Zeit Ruhe ein, und das Bäumchen warf gegen Ende Dezember sämtliche Blätter ab. Für die Auffassung, dass die Ruhe durch die Außenbedingungen herbeigeführt worden ist, spricht die Tatsache, dass die beiden letzten Blätter 19,2 und 27,2 cm lang in ihrer eigentlichen Streckungsperiode noch vor Entfaltung der Fiedern zum Stillstand verurteilt wurden. Das Wachstum begann von neuem am 29. Januar und ging nun ungestört fort. Die beiden unfertigen Blätter vermochten aber nicht mehr ihr Wachstum aufzunehmen, sondern fielen ab.

5. *Albizzia stipulata* (Leguminose).

Diese in Mittel-Java verbreitete Art wirft nach Koorders (I, S. 305) im Ostmonssun ihre Blätter ab und steht monatelang kahl. Ein junger Baum im Garten von Buitenzorg wuchs von Ende Oktober bis Mitte Februar (Ende der Beobachtung) ununterbrochen fort. Die Topfexemplare wuchsen in der gleichen Zeit langsamer, aber ohne jede Ruhe (1911, S. 43).

Ein Keimling (Februar 1911) wuchs in meinem Gewächshaus kräftig heran, er bildete andauernd neue Blätter bis zum 29. Dezember. Dann trat ein Stillstand ein in der trübsten Zeit des Winters und er warf auch seine älteren Blätter ab; am 15. Januar nahm ich ihm seine letzten Blätter fort, und am 18. Januar begann deutliches Wachstum, das von da ab weiterging.

Diese fünf Baumarten, unter sich sehr verschiedenartig, zeigen in Form älterer Bäume in ihrer Heimat wie in Buitenzorg deutliche Periodizität (für *Albizzia stipulata* nicht sicher, da sie im Sommer in Buitenzorg nicht untersucht worden ist). Nur *Terminalia catappa* ist in West-Java einheimisch, die übrigen stammen aus einem periodischen Klima, sind an ihren natürlichen Standorten monatelang kahl und ruhen dann wahrscheinlich. Die jungen, von mir untersuchten Individuen dieser Arten zeigen bei allen ein durchaus abweichendes Verhalten. Bei *Terminalia* kann das Wachstum ein ganzes Jahr ununterbrochen vor sich gehen. Alle übrigen wachsen ebensowohl im Winter wie im Sommer, sie wuchsen in Heidelberg am stärksten im Sommer, d. h. zu einer Zeit, in der die

Art an ihren natürlichen Standorten ruht. Sie ruhten alle wesentlich in der gleichen Zeit hier zwischen November und Mitte Januar, d. h. zu einer Zeit, in der sie in den Tropen gerade wachsen, aber in der hier die geringste Lichtintensität und relativ niedrige Temperatur herrschten; also ist die normale Periodizität dieser Baumarten nicht eine notwendige, in der Konstitution der Spezies begründete Erscheinung, sondern vielmehr eine Folge ihrer Abhängigkeit von der Außenwelt, und daran wird nichts durch die Tatsache geändert, dass wir die Ursachen nicht genauer kennen, die in Buitenzorg zu der Periodizität führen.

Aber auf der anderen Seite unterscheiden sich diese Arten von denen der ersten Gruppe, die auch in unserem Winter ohne Ruhepausen wachsen. Wir können diesen Unterschied so ausdrücken, dass wir sagen: die beiden Gruppen zeigen ein verschiedenes Verhältnis der spezifischen Strukturen zur Außenwelt. Hier stoßen wir wirklich auf den zunächst als konstant vorauszusetzenden Faktor, eben die spezifische Struktur. Sie bestimmt, in welcher Intensität jede der wesentlichen äußeren Bedingungen sich mit den anderen kombinieren muss, um ein optimales Wachstum zu bewirken. Sie bestimmt aber auch, dass dieses aufhört, sobald in der Kombination nur einer der Faktoren unter eine gewisse Grenze sinkt oder auch über eine obere Grenze hinausgeht. Wir wissen sehr wohl, dass z. B. das Temperaturminimum, resp. das Maximum, nicht an einen einzelnen Temperaturgrad gebunden ist, sondern selbst etwas schwanken kann. Das erklärt sich daraus, dass eben nie die Temperatur allein über das Wachstum entscheidet, sondern immer nur in Verbindung mit den anderen Faktoren, z. B. dem von der Außenwelt abhängigen Ernährungszustand. Die beiden Gruppen von Arten unterscheiden sich also dadurch, dass die Grenzen der miteinander kombiniert wirkenden Faktoren bei der einen Gruppe anders gezogen sind als bei der zweiten. So kann *Albizzia moluccana* noch bei einer Lichtintensität wachsen, bei der *Albizzia stipulata* ruhen muss, und beide können noch bei einem Nährsalzgehalt des Bodens wachsen, bei dem *Tectona*, *Terminalia* u. a. zeitweilig zur Ruhe verurteilt sind. Die Konsequenz dieser Anschauungen verlangt, dass alle Arten der zweiten Gruppe bei konstant optimalen Außenbedingungen ebenfalls beständig fortwachsen. Das stimmt auch bis zu einem hohen Grade mit den Tatsachen überein, soweit es sich um junge Pflanzen handelt, bei denen es praktisch möglich ist, für die Konstanz einigermaßen zu sorgen. Indessen taucht jetzt die Frage auf, ob es nicht unter den tropischen Pflanzen auch solche gibt, bei denen die Verhältnisse komplizierter liegen. In der Tat werden wir solchen Pflanzen in der nächsten Gruppe begegnen.

Dritte Gruppe.

Die Blattbildung erfolgt in Schüben, nach jedem Schube kann Ruhe eintreten.

Die Blattbildung und das Sprosswachstum gehen nicht kontinuierlich vor sich, sondern mehr stoßweise, und nach Volkens folgt auf den Abschluss jedes Treibens notwendig eine Ruheperiode. Diese Art des Wachstums hängt augenscheinlich von spezifischen Eigenschaften ab, aber es bleibt die Frage zu untersuchen, ob nicht die Ruheperiode unter dem Einfluss äußerer Bedingungen mehr oder weniger beseitigt werden kann. Innerhalb dieser Gruppe kann man drei verschiedene Grade der Differenzierung unterscheiden:

a) Die Blätter sind in den aufeinanderfolgenden Schüben gleich gestaltet.

Beispiel: *Petraea volubilis*.

b) Die Blätter zeigen innerhalb eines Schubes eine auf-, dann absteigende Ausbildung in bezug auf die Größe.

Theobroma cacao, *Sterculia macrophylla*.

c) Die Blätter jedes Schubes sind anfangs Niederblätter, dann Laubblätter.

Litsaea latifolia.

1. *Petraea volubilis* (Verbenacee).

Die Sprossachse bildet in einem Schub gewöhnlich zwei Internodien und an den entsprechenden Knoten je ein Paar derber, länglich eiförmiger Blätter. An Topfpflanzen in Buitenzorg Winter 1910/11 konnte nach Abschluss des Wachstums eines Blattschubes eine Ruhezeit von mehreren Monaten eintreten. Ich wies nach (1911, S. 36, 44—45), dass bei anderen Topfpflanzen die Ruhe immer wieder ausgeschaltet werden konnte durch einfache Entblätterung. In Verbindung mit dem Aussetzen der Versuchspflanze in ein Beet, ließ sich diese vom 2. Dezember bis 15. Februar zu einem viermaligen Treiben bringen.

Ich nahm mehrere meiner Versuchspflanzen nach Heidelberg; eine von diesen wurde am 24. Juni im Augenblick des Ruhens frei in einen Erdhügel versetzt. Deutliches Treiben begann am 30. Juni. Die Pflanze wurde bis zum 13. Oktober, d. h. in $3\frac{1}{2}$ Monaten, zum sechsmaligen Treiben veranlasst, indem viermal die eben ausgewachsenen vier Blätter entfernt wurden, während die älteren am Stengel verblieben. Die Pflanze wurde vorsichtig im Herbst in neue Erde versetzt, das Treiben trat sofort wieder ein, das nächste wurde durch Entblätterung hervorgerufen. Nach beendetem Wachstum des letzten Triebes überließ ich wegen der ungünstigen Jahreszeit die Pflanze sich selbst. Nach einem Monat Ruhe erfolgte neues Treiben am 20. Dezember; bevor der Schub ausgewachsen

war, entwickelte sich am 19. Januar neben dem Hauptvegetationspunkt ein Seitenspross, der seitdem ununterbrochen fortwächst, indem er zunächst zwei gewöhnliche Blattknoten bildete und dann zu einem langen dünnen, etwas windenden Trieb wurde, der bis jetzt aus sechs aufeinanderfolgenden Internodien besteht. Die letzten sechs Internodien waren sehr lang, während die Blätter klein blieben und bei der leisesten Berührung abfielen. Der alte Spross hatte demgemäß vom 30. Juni bis 19. Januar mit einem Monat Ruhe neun Blattschübe gebildet, der neue Spross wuchs ohne Ruhe, ohne deutliche Blattschübe fort.

