

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, Laisenstr. 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. XXXIII.

20. Juni 1913.

№ 6.

Inhalt: Magnus, Der physiologische Atavismus unserer Eichen und Buche. — Ruhland, Zur chemischen Organisation der Zelle. — Tschugunoff, Über die Veränderung des Auges bei *Leptodora kindtii* (Focke) unter dem Einfluss von Nahrungsentziehung. — Brandt, Arbeitshypothese über Rechts- und Linkshändigkeit. — Fraiz, Tierverstand und Abstammungslehre. — Bernstein, Elektrobiologie. — Der XIII. Internationale medizinische Kongress.

Der physiologische Atavismus unserer Eichen und Buche.

Von Werner Magnus.

In Wäldern und Parkanlagen fallen zur Winterszeit und weit in das Frühjahr hinein zwischen den kahlen entblätterten Zweigen der Laubbäume häufig einzelne Bäume auf, die mit abgestorbenen gebräunten Blättern ganz oder doch zum Teil bedeckt sind. Fast stets lehrt der nähere Augenschein, dass es sich um eine unserer einheimischen Eichen (*Quercus pedunculata* und *sessiliflora*) oder die Buche (*Fagus sylvatica*) handelt. — Die Regelmäßigkeit der Erscheinung macht es natürlich, dass sie, jedoch immer nur beiläufig, schon in einigen Arbeiten über Laubfall Erwähnung gefunden hat (von Mohl, Nördlinger, Kerner von Marilaun, Büsgen, Dingler u. a.). Einige neuere Erfahrungen über die Periodizität der Lebenserscheinungen der Pflanzen, insbesondere über Laubfall und Lauberneuerung, lassen aber diesem auffälligen Verhalten vielleicht allgemeinere Gesichtspunkte abgewinnen.

Fast alle unsere einheimischen Laubbäume sind sommergrün, d. h. sie sind nur im Sommer belaubt und werfen periodisch im Herbst ihr Laub ab, um es im Frühjahr wieder zu erneuern. Die zu Beginn der kalten Jahreszeit einsetzenden ungünstigen Vegetations-

bedingungen sind dabei jedenfalls mitbestimmend. Denn das Abwerfen der Blätter kann auch zu anderer Zeit durch äußere Beeinflussungen sehr mannigfacher Natur hervorgerufen werden. So werden die Blätter vielfach dann abgeworfen, wenn sie sich unter Verhältnissen entwickeln, die ihre normale Funktion (Transpiration, Kohlenstoffassimilation) ausschließen oder auch schon, wenn sie plötzlich einen starken Wechsel in ihren Lebensbedingungen erfahren. — Als ökologisch wichtig unterscheidet z. B. Wiesner bei unseren Bäumen außer dem Herbstlaubfall einen Sommerlaubfall, bei dem mitten im Sommer im Innern der Krone die Blätter abgestoßen werden, weil dort die Lichtintensität für die Kohlenstoffassimilation nicht genügt. Durch zu starke Sonnenstrahlung bei verminderter Wärmeausstrahlung und großer Bodentrockenheit kann gleichfalls, häufig bei Linde und Rosskastanie, eine Entlaubung herbeigeführt werden (Hitzelaubfall). Ebenso können durch Frost die Blätter zum Abfallen gebracht werden (Frostlaubfall) u. a. m. — In allen diesen Fällen wird durch einen Reizvorgang an der Insertionsstelle des Blattes die Neubildung einer speziellen Trennungsschicht hervorgerufen, in der, wie wir aus den vielfach bestätigten Untersuchungen v. Mohl's wissen, durch einen biologischen Prozess das Auseinanderweichen der Zellen stattfindet. — Genau der gleiche Vorgang spielt sich beim herbstlichen Laubfall ab. Welche äußere Reizursache aber hier speziell die Bildung der Trennungsschicht veranlasst, ist ohne weiteres nicht zu sagen. Es wäre besonders an die Herabminderung der Temperatur zu denken. Diese wirkt nicht nur direkt auf die Lebensfunktion des Blattes ein, sondern besonders auch indirekt durch den eintretenden Wasser- und gleichzeitigen Nährsalzmangel, da die Wurzeln aus dem kalten Boden nur erschwert Wasser und mit ihm Nährsalze aufzunehmen vermögen. Vielleicht ist diese Wirkung besonders stark, wenn, wie im Herbst, reichlich Reservematerial aufgespeichert ist. — Es wäre auch verfehlt, in den klimatischen Faktoren die einzige Ursache des herbstlichen Laubfalls zu sehen, vielmehr ist ein periodischer Herbstlaubfall augenscheinlich im Organisationsplan dieser Bäume vorgesehen. Schon im Sommer, zu einer Zeit, in der sich die auf den Laubfall hinwirkenden klimatischen Faktoren noch kaum geltend machen können, wird bei vielen Bäumen eine Korkschicht unterhalb des Blattstiels angelegt, die dazu bestimmt ist, nach dem Blattabfall den Verschluss der Narbe herbeizuführen (von Mohl). So wird auch das Alter der Blätter nicht ohne Einfluss auf den gleichmäßigen Laubfall sein und dürfte im allgemeinen eine bestimmte Grenze nicht übersteigen. — In der Tat bleiben oft die im Laufe des Sommers gebildeten Blätter im Herbst länger erhalten, wie besonders Dingler an den nach Beschneidung der Bäume entstehenden regenerativen Sprossen näher untersuchte. Hier geschieht es

dann oft, dass bei plötzlich eintretendem Frost die Blätter eher absterben als die Trennungsschicht in Funktion tritt. Da die Blätter, wie Wiesner zeigte, bis auf den Blattgrund abzusterben pflegen, kann die Ablösung nicht durch einen biologischen Prozess stattfinden. Sie werden vielmehr schließlich durch den Wind oder durch andere äußere mechanische Kräfte oder durch Vermoderung losgelöst, wobei allerdings die Region der Trennungsschicht in der Regel dem Zerreißen den geringsten Widerstand entgegensetzt. — Dass in der Tat das Absterben des Laubes und Laubfall nicht gleichzusetzen sind, zeigen auch mit welchem Laub bedeckte Zweige, die durch mechanische Zufälle oder durch Parasiten frühzeitig zum Absterben gebracht wurden. Andererseits kann aber auch durch den Reiz des Parasiten der die Ausbildung der Trennungsschicht bewirkende Reiz im Herbst paralytisch werden und hierdurch die abgestorbenen Blätter am Baum haften bleiben, wie es z. B. die Weidenrosen, hervorgerufen von *Rhabdophaga rosaria*, zeigen, die als braune Blattschöpfe an den sonst kahlen Weiden den ganzen Winter überdauern. — Damit also der normale herbstliche Laubfall eintritt, muss jedenfalls zu den äußeren Ursachen eine entsprechende Aufnahmefähigkeit für den Reiz, sagen wir einmal: innere Disposition, hinzukommen.

In ganz ähnlicher Weise, wie in unserem Klima im Winter das Laub abgeworfen wird, stehen vielfach auch in anderen Klimaten mit periodischem Wechsel die Bäume zeitweise kahl, indem sie besonders zu Beginn einer Trockenzeit das Laub abwerfen. Aber auch im fast gleichmäßig feuchtwarmen Klima der Tropen, wie in Buitenzorg auf Java, fällt ein Laubwurf vieler Bäume auf, der, wie Volkens und Klebs neuerdings eingehend untersuchten, mehr oder weniger periodisch erfolgt. Volkens sieht dies als sicheren Beweis für die Existenz einer von direkten äußeren Einflüssen ganz unabhängigen Periodizität der Art an, während Klebs meint, dass es sich dabei vielfach teils um Nachwirkung aus mehr oder weniger periodischem Klima eingeführter Bäume handelt, teils der immerhin stets vorhandene, wenn auch geringe Wechsel gewisser klimatischer Faktoren auch in diesem anscheinend so gleichförmigen Klima für diese Fragestellung noch nicht eingehend genug untersucht ist. Soviel scheint jedenfalls sicher, dass auch hier eine Disposition zum Laubfall vorhanden sein muss, damit die ihn etwa auslösenden direkten äußeren Einflüsse in Wirksamkeit treten können. — Diese Disposition kann selbst bei dicht nebeneinander stehenden Exemplaren der gleichen Gattung sehr verschieden sein. Denn, wie Volkens besonders hervorhebt, tritt bei solchen Individuen zu sehr verschiedenen Zeiten, oft Monate voneinander getrennt, der Laubfall ein. — Hier zeigt sich nun eine auffallende Ähnlichkeit im Verhalten der Eichen und Buche, die auch Volkens nicht ent-