Die Wachstumszeit für die Blattschübe des Hauptsprosses betrug:

im Juli und August	12 Tage
im September	15 „
im Oktober und November .	23 „
im Dezember	25 „

Bei diesen Bestimmungen ist das erste Wachstum bei der Anlage nicht berücksichtigt, es wurde die Messung bei der Knospe begonnen, wenn eine Streckung in 24 Stunden merklich war.

Zum Vergleich hatte ich eine zweite Pflanze aus Buitenzorg in dem Topf, in dem sie Anfang Mai gesetzt war, in das gleiche Gewächshaus am 17. Juli gebracht. Sie hatte am Ende drei Zweige, die nacheinander je einmal austrieben. Eine zweite Periode des Treibens trat bei den drei Zweigen Ende September ein. Nach Abschluss des Wachstums des zuletzt treibenden Sprosses am 11. Oktober ging die Pflanze zur Ruhe über, die ca. 4 Monate bis zum 16. Februar dauerte. Dann begann einer der Zweige seinen dritten Blattschub. Der Unterschied der beiden Versuchspflanzen ist entsprechend den verschiedenen Bedingungen des Bodens außerordentlich groß.

Meine Versuche in Buitenzorg über Aufhebung der Ruheperiode durch Entblätterung berechtigen nach Volkens (S. 139) nicht zu dem Schluss, dass die Ruhe nicht nötig sei. Denn „pathologische Erscheinungen für die Erklärung des normalen Verhaltens heranzuziehen, ist immer misslich“. Ich glaube, kein Physiologe wird diesem Einwande die geringste Bedeutung beilegen. Wir können auf keinem anderen Wege als durch Versuche das „normale“ Verhalten erklären. Das bloße Anschauen von außen führt zu keinem Verständnis; man sieht gerade aus dem Werk von Volkens, dass das allgemeine Resultat, zu dem er gekommen ist, doch nur einen Verzicht auf jede Erklärung bedeutet. Es ist im Prinzip gleichgültig, ob ich eine Pflanze anormal hoher oder niederer Temperatur aussetze, ob ich nach Johannsen's Methode narkotisiere, oder nach der Methode von Molisch warmes Wasser benutze, ob ich die Pflanzen durch Trockenheit oder Verdunkelung, oder durch direkte Wegnahme der Blätter entlaube. Die Versuche beweisen das, was sie beweisen sollen, dass die Ruhe nicht allein durch die spezifische

Struktur bedingt ist, sondern zugleich durch die Außenwelt, und dass sie je nach deren Beschaffenheit von dieser eintreten oder nicht eintreten muss. Nach Volkens müsste man die *Petraca*-Pflanze, welche von Juli bis November nur zweimal getrieben hat, als normal bezeichnen, die andere, die in der gleichen Zeit achtmal getrieben hat, als pathologisch. Man könnte mit viel mehr Recht die Sache umkehren, wenn damit irgend etwas erreicht werden würde.

Dagegen ist es sehr wohl wert, darüber nachzudenken, wie bei einer Pflanzenart, gleich *Petraca*, das Verhältnis zur Außenwelt aufzufassen ist, da es sicher ein anderes ist, als etwa bei *Terminalia* oder *Albizia moluccana*. Einen Hinweis gibt uns das Verhalten des Seitensprosses, der den Hauptspross fortsetzte, aber zu meiner eigenen Überraschung fortwuchs, immer neue Internodien entwickelnd. Hier ist die bekannte Beziehung von Blatt- und Sprosswachstum augenscheinlich im Spiele. Aus irgendeinem uns nicht näher bekannten Grunde war das Blattwachstum vom ersten Schub ab äußerst gering und die Blättchen fielen leicht ab. Der gesamte Nahrungsstrom ging nach dem Vegetationspunkt und ließ ihn nicht zur Ruhe kommen. Für den gewöhnlichen Fall, den der Hauptspross darstellt, müssen nicht bloß die wachsenden, sondern auch die eben ausgewachsenen Blätter eine hemmende Wirkung auf das Wachstum des Vegetationspunktes ausüben, weil sie in der ersten Zeit durch ihre Assimilation und Transpiration den Nährsalzstrom zu sich hinlenken. Dadurch würde sich die Tatsache erklären, dass die Wegnahme nur der jüngsten ausgewachsenen Blätter völlig genügte, um den Vegetationspunkt zum Treiben zu bringen. Auf der anderen Seite ist aber die Wegnahme nicht nötig, vorausgesetzt, dass die Pflanze sehr reichliche Nährstoffe im Boden findet, so dass ein genügender Teil von diesen der Spitze zugeführt werden kann.

2. *Theobroma cacao* (Sterculiacee).

Die Art bildet nach Volkens Schübe von je 4—5 Blättern. Bei meiner Versuchspflanze wurden stets sechs Blätter erzeugt, von denen das erste sowohl wie das letzte kleiner als die mittleren waren, so dass wir hier ein Beispiel auf- und absteigender Blattgröße innerhalb eines Schubes haben. Nach Smith (1900, S. 275/276) treibt die Pflanze in Ceylon fünfmal im Jahr. Volkens beobachtete in Buitenzorg einen Baum, an dem zwischen Januar und Juni einige wenige Sprosse austrieben, bis am 20. Juni ein allgemeines Treiben begann; am 4. Oktober wurde ein zweites ausgiebiges Treiben festgestellt. Meine zweijährigen Pflanzen stammten aus Buitenzorg, eine von ihnen, noch im Treiben begriffen, wurde am 11. Juli frei ausgepflanzt. Ich gebe die Beobachtungen über die Wachstumsperioden:

1. Periode Ende Juni bis 14. Juli,
2. Periode 17. Juli bis 7. August,

3. Periode 7. August bis 15. September,
4. Periode 17. September bis 13. Oktober,
5. Periode 18. Oktober bis 19. November.

Es fand also von Ende Juni bis Mitte November ($4\frac{3}{4}$ Monate) ein ununterbrochenes Wachstum statt, namentlich bei Berücksichtigung der Tatsache, dass der Anfang des Wachstums erst von dem Momente ab bestimmt wurde, in dem das junge Blatt bereits 1 cm lang war. Der charakteristische wellenförmige Verlauf der aufeinanderfolgenden Blattschübe war dabei sehr deutlich. Erst mit dem letzten Stadium eines Schubes begann langsam der neue Blattschub sich zu zeigen.

Am 19. November trat Ruhe ein bis zum 6. Dezember. Entblätterungsversuche habe ich der Jahreszeit wegen nicht angestellt. Es begann neue Blattbildung, die bis zum 24. Januar fortging, aber bei der die Blättchen immer wieder vertrockneten, augenscheinlich wegen zu geringer Ernährung. Unterdessen hatten sich an Stelle des verkümmerten Vegetationspunktes drei Seitenknospen entwickelt, die seit 27. Januar lebhaft trieben und bis zum 27. Februar je einen normalen Blattschub gebildet hatten. Ich schnitt zwei Zweige ab, es entstanden in wenigen Tagen Anlagen neuer Knospen, der stehen gebliebene Zweig bildete am 4. März einen neuen Blattschub. *Theobroma* zeigt demgemäß, dass trotz deutlicher Ausbildung von Blattschüben diese unter sehr günstigen Bodenverhältnissen nicht durch Ruhepausen unterbrochen werden müssen, sondern dass die Achse lange Zeit fortzuwachsen vermag.

3. *Sterculia macrophylla* (Sterculiacee).

Dieser Baum, in ganz Java verbreitet, wirft nach Koorders (II, S. 144) seine Blätter einige Tage vor dem Blühen ab. Nach Volkens (1912, S. 13) wird die Art, wie die verwandten Formen, im Frühling kahl und scheint dann bald darauf sich neu zu belauben. Für *Sterculia javanica* wird ein zweites Treiben im Oktober angegeben.

Die Blätter werden auch bei dieser Art in deutlichen Blattschüben gebildet. Die Topfexemplare in Buitenzorg ließen sich im Laufe des Winters durch Entblätterung, kombiniert mit Nährsalzzufuhr, zu dreimaligem Treiben veranlassen. Eine meiner Versuchspflanzen wurde Anfang Juli frei in mein Gewächshaus gesetzt, sie zeigte eben hervortretende drei junge Blätter und wuchs von da ab ununterbrochen bis zum 11. Oktober, wo sie wegen ihrer Größe von ihrem Platz entfernt und in einen Topf gesetzt wurde. Das größte Blatt hatte eine Länge von 64 cm und eine Breite von 35,6 cm. Die Blattbildung stand mit dem Moment still und das angelegte junge Blatt hörte auf zu wachsen. Die Pflanze ruhte von da ab bis zum 15. Februar, wo ein neuer Schub von Blättern

hervortrat. In der Zeit des ununterbrochenen Wachstums waren die einzelnen Blattschübe nicht scharf zu unterscheiden, es wuchsen:

- 1.—3. Blatt von Anfang Juli bis 29. Juli,
- 4.—6. Blatt von 29. Juli bis Ende August,
- 7.—10. Blatt von Anfang August bis Anfang September,
- 11.—16. Blatt von Anfang September bis 3. Oktober,
17. Blatt angelegt nach 11. Oktober (Versetzung) nicht mehr wachsend.

Wir sehen also, dass eine Pflanze, deren ältere Individuen im Buitenzorger Garten nur einmal, vielleicht zweimal treibt, sowohl im Winter (Buitenzorg) wie im Sommer (Heidelberg) zu häufigem Treiben veranlasst werden kann, ja dass sie unter sehr günstigen Umständen 3 Monate hindurch ununterbrochen zu wachsen vermochte.

4. *Litsaea latifolia* (Lauracee).

Diese Art zeigt die schärfste Differenzierung innerhalb eines Blattschubes, indem am Anfang stets kleine schuppenförmige Niederblätter und dann die lederartigen Laubblätter entstehen. Volkens (S. 83) berichtet von einem Baum in Buitenzorg, dass er ihn nur einmal habe reichlich treiben sehen, aber keineswegs an allen Zweigspitzen, da einige in Ruhe blieben.

An Topfpflanzen machte ich in Buitenzorg einige Versuche. Ein verzweigtes, nicht treibendes Exemplar wurde am 27. Oktober 1910 entblättert, am 12. November waren neue Knospen deutlich; die Blattbildung ging fort bis zum 3. Januar 1911. Ich entblätterte am 11. Januar noch einmal; am 5. Februar traten neue Knospen auf. Eine zweite treibende Pflanze hatte ihr Wachstum am 2. Dezember beendet; nach Entblätterung traten am 3. Januar die Knospen hervor, die Entfaltung der Blätter ging bis zum Ende der Beobachtung (7. Februar) noch fort. Schon aus diesen Versuchen folgte, dass das Treiben sehr langsam vor sich ging und dass es nach der Entblätterung ca. 3 Wochen dauerte, bis neues merkbares Wachstum eintrat.

Eine der Buitenzorger Pflanzen wurde Ende Juni frei ausgepflanzt; die Knospe begann sich am 8. Juli zu regen, das Wachstum dauerte bis 2. August. Die jungen, eben ausgewachsenen Blätter des Haupttriebes wurden am 2. August entfernt. Am 8. August regte sich die Endknospe wieder und wuchs fort bis 19. September. Wieder wurden sechs neue Blätter entfernt; die Endknospe regte sich etwa am 30. September und wuchs fort bis zum 8. November. In der Zeit von Anfang Juli bis Anfang November (3 Monate) hatte der Hauptspross dreimal getrieben, die anscheinende Ruhezeit betrug etwa 8—11 Tage. In ihr erfolgte die Anlage und das erste Wachstum der Blätter. Ich überließ die Pflanze sich selbst; sie ruhte nun bis Mitte Dezember. Dann be-

gann die Endknospe von neuem an zu wachsen, sie hörte auf am 8. Februar, die Seitenknospen wuchsen bis 18. Februar.

Die vier zuletzt besprochenen Arten, sehr verschieden in ihrer morphologischen Differenzierung, sind unstreitig charakteristische Vertreter jener tropischen Pflanzen mit deutlich periodischem Wechsel von Wachstum und Ruhe. Nach den allerdings sehr lückenhaften Angaben sollen einige von ihnen nur 1—2mal im Laufe eines Jahres eine kurze Treibperiode haben. Erst die Versuche an den kleinen Exemplaren eröffnen uns einen Einblick in die Potenzen der spezifischen Struktur dieser Arten. Sie konnten, wie *Theobroma*, *Sterculia* monatelang ununterbrochen wachsen, solange die äußeren Bedingungen sehr günstig waren oder so lange, wie bei *Petraea*, außerdem eine Wegnahme der jüngsten Blätter die Aufhebung der Ruhe unterstützte. Nur bei *Litsaea* schien wegen der langsamen Entwicklung der Knospe eine gewisse Ruhe von 8—11 Tagen nötig zu sein. Alle ruhten eine Zeitlang in unserem ungünstigen Winter, weil auch Versuche während dieser Zeit unterlassen wurden.

Will man sich von der Eigentümlichkeit dieser Pflanzen eine Vorstellung machen, durch die ihr Unterschied gegenüber den anderen Gruppen gekennzeichnet wird, so kann man sagen, dass das Treiben eines neuen Blattschubes und die erste Zeit der Tätigkeit eben ausgewachsener Blätter eine Hemmung in dem Vegetationspunkt der Achse herbeiführt. Man kann diese Hemmung auf ungenügende Nährsalzzufuhr hypothetisch zurückführen (s. S. 268). Die hemmende Wirkung wird beseitigt entweder durch reichlich gedüngten Boden (*Theobroma*, *Sterculia*) oder kombiniert damit durch Wegnahme der eben gebildeten Blätter (*Petraea*, *Litsaea*). Am stärksten ist die Hemmung bei *Litsaea*, weil sie hier soweit geht, die Blattbildung des folgenden Blattschubes zu beeinflussen, so dass zuerst Niederblätter entstehen, die wir nach Goebel (1898, S. 185) als Hemmungsbildungen auffassen können. Der Versuch, auch diese Hemmung aufzuheben, wie es Goebel gelungen ist, konnte noch nicht gemacht werden.

Aber es kann auch Tropenpflanzen geben, für die diese Erklärung nicht ausreicht, bei denen die zur Ruhe führende Hemmung auf anderen, bisher unbekannten Vorgängen beruht. Ich habe früher (1911, S. 33) auf *Amherstia nobilis* hingewiesen, die zwar das ganze Jahr treibt, bei der aber ein Zweig nach Beendigung seines Wachstums monatelang ruht und auch nicht durch Entblätterung zum Treiben gebracht werden kann. Von solchen Pflanzen gibt es gewiss eine ganze Anzahl im Garten von Buitenzorg; ich erwähne noch *Dipterocarpus littoralis*, bei dem ich die Knospe eines Zweiges am 5. Dezember maß. Sie blieb unverändert bis 8. Februar (Ende der Beobachtung), obwohl ich am 5. Dezember die vier ersten Blätter, am 15. Dezember die weiteren zwölf großen Blätter entfernt hatte.

Bei *Dipterocarpus Dyeri* (vgl. Volkens 1912, S. 52) entblätterte ich einen ruhenden Zweig am 5. Dezember, und erst am 8. Februar bemerkte ich das erste deutliche Wachstum der Knospe. Eine Aufklärung über das Verhältnis dieser Arten zur Außenwelt lässt sich erst erhalten, wenn man mit jüngeren Exemplaren Versuche machen kann. Es kann hier die Ruhe enger mit der spezifischen Struktur verknüpft sein — aber Bestimmtes wissen wir darüber nicht.

Die Beobachtungen von Volkens, so dankenswert sie sind, weil sie das Verhalten vieler Baumarten in Buitenzorg beschreiben, lassen die von mir gestellten Fragen ganz offen. Volkens hat nur drei unperiodisch treibende Arten entdeckt: *Albizia moluccana*, *Filicium decipiens* und *Morinda citrifolia*. Eine zweite Gruppe treibt an einzelnen Ästen das ganze Jahr, wie *Amherstia nobilis* u. a. (S. 83; vgl. Smith, 1906). Eine dritte, sehr zahlreiche Gruppe treibt an allen Zweigen nur einmal, eine vierte Gruppe (*Terminalia catappa*, *Sterculia javanica*) meist zweimal, *Ficus fulva* bis zu dreimal. Es fragt sich, wie lange dauert die Zeit des Wachstums bei einem bestimmten Zweig von Beginn des Öffnens der Knospe bis zum Abschluss jedes Wachstums? Volkens (S. 84) gibt uns eine Liste der von ihm beobachteten Pflanzen; danach beträgt die Dauer des Treibens:

eine Anzahl Stunden	bei	<i>Amherstia nobilis</i> ,
wenige Tage	„	<i>Guetum Gueumon</i> ,
eine Woche	„	<i>Acer nireum</i> ,
8—10 Tage	„	<i>Sterculia laevis</i> ,
1½—2½ Wochen	„	<i>Sterculia javanica</i> ,
3 Wochen	„	<i>Dillenia aurea</i> ,
4 „	„	<i>Pangium edule</i> ,
6 „	„	<i>Schizolobium exelsum</i> ,
mehr als 2 Monate	„	<i>Memecylon oligoneurum</i> .