gangen ist. Denn nur ein Bruchteil der Bäume behalten ihre Blätter. Unmittelbar neben völlig kahlen Bäumen, die im Herbst ihr Laub verloren haben, stehen solche, die dicht mit braunem Laub bis weit in das Frühjahr hinein bedeckt sind. — Für dieses absonderliche Verhalten in unserem stark periodischen Klima muss also untersucht werden, inwieweit die auftretenden Verschiedenheiten von erkennbaren äußeren Bedingungen abhängig sind oder nur individuellen Dispositionen der einzelnen Bäume zuzuschreiben sind. — Meine Beobachtungen, die ich während mehrerer Winter im Berliner Tiergarten und während des letzten Winters außerdem in den Parkanlagen und Wäldern der Umgebung von Potsdam anstellte, lassen keinen Zweifel zu, dass in der Tat in hohem Maße individuelle Eigenschaften maßgebend sind. Von Bäumen, die, soweit es zu erkennen war, unter ganz gleichen Bedingungen nebeneinander wuchsen, kann der eine das Laub im Herbst völlig verlieren, während der andere bis in das Frühjahr hinein völlig oder zum Teil mit ihm bedeckt bleibt. Dabei ist das Verhalten der einzelnen Bäume in den aufeinanderfolgenden Jahren ein recht gleichartiges. — Es ist nun interessant, dass bei *Quercus pedunculata*, wo die individuellen Unterschiede am deutlichsten auftreten, sie auch der Volksbeobachtung nicht entgangen sind. Nach Köppen (zitiert nach Ascherson-Graebner, Synopsis IV, p. 497) unterscheidet das Volk in Russland von der allgemein verbreiteten Form, die im Winter das Laub abwirft (Sommereiche), eine andere weniger verbreitete, bei der im Winter das Laub vertrocknet stehen bleibt (Winterliche). Czerniaëw unterscheidet sie als Varietas *praecox* und *tardiflora*. Ascherson-Graebner meinen, dass sie sicherlich weiter verbreitet sind. So kennt solche individuellen Unterschiede auch Lasch in märkischen Wäldern, der sogar angibt, dass man das Holz der laubbehaltenden Form zu technischen Zwecken vorzieht. — Da nun alle Übergänge vorkommen von Bäumen, welche ihr Laub völlig verlieren zu solchen, die ihr Laub teilweise und zu solchen, die es völlig behalten, dürfte eine scharfe systematische Scheidung nicht angängig sein. — Auch der angebliche weitere Unterschied, dass die im Herbst das Laub abwerfenden Bäume 2–3 Wochen früher, wie die laubbehaltenden, das neue Laub entfalten, worauf Dingler hinweist, ist keineswegs durchgreifend. Es lässt sich auch das Umgekehrte beobachten. Auch die im Johannistrieb im Juli gebildeten Blätter sind nicht besonders zum Hängenbleiben prädestiniert; es bleiben also nicht etwa die Blätter im Herbst länger hängen, welche nicht ein genügendes Alter erreicht haben oder nicht genügend ausgereift sind, wie Nördlinger meint. — Noch mehr wie *Quercus pedunculata* scheint *Quercus sessiliflora* prädestiniert zu sein, das Laub den Winter über zu behalten, wie auch die bei uns gebräuchlichen Namen Sommer-