Die relativ lange Dauer von ca. 2 Monaten hat Volkens noch bei *Hopea Pierrii*, *Dryanobalanops* und *Shorea pinanga* bemerkt. Abgesehen von diesen Ausnahmen, ergibt es sich nach Volkens (S. 85), „dass im ganzen in den Tropen die Ausreifung des jungen Triebes rund ebenso lange Zeit erfordert wie bei uns“.

Diese allgemeine Folgerung ist sehr angreifbar, weil die Beobachtungen nicht genau genug sind, um die wirkliche Dauer des Treibens zu bestimmen und ferner, weil sie sich nur auf einen ganz kleinen Prozentsatz tropischer Pflanzen beziehen.

Was den ersten Punkt betrifft, so hat Volkens den Anfang des Treibens augenscheinlich dann angenommen, wenn er ohne Messungen deutlich junge, sich entwickelnde Blätter gesehen hat. Die erste, meist langsam verlaufende Periode des Wachsens hat Volkens nicht berücksichtigt; ich sehe dabei ganz von der noch langsamer verlaufenden Periode der Blattanlage ab, die nur auf mikro-

skopischem Wege zu verfolgen wäre. Ich kann die Beobachtungen von Volken's nur kontrollieren an jenen seit Treub berühmten Pflanzen, die ihre Blätter über Nacht gleichsam „ausschütten“ sollen. Das beruht nur auf einer Täuschung, die bei *Brownea coccinea* am verständlichsten ist, weil hier die wachsenden Blätter lange in der nicht auffälligen Knospe sich befinden und dann erst bei deren Aufbrechen plötzlich sichtbar werden. Ich gebe hier für *Amherstia* und *Brownea* meine Messungen an:

Amherstia nobilis.

Beginn der Messung	Länge des Triebes in cm	Aufhören des Wachstums	Dauer des Treibens
14. XI.	2,5	3. XII.	19 Tage
3. XII.	5,7	23. XII.	20 Tage.

Die Zeit des Treibens beträgt demgemäß nicht Stunden, sondern Wochen, sie ist in Wirklichkeit noch länger, da ich das erste Wachstum der Knospen nicht beobachtet habe.

Brownea coccinea.

Beginn der Messung	Länge des Triebes in cm	Aufhören des Wachstums	Dauer des Treibens
19. XI.	0,7	16. XII.	27 Tage
4. XII.	0,6	12. I.	39 Tage.

Hier bei *Brownea* habe ich meine Messungen an kleineren Knospen gemacht als bei *Amherstia*, dann, wenn sie in den folgenden Tagen um Millimeter sich verlängerten. Die zweite Knospe habe ich bereits noch früher gemessen; sie brauchte, um von 0,4 cm auf 0,6 cm heranzuwachsen, 10 Tage, so dass ihre Wachstumsperiode mindestens 49 Tage betrug. In der Hauptstreckungsperiode wachsen die Blätter in der Tat relativ schnell. Bei *Brownea* wie bei *Amherstia* bemerkte ich als Maximum in 24 Stunden 14 cm Zuwachs — das ist nach meinen Erfahrungen an anderen tropischen dikotylen Bäumen ein auffallend hoher Betrag.

Wenn nun auch die Dauer des Treibens, die Volken's für viele Bäume angibt, wahrscheinlich oft zu kurz angenommen ist, so bleibt doch die Tatsache, die er hervorhebt, bestehen, dass das Treiben innerhalb bestimmter Zeiten erfolgt und dann Ruhe eintritt. Aber man darf nicht daraus schließen, dass die Mehrzahl der Bäume sich ebenso verhalte. Ich will hier nicht auf die früher besprochenen monokotylen Palmen, Musaceen, Farnbäume u. s. w. eingehen, sondern mich hier nur auf dikotyle holzige Pflanzen beschränken, bei denen ich in Buitenzorg, das Wachstum eines bestimmten Zweiges messend, kontrolliert habe. Die betreffenden Pflanzen hatte ich als wachsend seit Anfang November mir gemerkt, die Messungen selbst habe ich etwas später angefangen. Nur jene Pflanzen führe ich an, deren Zweige in vollem Treiben begriffen waren und es auch nach

Beendigung der Messungen im Februar blieben; ich gebe in der Tabelle die Zeit der wirklichen Messung an.

Nr.	Name der Pflanze	Familie	Das Wachstum gemessen vom	Dauer in Tagen
1	<i>Wormsia pteropoda</i>	Dilleniacee	23./XI.—14./II.	83
2*	<i>Dillenia ovata</i>	„	28./XI.—14./II.	78
3	<i>Albizzia stipulata</i>	Leguminosce	28./XI.—14./II.	78
4	<i>Ficus geocarpa</i>	Moracee	2./XII.—14./II.	74
5*	<i>Heptapleurum farinosum</i>	Araliacee	28./XI.—6./II.	70
6*	<i>Pterospermum semisagittatum</i>	Sterculiacee	9./XII.—14./II.	67
7*	<i>macrocarpum</i>	„	9./XII.—14./II.	67
8	<i>Scaevola sericea</i>	Goodeniacee	5./XII.—9./II.	66
9*	<i>Cerbera odollam</i>	Apocynacee	7./XII.—8./II.	63
10*	<i>Hibiscus tiliaceus</i>	Malvacee	8./XII.—8./II.	62
11*	<i>Wendlandia paniculata</i>	Rubiacee	9./XII.—8./II.	61
12*	<i>Cerbera lactaria</i>	Apocynacee	7./XII.—6./II.	61
13	<i>Duranta Plumieri</i>	Verbenacee	12./XII.—6./II.	56
14	<i>Caryophyllus aramatica</i>	Myrtacee	13./XII.—8./II.	55
15*	<i>Tabernaemontana sphuerocarpa</i>	Apocynacee	17./XII.—8./II.	53
16*	<i>Chionanthus montana</i>	Gentianacee	17./XII.—8./II.	53
17	<i>Sonneratia acida</i>	Sonneratiacee	19./XII.—9./II.	52
18*	<i>Leucosyke capitellata</i>	Urticacee	19./XII.—8./II.	51
19	<i>Cassia glauca</i>	Leguminosce	21./XII.—8./II.	49
20	<i>Solanum grandiflorum</i>	Solanacee	22./XII.—8./II.	48
21	<i>Sanchezia nobilis</i>	Acanthacee	24./XII.—9./II.	47
22	<i>Acalypha Hamiltoniana</i>	Euphorbiacee	24./XII.—8./II.	46
23	<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	Leguminosce	24./XII.—8./II.	46
24	<i>Honckenya ficifolia</i>	Tiliacee	24./XII.—8./II.	46

Von den aufgeführten Arten wurden drei als junge Pflanzen in Heidelberg kultiviert: *Ficus geocarpa*, *Scaevola sericea*, *Albizzia stipulata*. Die beiden ersten wuchsen ununterbrochen, die letztere hatte nur eine kurze Ruheperiode im Winter (S. 264). Jedenfalls zeigten auch alle anderen Arten ein sehr viel längeres Wachstum als die meisten der von Volkens beobachteten Arten. Dabei ist allerdings ein Punkt zu beachten.

In der Tabelle habe ich diejenigen Bäume mit einem Stern bezeichnet, bei denen ich Sprosse untersuchte, die aus der Basis oder aus dem unteren Teil des Stammes entsprangen. Ich tat dies wesentlich aus dem Grunde, weil sie für die Messungen bequemer erreichbar waren als weiter oben befindliche Sprosse und außerdem besser ernährt schienen. Volkens (S. 125) betont ebenfalls, dass diese basalen Sprosse, die er Wasserreiser nennt, üppiger wachsen und reicher beblättert sind; die Blätter dauern auch längere Zeit aus als die der oberen Zweige. Er unterlässt aber jeden Versuch, diesen Unterschied für das ganze Problem auszunutzen, weil er zu sehr von der Idee beherrscht ist, dass das Treiben allein von der erblichen Natur abhängt. Es ist doch aber nicht anzunehmen, dass die basalen Sprosse andere erbliche Eigenschaften besitzen, wie

obere Zweige. Vielmehr ist das Verhalten der ersteren ein direkter Beweis für die Wirkung der Außenwelt. Diese Sprosse stehen in nächster Verbindung mit dem Wasser und Nährsalz aufnehmenden Wurzelsystem, sie schöpfen direkt aus der Quelle, während die oberen viel weiter entfernt sind und diese Stoffe mit hundert anderen teilen müssen. Diese nicht bestreitbaren Beziehungen bestätigen nur das, was meine Versuche mit jüngeren Exemplaren gesichert haben. Diese wuchsen monatelang ununterbrochen fort, während Sprosse älterer Bäume in Buitenzorg monatelang ruhen. Das lässt sich meiner Meinung nach nicht anders erklären, als dass die Wachstumsbedingungen für solche älteren Bäume nicht das ganze Jahr hindurch optimal sein können. Da Temperatur, Feuchtigkeit, Licht, soweit wir heute übersehen können, in Buitenzorg nicht so schwankend sind, um als allein entscheidende Faktoren herangezogen zu werden, so führt das zu der von mir verteidigten Ansicht (1911, S. 46), dass dem Nährsalzgehalt des Bodens eine maßgebende Rolle zufallen muss. Es kann auch kein Zufall sein, dass gerade dikotyle Bäume in den Tropen den gewiss merkwürdigen Wechsel von Ruhe und Treiben zeigen, dagegen nicht die dort wachsenden Palmen, Musaceen, Farnbäume, dikotylen Sträucher u. s. w. Vielmehr verstehen wir es, wenn wir einerseits bedenken, dass der Boden, z. B. in Buitenzorg, durchaus nicht einen unerschöpflichen Reichtum an Nährsalzen besitzt und dass unter allen Umständen der Stamm nur eine begrenzte Menge davon leiten kann, und wenn wir andererseits überlegen, dass jeder ältere Baum Hunderte und Tausende von Sprossen besitzt, die um die zugeführte begrenzte Nährsalzmenge kämpfen müssen. Volkens weist mir gegenüber auf den fruchtbaren Boden von Tjibodas hin. Einmal sind wir über das Treiben dort fast gar nicht orientiert. Volkens gibt für ein paar Bäume wie *Acer nireum*, *Altingia excelsa*, die Zeit des Treibens an, aber wie lange sie dauert, wie oft sie sich wiederholt, ist unbekannt. Zweitens habe ich schon darauf aufmerksam gemacht, dass auch im Urwald bei der ungeheuren Zahl wachsender Pflanzen ein sehr heftiger Konkurrenzkampf um die Nährsalze stattfinden muss.

In Wirklichkeit ist die Bodenfrage äußerst kompliziert; selbst für unsere Gegenden birgt der Boden noch viele ungelöste Probleme, wie vielmehr in den Tropen. Es kommt nicht bloß auf die Menge der einzelnen Nährsalze an, sondern auf das Verhältnis ihrer Mengen, auf den Einfluss der physikalischen Struktur des Bodens, ferner auf die Bakterien und Pilze, die Verwesung und Zersetzung bewirken, auf die Ausscheidungsprodukte der Wurzeln und auch auf die gegenseitige Einwirkung der nebeneinander wachsenden Pflanzen. Man braucht nur daran zu denken, dass ein mächtiger Baum, der sich in vollem Treiben befindet, infolgedessen in kurzer

Zeit den Boden seiner Umgebung verändern muss. Das kann nicht allein langsam auf ihn selbst zurückwirken, sondern ebenso sehr auf das Treiben der neben ihm befindlichen Bäume. Ich erwähne dies nur, um zu zeigen, dass die Folgerungen von Schimper, Volkens u. a. über die Unabhängigkeit der Periodizität vom Klima deshalb jeder sicheren Grundlage entbehren, weil allein auf die Temperatur und Feuchtigkeit, nicht aber auf die wechselnde Beschaffenheit des Bodens Rücksicht genommen wird.

Der entscheidende Einfluss der Außenwelt auf die Periodizität tritt aber auch in einer anderen auffälligen Weise zutage bei Pflanzen, die aus einem deutlich periodischen Klima stammen. Die Beobachtungen Schimper's sind fast ausschließlich an solchen Pflanzen gemacht worden, aber auch ein Teil der von Volkens untersuchten Bäume gehört der gleichen Kategorie an. Unstreitig liegen die Verhältnisse verwickelter als bei den in Buitenzorg einheimischen Arten, weil bei den ersteren Nachwirkungen eine Rolle spielen können, die ohne spezielle Untersuchungen gar nicht kontrolliert werden können. Aber mögen sie nun vorhanden sein oder nicht, das beseitigt nicht die Tatsache, dass solche Pflanzen in ihrem Leben durch das relativ gleichmäßige Klima wesentlich beeinflusst werden. In Übereinstimmung mit Schimper, an einem viel reicheren Material, wies ich nach, dass Pflanzen aus dem periodischen Klima von China, Japan, Nordamerika, Südeuropa in Buitenzorg während des Winters treiben, so dass der Baum als Ganzes nicht zur Ruhe kommt. Bei einigen wenigen Baumarten verhielten sich die Pflanzen, als wären sie im Sommer in ihrer Heimat. Eine Buxusart (*sempervirens* oder eine verwandte Art) wuchs und blühte reichlich in Buitenzorg, noch besser in Tjibodas. Die japanische Kastanie, ferner *Eriobotrya japonica* waren in Tjibodas im Winter normal beblättert, blühten und fruchteten. Aber bei der Mehrzahl trat jener Charakter hervor, den Schimper besonders hervorgehoben hat: das ungleichmäßige Verhalten der Zweige eines Baumes, von denen einige trieben, während andere sich in Ruhe befanden. Volkens hat entsprechende Beobachtungen gemacht, besonders auffallend bei einer Zizyphusart (S. 59, vgl. ferner S. 124). Auf meine Beweisführung, dass es sich hier um einen Einfluss des Klimas handeln muss, ist Volkens nicht weiter eingegangen. Er sagt von solchen Bäumen: „Die Periodizität ist an ihnen nicht unterdrückt, sie ist nur gleichsam vom Stamm weggerückt, indem jede einzelne Knospe sich individualisierte. „Das ist nichts weiter als eine Umschreibung der Tatsache; das Problem, welche Ursachen ein solches auffallendes Benehmen herbeiführen, wird nur verdeckt, aber nicht geklärt.

Dieses Problem tritt uns in relativ einfachster Form bei *Tectona grandis* gegenüber, die an jungen Exemplaren Winter wie Sommer

zu treiben vermag. Die älteren Bäume ruhen in Ost-Java während der Trockenzeit im Sommer, treiben an allen Zweigen zur Regenzeit im Winter. Zwei Bäume in Buitenzorg zeigten im Winter 1910/11, wo ich sie genau kontrollierte, das gleiche Phänomen der Astindividualität. Neben treibenden Ästen fanden sich kahle, völlig ruhende. Was fällt eigentlich der Pflanze ein, zu dieser Zeit teilweise zu ruhen, in der ihre „erbliche“ Natur sie zwingen sollte, zu treiben? Das kann doch nur eine Folge des veränderten Klimas sein. West-Java unterscheidet sich von Ost-Java wesentlich durch die viel größere Feuchtigkeit im Sommer. Nach meinen Erfahrungen der Kultur mit *Tectona* nehme ich an, dass sehr lange andauernder hoher Wassergehalt des Bodens das Wurzelwachstum einschränkt. Da andererseits die Assimilation ungestört weitergeht, so kann an einzelnen Zweigen ein Missverhältnis zwischen den fort und fort erzeugten organischen Substanzen, besonders Kohlehydraten und der relativ zu geringen Zufuhr von Nährsalzen entstehen, so dass dann Ruhe eintritt. Mag das richtig sein oder nicht, die Tatsache selbst von dem entscheidenden Einfluss des Klimas kann nicht so beiseite geschoben werden, wie es bei Volkens geschieht.

Im Zusammenhang mit diesen Erscheinungen berührt Volkens auch die Frage nach der Akklimatisation; seinen Anschauungen gemäß bestreitet er, dass sie jemals eine Unterdrückung der Periodizität erreicht; „sie modellt sie stets nur um“. Ich glaube nicht, dass das Problem, um das es sich hier handelt, dadurch klargestellt wird. Ich möchte meinerseits untersuchen, was unter Akklimatisation zu verstehen und was von ihr zu erwarten ist.