eiche für jene und Wintereiche für diese andeuten¹⁾. Jedoch kommen auch hier, wie auch Ascherson und Graebner meinen, große individuelle Unterschiede vor und es ist mir zweifelhaft, ob, wie jene Autoren angeben, der Zeitpunkt des Eintritts des ersten strengen Frostes oder die Winterwitterung gleichfalls von großem Einfluss ist. Auch für Lasch's und Nördlinger's Ansicht, dass im allgemeinen bei Eiche und Buche die Blätter in um so größerer Menge hängen bleiben, je früher im Oktober oder November die Kälte eintritt, ergaben meine Beobachtungen keine Bestätigung. Halte ich somit auch die individuellen Anlagen der einzelnen Bäume unserer Eichen und Buche für ausschlaggebend, lassen sich doch bei der Beobachtung vieler Bäume allgemeinere Regeln aufstellen, die auf die Mitwirkung gewisser äußerer Faktoren hindeuten. Am deutlichsten ist die Erscheinung bei jüngeren, starkwüchsigen Exemplaren, bei jüngeren, nicht der vollen Beleuchtung ausgesetzten Pflanzen, weiter an den unteren stärkeren Ästen älterer Bäume, die oft völlig ihr Laub behalten, während die oberen Äste ganz kahl stehen. Bei der Buche scheinen nur diese Fälle vorzukommen. Ältere Bäume, die in den oberen Zweigen ihr Laub behielten, habe ich nicht beobachtet. Bei der Eiche hingegen können einzelne recht alte, über 20 m hohe Bäume fast völlig belaubt bleiben, doch sind sie dann oft von noch höheren etwas beschattet. — Zum Verständnis dieser Tatsache ist es nun sehr wichtig, damit zu vergleichen, was wir von Volkens und Klebs über das Verhalten gewisser tropischer Bäume erfahren, die der Regel nach ihr Laub periodisch verlieren und eine Zeitlang kahl stehen, was ich nach meinen Beobachtungen auf Java bestätigen kann. Bei ihnen heben sich die an der Basis der Stämme und an dicken Ästen entspringenden Sprosse oft auffällig durch ihre Beblätterung von den sonst kahlen Bäumen ab. Auch bleiben die jungen *Tectona*-Bäumchen im Gegensatz zu den alten in Ost-Java beblättert, wie auch Wright schon darauf aufmerksam gemacht hatte, dass bei einer Reihe von Arten der periodische Laubabfall erst bei alten Bäumen eintritt. Auch Stockausschläge von *Tectona* sollen nach Klebs in der Trockenzeit beblättert sein. — Klebs meint ähnlich wie Holtermann, dass die genannten Sprosse noch mit der vom Boden gelieferten Menge des Wassers und der Nährstoffe auskommen, ältere Bäume nicht mehr zu allen Zeiten; oder anders ausgedrückt: Der Mangel an Wasser und Nährsalzen ist es, der als Reiz auf die Bildung einer Trennungsschicht der Blätter der älteren Bäume wirkt, während er bei den jüngeren Bäumen, bei Stockausschlägen oder an einzelnen durch ihre Stellung im Baumsystem in der Wasser- und Nährsalz-

1) Irrtümlicherweise wird oft angegeben, z. B. Warburg, Pflanzenwelt 1913, dass *Quercus pedunculata* das Laub stets abwirft und *Quercus sessiliflora* stets behält.

zufuhr begünstigten Zweigen nicht die zu einem Reizerfolg nötige Stärke erreicht. — Wir dürfen annehmen, dass in ganz ähnlicher Weise bei den Eichen und Buchen im Herbst die klimatischen Faktoren, die normalerweise den Reiz zur Ausbildung einer Trennungszone liefern, unter bestimmten Umständen keine genügende Stärke erreichen, sei es, dass bei jugendlichen sehr gut ernährten oder nicht stark transpirierenden Pflanzen oder unteren Zweigen die Blätter früher vertrocknen, resp. die Bäume in einen Ruhezustand eintreten, ehe die Trennungsschicht ausgebildet wurde, sei es, dass, wie besonders bei der Eiche häufig überhaupt die notwendige individuelle Disposition mangelt. — Die Disposition dieser Bäume auf klimatische Reize im Herbst durch Laubfall zu reagieren, ist also noch am stärksten bei der Buche ausgebildet, wo die Trennungsschicht bei allen alten Bäumen in Wirksamkeit tritt, am geringsten bei den individuellen Variationen der Eiche, wo sie auch bei alten Bäumen fehlen kann.

Damit stehen in guter Übereinstimmung die den Laubfall begleitenden anatomischen Verhältnisse. Während bei den meisten sommergrünen Dicotylen schon vor dem Laubfall die die Blattnarbe abschließende Korksicht gebildet wird, fehlt sie nach v. Mohl der Rotbuche und einigen anderen Pflanzen, wie der Esche und Syringe. Hier erfolgt der Verschluss durch Bräunung der oberflächlichen Zellen. Die Peridermbildung beginnt erst nach dem Blattabfall, unterbleibt aber bei *Fagus* auch manchmal ganz (Staby), d. h. erfolgt erst im nächsten Frühjahr. — Eine völlige Ausnahmestellung unter allen übrigen sommergrünen Dicotylen nehmen nach Staby nur *Quercus pedunculata* und *sessiliflora*, wie andere Eichensorten, ein. Auch hier trocknet nach Abfall der Blätter die bloßgelegte Parenchymschicht etwas unter lebhafter Braunfärbung ein und die Gefäße werden mit Gummi gefüllt. So bleibt aber die Blattnarbe im Spätherbst nach dem Blattfall und noch zwei Winter hindurch. Erst im dritten Jahre zeigt sich rege Korkbildung, welche die Blattnarbe abschließt. Das ist der einzige Fall, bei dem so ungewöhnlich lange die Gefäße nur durch Gummi verschlossen sind und die Korkbildung so spät auftritt.

Von welchen Gesichtspunkten aus lässt sich nun die Ausnahmestellung der Eichen und Buchen verstehen? Denn es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass das so allgemein verbreitete Abwerfen des Laubes unserer Bäume im Herbst eine für die Pflanze äußerst zweckentsprechende Anpassungserscheinung sein muss. Es kann dabei ganz dahingestellt bleiben, ob, wie Wiesner es will, die hierdurch ermöglichte Einwirkung des direkten (parallelen) Lichtes auf die Knospen von ausschlaggebender Bedeutung ist oder die Anreicherung des Bodens durch Mikroorganismen oder, was am nächsten liegt (Kerner v. Marilaun und Dingler) die Herab-

setzung der Transpiration das wichtigste Moment ist und die Sicherung vor verderblichen Schneedruck in Betracht zu ziehen ist. Auch sei noch auf Warming's Ansicht hingewiesen, dass durch den Laubfall die Wärmeleitung stark herabgesetzt wird. — Wiesner schätzt die ökologische Bedeutung des herbstlichen Laubfalls so hoch ein, dass er meint, dass in allen den Fällen, in welchen sie unterbleibt, auch das Ausbleiben der Entblätterung für die Pflanzen vorteilhaft erscheint, oder dass es einleuchtet, dass in diesen Fällen die Blattablösung zwecklos wäre, dass also mit anderen Worten sich die biologische Bedeutung des Laubfalls auch in negativen Fällen zeigt. Als Beispiel hierfür führt er *Eupatorium adenophorum* an. Seine Blätter haften abgestorben an dem Stamm, bis sie durch rein äußere Zufälle zerstört werden und vom Stamme verschwinden. Der Laubfall wäre hier zwecklos, weil die nicht großen, an langen Internodien stehenden Blätter fast gar keine Beschattung hervorrufen. — Für die Eichen und Buche kann nun eine solche ökologische Wertung des unregelmäßigen oder mangelnden Herbstlaubfalls sicherlich nicht angewendet werden und Dingler sagt direkt: „dass sich einstweilen die Erscheinung als eine Art Variation darstelle ohne biologische Bedeutung.“ — Die große Verbreitung der Erscheinung zwingt uns jedoch, zu versuchen, zu ihrem Verständnis auf einem anderen Wege zu gelangen. — Man könnte vielleicht an entwickelungsmechanische Momente denken und sagen, da die Eiche, ein Baum etwas trockener Standorte, durch ihre relativ dicke Kutikula gegenüber den anderen sommergrünen Bäumen gegen Transpirationsverlust stärker geschützt ist, möchte sich der wahrscheinlich zur Ausbildung der Trennungsschicht führende Reiz mangelnder Wasserzufuhr bei abnehmender Bodentemperatur im Herbst weniger deutlich bemerkbar machen. D. h. aber nichts anderes, als dass eben die Disposition zur Ausbildung der Trennungsschicht eine ungenügende ist. Ganz abgesehen davon, dass diese Überlegung schon für die Buche kaum passen würde, bleibt auch die Frage bestehen, warum gerade diesen Bäumen die augenscheinlich zweckmäßige Disposition der anderen einheimischen Laubbäume zum Laubfall im Herbst mangelt. — Es macht nun aber ganz den Eindruck, als wären diese Bäume erst im Begriff, diese Anpassung zu erwerben und noch nicht in ihren gesicherten Besitz gelangt. Während manche Individuen und vielleicht auch Rassen diese Fähigkeit zum Herbstlaubfall vollkommen erworben haben, können sie bei andern im jugendlichen Alter²⁾ oder besonderen Wachstumsverhältnissen nicht in Erscheinung treten, während sie eine weitere Gruppe noch völlig zu entbehren scheint. Es ist als hätten diese

2) Auch Berthold weist darauf hin, dass die Jahresrhythmik bei jugendlichen Pflanzen im allgemeinen weniger stark ausgeprägt ist (Pflanzl. Organism. II, p. 250).