Allerdings werde ich eine Seite des ganzen Problems hier nicht berühren, nämlich die Frage, ob durch länger andauernden Einfluss eines fremden Klimas neue Varietäten hervorgerufen werden. Sichere eindeutige Tatsachen liegen bisher nicht vor. Auch auf die Nachwirkungen, die bei den Samen vielleicht auftreten könnten, will ich nicht eingehen. Ich will von der Voraussetzung ausgehen, dass die spezifische Struktur konstant bleibt und dann wird das Verhalten einer Art in einem fremden Klima reguliert durch ihre potentielle Variationsbreite, die bestimmt wird durch das Verhältnis der Außenwelt zu ihrer spezifischen Struktur. Berücksichtigen wir hier nur das vegetative Wachstum, so bestimmt die Struktur, innerhalb welcher Grenzen aller wesentlichen äußeren Faktoren das Wachstum erfolgen kann. Es gibt für die Art eine gewisse Kombination der Intensitäten dieser Faktoren, die ein optimales Wachstum bedingen. Schimper (1898, S. 50) nennt es das ökonomische Optimum. Aber das Wachstum erfolgt auch bei veränderten Kombinationen bis zu einer gewissen Grenze, bei der ein Faktor (unter Umständen auch mehrere) eine zu geringe, eventuell auch eine zu hohe Intensität erreicht. Wenn das fremde Klima Bedingungen

zeigt, die sich längere Zeit hindurch nahe diesen Grenzen bewegen oder sie überschreiten, kann die betreffende Art nicht gedeihen. Würden wir experimentell das Verhältnis der Wachstumsbedingungen einer Art genau kennen und würden wir ebenso die Bedingungen des fremden Klimas kennen, so könnten wir voraussagen, wie die Art sich in diesem verhalten würde.

Für Klimate mit starken Extremen, z. B. mit sehr niedriger oder sehr hoher Temperatur u. s. w., lässt sich leicht das Resultat für viele Pflanzenarten voraussagen. Dagegen lässt es sich nicht so einfach erkennen, wenn wir z. B. Pflanzen aus einem warm temperierten Klima (Mittelmeerländer, Japan) in die Tropen versetzen. Hier lehrt uns erst der praktische Versuch, wie die Pflanze sich verhält, da wir weder die Bedingungen des Wachstums, noch die des Klimas genau genug kennen. Es gibt zweifellos Arten, die sich einem fremden Klima akklimatisieren, d. h. in ihm gedeihen, weil seine Bedingungen den Wachstumsbedingungen jener Arten entsprechen. Gerade Java ist sehr reich an fremden Einwanderern, die sich dort sehr verbreitet haben (vgl. die interessante Zusammenstellung bei Backer, 1910). Ein großer Teil davon stammt aus der warmen Zone anderer Länder, besonders Amerikas, und zeigt nur noch in einer Beziehung den Einfluss des fremden Klimas insofern einige niemals zur Fruchtbildung gelangen. Aber auch mitteleuropäische Pflanzen können in den kühleren Bergregionen vortrefflich gedeihen, wie *Plantago lanceolata*, *Taraxacum officinale*. Jeder, der im Winter Tosari in Ost-Java (ca 2000 m hoch) besucht, wird erstaunt sein, eine Anzahl bekannter Pflanzen dort verwildert in üppigem Wachstum und Blüten zu sehen, vor allem *Tropaeolum majus*. Ob nun die ausdauernden Pflanzen wie *Plantago*, *Taraxacum*, im Sommer ebenfalls fortwachsen, ist mir nicht bekannt. Es wäre ein Versuchsgarten in Tosari von großer Bedeutung für die ganze Frage, da das Klima augenscheinlich viel günstiger für die europäischen Pflanzen ist als z. B. Tjibodas. Wegen des Mangels an Beobachtungen das ganze Jahr hindurch sind diese akklimatisierten Pflanzen für unsere Hauptfrage nicht entscheidend, wie es sich mit ihrer Periodizität verhält.

Indessen kann es nicht zweifelhaft sein, dass sogar die sogen. einjährigen Gewächse, die ihr Leben in einer relativ kurzen Vegetationsperiode abschließen, noch die Potenz besitzen, sehr viel länger fortzuwachsen. Ein ausgezeichnetes Beispiel ist die Tabakpflanze (*Nicotiana tabacum*), die überall in den wärmeren Ländern kultiviert wird. In meinem Gewächshaus ging im Frühjahr 1909 eine Keimpflanze auf, die ich dann weiter kultivierte. Im gleichen Sommer zu einer mäßigen Blütenbildung kommend, wuchs sie zu meiner Überraschung auch im folgenden Winter fort; sie wächst jetzt seit 3 Jahren ununterbrochen. Wahrscheinlich wird die Pflanze

nach einiger Zeit zugrunde gehen müssen, weil sie ihrer spezifischen Struktur nach nur ein geringes Dickenwachstum des Stammes besitzt und weil die im Innern absterbenden Zellen leicht zum Anlass der Fäulnis und des Absterbens werden können. Immerhin haben wir hier ein sicheres Beispiel für ein langes unperiodisches Wachstum einer einjährigen Pflanze. Dazu kommt, dass ihre Vegetationspunkte überhaupt die Fähigkeit zu einem unbegrenzten Wachstum besitzen. Denn junge Seitensprosse der betreffenden Tabakpflanze konnten leicht als Stecklinge kultiviert werden; ich habe zahlreiche neue Tabakpflanzen auf diesem Wege erhalten. An einer von diesen habe ich durch tägliche Messungen festgestellt, dass sie den ganzen Winter bei mir ununterbrochen wächst, ebenso wie im Sommer. Auf diesem Wege kann man also die Tabakpflanze genau wie das Mycelium eines Pilzes zu fortdauerndem Wachstum bringen. Was hier für die einjährige Pflanze gilt, das lässt sich in noch höherem Grade für perennierende Gewächse nachweisen.

Zunächst erinnere ich daran, dass perennierende Pflanzen, deren Wachstumsbedingungen bekannt sind und praktisch sich einigermaßen verwirklichen lassen, keine Ruhe zu zeigen brauchen. Ich (1911, S. 7—13) habe bereits nachgewiesen, dass Pflanzen selbst aus unserem Klima sich so verhalten und sowohl in unseren Gewächshäusern den ganzen Winter wachsen, wie auch in Buitenzorg im Winter 1910/11 gewachsen sind. Dabei waren die Bedingungen in Buitenzorg für sie durchaus nicht optimal; keine der Pflanzen würde sich längere Zeit in Buitenzorg halten oder sogar verwildern können. Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, dass sie in Tosari ebensogut im Winter wie bei uns im Sommer gedeihen würden. Ebenso gibt es, wie ich vorhin nachgewiesen habe, tropische Pflanzen, die im Winter in meinem Gewächshaus ohne Periodizität wachsen wie im Sommer. Abgesehen von den genau kontrollierten Pflanzen, schienen nach gelegentlichen Beobachtungen auch zahlreiche Pflanzen, wie Farne, Musaceen, Palmen während des Winters in unserem Gewächshaus langsam, aber doch beständig zu wachsen. In bezug auf die Sträucher, die aus periodischem Klima stammen und im Winter in Buitenzorg wachsen und blühen, liegen bisher keine Beobachtungen für den Sommer vor. Ich will nur einen Strauch erwähnen, der sicher das ganze Jahr wächst und wohl ursprünglich aus einem periodischen Klima stammt: die *Thea assamica*, die an den Abhängen des Himalaya, bei Darjeeling anscheinend im Winter ruht, in Java beständig treibt. Denn nach Mitteilungen des Herrn von Boska wird auf seiner Plantage Taloen (ca. 1800 m) jede Tee-pflanze alle 11 Tage das ganze Jahr hindurch gepflückt; Herr Lotsy teilte mir persönlich mit, dass auf einer tiefer gelegenen Plantage sogar alle 10 Tage gepflückt wird. So gibt es gewiss

noch andere Sträucher, die unter gleichmäßigen, ihnen zusagenden Bedingungen keine Periodizität besitzen.

Die dikotylen Bäume aus periodischem Klima sind schon vorher besprochen worden. Es gibt solche, die in Tjibodas sich akklimatisiert haben. Bei zahlreichen anderen ist die Akklimatisation nicht vollständig, sie wachsen in gleichmäßigem Klima ununterbrochen, aber mit einem Wechsel von Ruhe und Wachstum an einzelnen Zweigen. Für diejenigen Arten, für welche ich nachgewiesen habe, dass sie in jungen Exemplaren Sommer wie Winter wachsen können, muss man folgern, dass die äußeren Bedingungen des Klimas von Buitenzorg oder auch Tjibodas nicht völlig optimal für ältere Bäume sind (s. S. 275). Ein Beweis für eine „erbliche“ Periodizität lässt sich überhaupt nicht ohne weiteres durch die relativ groben Versuche der Akklimatisation führen, sondern nur durch solche Versuche, in denen bei genauester Kenntnis der Wachstumsbedingungen und bei praktischer Verwirklichung von ihnen gezeigt wird, dass trotzdem eine Pflanze periodisch wächst. Es ist aber dieser Nachweis durchaus nicht sehr einfach zu führen. Die Buche (*Fagus sylvatica*) bei uns zeigt gewiss eine ausgesprochene Periodizität, und doch besteht die Möglichkeit, dass diese feste Periodizität nicht allein von der spezifischen Struktur abhängt, sondern nur insofern, als ihr zufolge die lange Zeiträume hindurch wirkende äußere Periodizität sehr tiefgehende Nachwirkungen hervorgerufen hat. Wegen dieser Möglichkeit wird man nicht aufhören, nach Bedingungen zu suchen, die diese Nachwirkungen mehr oder weniger beseitigen.