Bäume einst anderem wärmeren Klima angehört, in denen ein periodischer herbstlicher Laubfall unnötig, in denen sie vielmehr das ganze Jahr mit grünem Laub bedeckt sein konnten. — Die Ähnlichkeit zu den immergrünen Pflanzen wird aber noch deutlicher, wenn die Art der schließlichen Abstoßung des Laubes im Frühjahr berücksichtigt wird. — Während sie, wie wir sahen, bei den durch plötzlich eintretenden Frost absterbenden Blättern auf mechanischem Wege erfolgt, da auch die Region der Trennungsschicht abstirbt, bleibt diese bei Eichen und Buche am Leben. Während des ganzen Winters ist die Ansatzstelle des Blattstiels grün und turgeszent; in ihr bildet sich schließlich die Trennungszone aus und die Blattablösung erfolgt, wie gewöhnlich, durch Auseinanderweichen der Zellen³⁾. Diese Trennungsschicht tritt jedoch erst auf einen ganz bestimmten Reiz in Wirksamkeit. Es genügt hierzu nicht etwa eine für Wachstum und Zellteilung genügend hohe Temperatur, wie sie einzelne warme Tage des Spätherbst und Frühlings bringen. Auch als Mitte Dezember Zweige von *Quercus pedunculata* in das geheizte Zimmer gebracht wurden, veränderte sich nicht sogleich der Blattgrund. Erst Mitte Januar trat die durch ihren Stärkegehalt leicht erkennbare Trennungsschicht deutlich hervor. Zu gleicher Zeit begannen aber auch die Knospen zu wachsen und als sich gegen Ende Januar die Knospen öffneten, fiel ein Blatt nach dem anderen ab. Im Freien tritt die Trennungsschicht gleichfalls erst in Wirksamkeit, wenn das Wachstum der Knospen beginnt. Bei einem von mir ständig beobachteten 15 m hohen *Quercus pedunculata* des Tiergartens begann z. B. sich das während des ganzen Winters haften gebliebene Laub bei fast windstillem Wetter am 1. April 1913 in dichtem Fall abzulösen, so dass der Baum am 2. April schon ganz kahl aussah und am 4. April nur noch ein paar Blätter besaß. Frühzeitiger als gewöhnlich hatte hier, durch das anormal warme Wetter veranlasst, eine kräftige Streckung der Knospen eingesetzt. Ein dicht daneben stehender gleich großer *Quercus pedunculata* hatte zu dieser Zeit noch nichts von seinem alten Laub verloren, aber auch die Knospen zeigten noch kein Wachstum⁴⁾. Ebensowenig wie die zahlreicher anderer Eichen, die völlig kahl waren oder an denen die unteren Äste mit braunem Laub bedeckt waren.

Auf den Zusammenhang zwischen Laubfall und Knospentreiben immergrüner Pflanzen hat besonders Wiesner hingewiesen und ihn

3) Büsgen gibt auch für Eichen und Buche an, dass die hängenbleibenden Blätter am Baum allmählich verwesen, soweit sie nicht gewaltsam abgerissen werden, und der gleichen Meinung ist Pfeffer (Pflanzenphysiologie II, p. 277). Ich habe das nicht beobachten können und es stellt jedenfalls nicht den gewöhnlichen Fall dar.

4) Dieses begann erst am 10. April und damit auch das Abfallen der Blätter.

als Treiblaubfall von den anderen Arten des Blattfalls unterschieden. Während bei vielen immergrünen Pflanzen der Laubfall im allgemeinen ein sehr geringer ist, steigt er zur Zeit der Laubentfaltung gewaltig. Zahlreiche entsprechende Angaben rühren von Volkens her. Dieser enge Zusammenhang zwischen dem Treiben der Knospen und Abstoßen der alten Blätter durch einen biologischen Prozess stellt sich also durchaus als eine Eigenschaft immergrüner Gewächse dar. — Es mag hervorgehoben sein, dass auch Wiesner für andere Pflanzen ein solcher „Übergang sommergrünen zu immergrünen“ Verhalten nicht entgangen ist. Bei der Zerreiche *Quercus cerris*, bei der stets ein Teil des Laubes abgestorben bis zum Frühling bleiben soll, fielen beim Einstellen in das Warmhaus auch die Blätter erst nach dem Treiben der Knospen ab⁵⁾. —

Dass wir es aber nun wirklich bei unseren Eichen und Buche mit Anklängen an das Verhalten immergrüner Pflanzen zu tun haben, zeigen die periodischen Erscheinungen der Lauberneuerung, die nicht weniger fremdartig wie der Laubfall zwischen den anderen einheimischen sommergrünen Bäumen stehen. — Sie waren für mich eigentlich erst die Veranlassung, mich auch näher mit dem Laubfall dieser Bäume zu beschäftigen. — Mir war bei gelegentlichen Beobachtungen in Ceylon und Java über die Lauberneuerung der tropischen Bäume die Vermutung aufgestoßen, dass auch das wiederholte Austreiben einiger unserer sommergrünen Bäume nicht als Folge anormaler äußerer Einflüsse anzusehen wäre, sondern wie die vielfach in kurzen Zwischenräumen erfolgende periodisch und stoßweise erfolgende Laubentfaltung tropischer Bäume in der Organisation begründet sein müsse. —

Auf meine Veranlassung hat H. Späth dieses Problem in ausführlicher Weise experimentell behandelt. Über seine Ergebnisse, soweit sie uns hier interessieren, werde ich kurz berichten: Die bekannte Johannistriebbildung der Eichen und Buche ist eine normale periodische Laubentfaltung und wird nicht etwa durch anormale klimatische Verhältnisse hervorgerufen. In der Organisation dieser Bäume ist es begründet, dass ganz wie bei vielen tropischen Bäumen verhältnismäßig schnelles, stoßweises Treiben und Ruheperioden miteinander abwechseln. Diese Ruheperiode beträgt für die Eiche etwa 1½ Monate. Es braucht sich also der Johannis-

5) Hier wie bei dem Abwerfen der durch Frost geschädigten Blätter von *Ligustrum ovifolium* ist anzunehmen, dass es sich um den gewohnten biologischen Prozess in der Trennungsschicht handelt. Denn wie Wiesner angibt, fallen die Blätter von *Ligustrum* erst 6—12 Tage, nachdem sie ins Warmhaus gebracht wurden, ab, also eine genügend lange Zeit, dass die Trennungsschicht in Wirksamkeit treten konnte. Nachher mag dann die schnelle Vertrocknung des über der Trennungsfläche gelegenen Blatteils durch den Spannungsunterschied, wie es Wiesner will, bei der Lostrennung mitwirken.

trieb keineswegs im Juni zu bilden, sondern dies hängt ausschließlich von der Zeit des Knospenschlusses des ersten Triebes ab. Unter günstigen Wachstumsbedingungen können sich nach entsprechender Ruheperiode zum zweiten Male und öfters Johannistriebe bilden. Junge Eichen, welche vom April bis September im Warmhaus bei 31° gezogen wurden, zeigten vier durch Ruheperioden getrennte Triebe, wobei der dritte oder vierte Trieb allein die Länge des ersten und zweiten zusammen übertreffen kann. Die Johannistriebbildung lässt sich nicht durch äußere Einflüsse unterdrücken, so lange diese überhaupt ein Wachstum ermöglichen. Das diskontinuierliche Wachsen lässt sich nicht etwa dadurch erklären, dass erst wieder eine genügende Menge von Assimilaten gespeichert werden muss. — Auch durch extrem günstige Nährsalzzufuhr und andere Wachstumsbedingungen gelingt es nicht, die Ruheperiode auszuschalten und die Triebe zu ständigem Fortwachsen zu veranlassen. Höchstens kann die Ruheperiode etwas verkürzt werden. — Mit dem normalen periodischen Treiben der Buche und Eichen dürfen nicht etwa die zweiten Triebe vieler anderer sommergrüner Bäume verwechselt werden. Sie entstehen infolge anormaler äußerer Einflüsse und besonders regenerativ zum Ersatz verloren gegangenen Laubes. Da sie sich aus Knospen entwickeln, deren Entfaltung normalerweise erst im nächsten Jahre stattfindet, sind nur sie in Wirklichkeit proleptische Triebe. Die individuelle Triebbildung der Eichen und Buche im Sommer liegt hingegen ebenso in ihrem Organisationsplan, wie in dem der stoßweise treibenden tropischen Pflanzen. —