Aus den gesamten Darlegungen folgere ich, dass der Glaube an eine allgemeine „primäre“ Rhythmik der Pflanzen, wie ihn Schimper, neuerdings Volkens, vertreten, durch eine Reihe Tatsachen bereits widerlegt, durch andere sehr erschüttert ist und nur durch solche Beobachtungen gestützt wird, die bisher nicht einer eingehenden physiologischen Forschung unterworfen werden konnten. Es wird erst die Zukunft entscheiden, in welchen Fällen wirklich eine durch die spezifische Struktur festgelegte Rhythmik vorkommt.

II. Der Laubabfall tropischer Pflanzen.

Nach den Erörterungen über das Treiben kann ich mich über den Laubabfall weit kürzer fassen, ich tue es um so mehr, als ich eingehende Beobachtungen selbst nicht gemacht habe. Ich will nur die Gründe untersuchen, auf denen die Auffassung von Volkens über die Periodizität auch dieses Vorganges beruht.

Wenn ein Blatt ausgewachsen ist, so tritt früher oder später der Tod ein — das müssen wir zunächst als Tatsache anerkennen. Experimentelle Untersuchungen, die Lebenszeit der Blätter zu verlängern, existieren noch kaum. Volkens hat den Laubabfall tro-

pischer Bäume in Buitenzorg untersucht und darüber eine Menge interessanter Beobachtungen gesammelt. Er gibt aber ausdrücklich an (S. 122), dass das Fallen der Blätter viel weniger ausgesprochen periodisch verläuft als die Blatterneuerung. Dabei hat Volkens auch hier nur dikotyle Bäume berücksichtigt, dagegen nicht die zahllosen anderen Pflanzen, wie Farne, Palmen, Musaceen, dikotyle Sträucher. In der Tat sieht man auch nie ein plötzliches Abwerfen der größeren Masse von Blättern dieser Pflanzen. Es kann doch keine Täuschung sein, dass man im Garten von Buitenzorg mit so vielen fremden Baumarten während des Winters Laubabfall in allen Graden beobachtet, während man außerhalb des Gartens ihn so selten sieht. Sowie das der Fall ist, findet man, dass der Baum aus einem periodischen Klima stammt, wie z. B. *Eriodendron*. Auch im Berggarten von Tjibodas mit seinen fremden Pflanzen fallen die ganz oder halb kahlen Bäume ungemein auf. Ich habe mich bei meinen Besuchen Anfang November und Anfang Februar aber vergeblich bemüht, im Urwald von Tjibodas kahle oder auch nur halb kahle Pflanzen zu sehen. Nun hat Volkens einen starken Laubabfall auch bei Bäumen beobachtet, die in West-Java einheimisch sind oder im Urwald leben, wie z. B. *Acer nireum*, *Altingia excelsa*. Das zeigt, dass auch in diesem Klima der Prozess erfolgen kann. Aber das beweist doch nicht, dass ein solcher anscheinend periodischer Laubabfall die Regel bei den Tropenpflanzen ist. Gegenüber der großen Masse dieser wird es vielleicht ein kleiner Prozentsatz sein. Jedenfalls müssen wir viel umfassendere Untersuchungen abwarten, ehe wir anerkennen, dass in den Tropen mit gleichmäßigem Klima periodisch abwerfende Pflanzen durchschnittlich häufiger sind als unperiodisch abwerfende.

Wir wollen hier ausschließlich die Bäume berücksichtigen, bei denen Volkens ein regelmäßiges Abwerfen der Blätter beobachtet hat. Nach seinen Angaben ist es wahrscheinlich, dass eine Anzahl Bäume in einer Frist von 12—14 Monaten ihr Laub zweimal wechseln; bei *Ficus fulva* tritt der Prozess sogar dreimal im Jahr ein. Volkens hat die meteorologischen Daten für Temperatur und Feuchtigkeit während der Beobachtungszeit verglichen und keine Beziehung zwischen diesen Daten und dem Laubabfall feststellen können. Die Blätter können sowohl in der Regenzeit wie in der relativ trockenen Zeit fallen. Daher kommt Volkens zu dem Resultat, dass der Laubabfall in keiner Beziehung zum Klima stehe, sondern eine Folge der erblichen Natur sei.

Gegen diese Ansicht lassen sich wichtige Einwände erheben, die jedenfalls zeigen, dass sie viel zu wenig begründet ist. Wir wissen, dass die Blätter früher zum Abfallen kommen können, als sie es normalerweise tun, wenn ihre Lebensbedingungen verändert werden. Volkens weist selbst auf die Versuche von Vöchting

und Jost hin, nach denen die Hemmung der Assimilation den frühen Tod herbeiführt. Ich wies nach, dass auch eine Anzahl Tropenpflanzen in Töpfen ihre sämtlichen Blätter in kürzester Zeit abwarfen, als sie verdunkelt wurden. Noch wichtiger ist die bekannte Tatsache, dass bei einer gewissen Trockenheit des Bodens und bei starker Transpiration die Blätter zum Abfallen gebracht werden. Im letzten Sommer (1910) hat die Natur ein großartiges Experiment gemacht, das meine Anschauungen über die relative Ruhe auch bei unseren Holzpflanzen glänzend bestätigte. In dem überaus heißen und trockenen Juli und August warfen zahlreiche Individuen einer Baumart, wie die Linde, Rosskastanie und ebenso zahlreiche andere Baum- und Straucharten, völlig ihr Laub ab und fingen dann gleich wieder an zu grünen. Die Tropenpflanzen verhalten sich nicht anders, meine Bäumchen in Töpfen, verschiedensten Arten angehörig, warfen nach Unterbrechung des Begießens sämtlich ihre Blätter ab. Sehr wahrscheinlich würde auch eine relativ niedere Temperatur die gleiche Wirkung haben und ebenso die Entziehung von Nährsalzen — genauere Untersuchungen wären in dieser Hinsicht sehr erwünscht.

Wir können sagen, dass ganz verschiedenartige äußere Faktoren ein Abwerfen der Blätter herbeiführen können. Gewiss wird man Volkens Recht geben, dass die meteorologischen Angaben über Temperatur und Feuchtigkeit nicht ohne weiteres zur Erklärung ausreichen. Dann muss man sich fragen, ob nicht die Verhältnisse des Bodens auch hier eine Rolle spielen; man darf jedenfalls nicht aus der Unkenntnis dieser Dinge auf ihre Unwirksamkeit schließen.

Volkens gibt selbst eine Reihe Beobachtungen, die auf den Einfluss der Außenwelt hinweisen. Er sagt (S. 97), dass die aus der Basis des Stammes oder an dickeren Ästen entspringende Sprosse sich oft so auffällig durch ihre Beblätterung von dem sonst kahlen Baum abheben. Er berichtet auch, dass junge *Tectona*-Bäumchen in Ost-Java während des Sommers beblättert sind. Das stimmt mit den Angaben des Herrn Oberförster Los überein (meine Arbeit 1911, S. 50), nach denen auch der Stockausschlag von *Tectona* zur Trockenzeit beblättert ist. Schon Wright (1905, S. 427) hat darauf aufmerksam gemacht, dass bei einer Reihe Arten der periodische Laubabfall erst bei älteren Bäumen eintritt. Alles dieses zeigt, dass es beim Blattabfall wie beim Treiben auf die von mir vorhin hervorgehobenen Beziehungen zur Außenwelt ankommt. Die genannten Sprosse oder jungen Pflanzen können noch mit der vom Boden gelieferten Menge des Wassers und der Nährstoffe auskommen, ältere Bäume nicht mehr zu allen Zeiten.

Ferner teilt Volkens nach eigenen Aufzeichnungen, wie nach denen von Smith mit, dass die gleichen Individuen in Buitenzorg beträchtliche Schwankungen des Blattabfalls in verschiedenen Jahren

aufweisen. Ausführlich schildert er das oft ganz verschiedene Verhalten der einzelnen Individuen der gleichen Spezies. Was hat das alles mit der erblichen Periodizität zu tun? Das weist immer wieder darauf hin, dass hier der Wechsel des Klimas im Lauf der Jahre oder lokale Verschiedenheiten des Standortes wesentlichen Einfluss haben.

Die äußeren Bedingungen können ganz indirekt auf den Blattabfall gewisser Baumarten einwirken. Wir können von der Vorstellung ausgehen, dass, wenn ein Baum stark treibt, er dadurch den Wasser- und Nährsalzstrom zu sich hin- und von den alten Blättern ablenkt, infolgedessen diese zum Abfall gebracht werden. Dieser Vorgang kann dann eintreten, trotzdem nach den meteorologischen Zahlen genügende Feuchtigkeit vorhanden zu sein scheint. Wir können so die Tatsache verstehen, die Volkens (S. 72) für zahlreiche periodisch abwerfende Bäume in Buitenzorg nachgewiesen hat, dass nämlich der alte Blattschub vor, mit oder nach dem Treiben eines neuen Blattschubs abgestoßen wird.

Bei anderen Baumarten kann der Übergang zur Blütenbildung die gleiche Rolle spielen, z. B. bei *Eriodendron*, *Bombax*. Die Ursache des Blattabfalls hängt dann zusammen mit der Ursache der Blütenbildung, die selbst wieder durch die Außenwelt bedingt ist. Schließlich muss für zahlreiche, von Volkens untersuchte Arten der Umstand berücksichtigt werden, dass sie aus einem periodischen Klima stammen. Wir sehen hier die ganz entsprechenden Erscheinungen wie beim Treiben, vor allem die Astindividualität; ich verweise auf meine früheren Bemerkungen (s. S. 276).

Zum Schlusse will ich noch kurz erwähnen, wie die in Heidelberg kultivierten tropischen Pflanzen sich hinsichtlich des Blattabfalls im Laufe des Jahres verhalten haben.

Unperiodisch, d. h. vereinzelt in unregelmäßigen Zeiträumen, fielen die Blätter ab bei:

Pothos aurea, *Coros nucifera*, *Scaevola sericea*, *Ficus geocarpa*, *Petraea volubilis*, *Litsaea latifolia*, *Pteroloma triquetrum*, *Theobroma cacao*, *Eriodendron anfractuosum*.

Alle Blätter verlor nur *Schizolobium excelsum* vom 25.—29. Dezember zur Zeit der geringsten Lichtintensität. Zur gleichen Zeit warf *Albizzia moluccana* eine Anzahl ihrer älteren Blätter ab, ebenso *Albizzia stipulata*, *Tectona grandis*. Auch *Clitoria ternata* verlor Blätter im Laufe des Winters häufiger als im Sommer. Die im Topf (Oktober) eingesetzte *Terminalia catappa* warf einen großen Teil ihrer Blätter am 29.—30. Dezember ab. Das zweite Anfang November ausgepflanzte Exemplar blieb bis jetzt völlig frisch; es hatte nur früher einzelne alte Blätter abgestoßen. *Sterculia macrophylla*, die am 11. Oktober in den Topf gepflanzt wurde und dann in Ruhe überging, warf einen Teil ihrer Blätter am 5. März ab,

nachdem sie in lebhaftes Treiben übergegangen war. Schon diese wenigen Beobachtungen lehren uns

1. dass bei einer Anzahl verschiedenartiger Spezies der Laubabfall ganz unperiodisch vor sich geht, wie es bei zahlreichen Tropenpflanzen die Regel sein wird,

2. dass es unter diesen auch Arten gibt, die, wie *Eriodendron*, als ältere Bäume periodisch abwerfen,

3. dass Pflanzen ihr Laub abwerfen in Abhängigkeit von der Außenwelt zu einer Zeit, in der sie es normalerweise im Winter von Buitenzorg nicht tun, wie *Schizolobium*, *Tectona*, *Albizia*-Arten,

4. dass eine Art wie *Terminalia catappa* je nach den Ernährungsbedingungen ihr Laub in größerer Menge auf einmal oder nur einzeln in langen Zeiträumen abwirft. Die einzige Pflanze, die sich ungefähr so verhielt, wie die älteren Bäume in Buitenzorg, war *Sterculia macrophylla*, welche dort im Frühjahr ihr Laub abwirft und hier es teilweise im März in Verbindung mit dem neuen Treiben tat.

Nach diesen Darlegungen komme ich zu dem Resultate, dass die Anschauung von Volkens über die Unabhängigkeit des Laubfalls von dem Klima jedenfalls nicht durch entscheidende Tatsachen bewiesen ist. Er hat viel zu schnell und ohne Berücksichtigung der Variationsfähigkeit der Pflanzen aus seinen Beobachtungen diesen Schluss gezogen. Er hat nicht beachtet, dass das Verhältnis der Pflanzenarten zur Außenwelt sehr verwickelter Natur ist und dass deshalb die bloße Rücksichtnahme auf Temperatur und Feuchtigkeit zu solchen Schlüssen nicht berechtigt. Die Besprechung des Treibens tropischer Pflanzen hat zu dem gleichen Resultat geführt, nur dass in dieser Beziehung die Ungültigkeit der Anschauung von Volkens für gewisse Fälle, die Unwahrscheinlichkeit für andere durch meine Beobachtungen und Versuche noch klarer ans Licht gesetzt werden konnte.

Das Verhältnis der Pflanzen zu der Außenwelt ist das fundamentale Problem, das der Erforschung aller Lebensvorgänge zugrunde liegt. Es handelt sich nicht darum, was mir gelegentlich Gegner vorgeworfen haben, alles durch die Außenwelt zu erklären, sondern es handelt sich stets nur um die Erkenntnis der Relation der Außenwelt zur spezifischen Struktur der Pflanzen. Dabei wirkt die Außenwelt stets nur indirekt ein, weil sie zunächst den Zustand der Zellen, das, was ich die variablen inneren Bedingungen nenne, beeinflusst. Der tieferen Analyse dieser Vorgänge, dem Erkennen der inneren Veränderungen der Zellen, stehen auch heute noch die größten Schwierigkeiten entgegen. Die Hypothesen, die andere Forscher, wie ich selbst, über solche Fragen, z. B. der Ruheperiode, ausgesprochen haben, können nur einen vorübergehenden Wert besitzen; sie können bestritten, verändert, durch bessere

ersetzt werden. Aber das ändert doch an dem Prinzip nichts, dass jeder Lebensvorgang in irgendwelchem Grade von der Außenwelt abhängen muss. Der Nachweis dafür lässt sich nicht theoretisch, auch nicht durch bloße Beschreibung der in der Natur zu beobachtenden Erscheinungen führen. Wir können vielmehr nur auf dem Wege experimenteller Forschung das fundamentale Problem angreifen, um dadurch allmählich einen wirklichen Einblick in die innere Struktur der Pflanzen zu gewinnen.

Heidelberg, den 12. März 1912.

Literatur.

- Backer, C. A. Plantes exotiques naturalisées dans Java. Ann. Jard. Bot. 1910, 3. Supplement.
 Goebel, R. Organographie der Pflanzen I. Jena 1898.
 Klebs, G. Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Heidelberger Akad., 1911.
 Koorders und Valetton. Bidrage tot de Kennis der boomsoorten op Java. Pars I—XII, 1894—1910.
 Schimper, F. W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
 Smith, A. U. On the internal temperature of leaves etc. Ann. Bot. Gard. Peradeniya, Vol. III, 1906.
 Volken, G. Laubabfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin 1912.
 Wright, R. Foliar periodicity of endemic and indigenous Trees in Ceylon. Ann. Bot. Gard. Peradeniya, Vol. II, 1905.

A Laboratory-Course in Physiology Based on Daphnia and other Animalcules.

George V. N. Dearborn, M. D., Ph. D.

(From the Physiologic Laboratory of the Tufts College Medical and Dental Schools, Boston, Massachusetts.)

In the course of the work in general elementary biology used as an introduction and orientation to the instruction in human medical physiology, it has become obvious that the time has come for broadening, and not little, the practical phases of such instruction. Especially clear is it that already we instructors have wasted too many months of our students' precious school-time in the study of isolated and thus unnourished and abnormal mechanisms. One thinks of course at once of the nerve-muscle preparation and of the isolated heart and of strips of cat's bladder. These have long-since served their day and now it is high time that we began to take the view-point of the more advanced physical educationists, and attempted to elaborate in our teaching the mode of working of normal organs and tissues *in normal animals*. The scientific, like the other, tendencies of the day is toward synthesis and unification, toward the study, more and more exact, of „things as they are“ ... inseparable parts of an animal whose ultimate essence

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Klebs Georg Albrecht

Artikel/Article: [Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen.
257-285](#)