Es kann kaum zweifelhaft sein, dass die zusammenhängende Laubentfaltung unserer sommergrünen Bäume nicht weniger eine zweckentsprechende Anpassung, ein Ökologismus, ist wie der Laubfall dieser Bäume im Herbst. Nur durch sie können die Pflanzen die kurze Sommerzeit möglichst ausnutzen. Welche Vorteile können aber in unserem Klima die Bäume von einer diskontinuierlichen Belaubung besitzen, noch dazu solche, die wie Eiche und Buche so extrem spät austreiben, während in dem mehr oder weniger gleichförmigen Tropenklima ein periodisches Wachstum, wie wir noch sehen werden, durchaus verständlich ist? — Bei der Eiche mit ihrer beträchtlichen Johannistriebbildung könnte man noch daran denken, dass es sich um einen vorbeugenden Ersatz für Beschädigung des ersten Triebes durch Frost oder Insektenfraß handelt, wenn auch alle anderen Bäume mehr oder weniger zu einer regenerativen Ersatzbildung befähigt sind. Bei der Buche aber mit ihrer für die Gesamtblaubung kaum mitsprechenden geringen Johannistriebbildung fällt auch dieses Argument jedenfalls fort. — Ganz wie für den Laubfall, müssen wir also auch für die Laubentfaltung feststellen, dass Eiche und Buche ein Verhalten zeigen, das nicht in

voller Übereinstimmung steht zu ihren jetzigen Lebensbedingungen, aber wohl Anklänge besitzt zu dem Verhalten von Bäumen, die unter anderen klimatischen Bedingungen erwachsen sind.

Eichen und Buche, die Bäume, die wir gewohnt sind als die charakteristischsten Vertreter des deutschen Waldes anzusehen, unterscheiden sich auffällig in den beiden Hauptpunkten der Vegetationsperioden unserer Breiten, dem Laubfall im Herbst und der Lauberneuerung im Frühling, von allen übrigen sommergrünen Bäumen, zeigen aber, wenn auch in gewisser Weise individuell verschieden, deutliche Anklänge an das Verhalten der Bäume anderer Wärmeklimate mit immergrünen Pflanzen. Liegt es da nicht nahe, anzunehmen, dass wirklich ihre Ahnen einem anderen wärmeren Klima angehörten, von denen sie noch deutliche zu ihrer jetzigen Umgebung wenig passende Erinnerungen in sich tragen? Können wir nicht vielleicht das absonderliche Verhalten ihrer Periodizität als ein Wiederauftreten des physiologischen Verhaltens ihrer Ahnen ansehen und von einem physiologischen Atavismus sprechen?

Es wäre aber noch eine andere Möglichkeit zu erwägen. Vielleicht bezeichnen wir mit Unrecht unsere Eichen und Buche als sommergrüne laubabwerfende Bäume. Vielleicht zwingen ihnen ungünstige klimatische Bedingungen nur eine Winterruhe auf, die in ihrer Natur nicht begründet ist, während sie unter günstigeren Bedingungen erwachsen in Wahrheit immergrün wären. Dafür sprechen nun in der Tat auf den ersten Blick einige Beobachtungen. Nach Krašan (zitiert nach Ascherson-Graebner, Synopsis Bd. IV) behält *Quercus sessiliflora* im südlichen Gebiet an geschützten Orten in Schluchten etc. das grüne Laub bis zur Entfaltung der Blätter. Es hat hier durchaus einen immergrünen Charakter. — Auch für *Quercus pedunculata* werden von Kerner v. Marilaun entsprechende Angaben gemacht. Nach ihm haftet an, durch fortwährendes Verstümmeln, niedrig gehaltenen Exemplaren auf dem warmen Boden der Mulde nächst der Solfatara bei Neapel noch Ende April das Laub des verflossenen Jahres grün und gesund an den Zweigen, obschon bereits neues Laub aus den Knospen hervorzubrechen beginnt.

Dennoch wäre es verfehlt, ganz abgesehen davon, dass für unsere Buche immergrüne Formen meines Wissens nicht bekannt sind, auch für die Eichen daraus schließen zu wollen, dass sie als immergrüne Bäume anzusehen sind und eine „sommergrüne Periodizität“ nicht besäßen. Denn zahlreiche andere Beobachtungen zeigen deutlich, dass auch bei Eichen und Buche unter sehr günstigen klimatischen Bedingungen das gesamte Laub periodisch abstirbt resp. abgeworfen wird. — Sehr bekannt und oft zitiert sind die Beobachtungen Heer's aus Madeira: Das Laub der Stieleiche wird auch hier Ende Oktober gelb und bleibt, allmählich

trocknend, bis zum 1. Januar hängen. Einige einzelne Bäume trieben vom 10. Januar an und waren am 6. Februar wieder grün, alle übrigen blieben aber in Ruhe und waren im allgemeinen erst bis zum 20. Februar wieder mit Blättern bedeckt. Das Buchenlaub wird erst Anfang November gelb und bleibt in der Hauptmenge bis zum Wiederaustreiben am 1. April auf den Bäumen. — In dem gleichmäßig warmen Klima von Tjibodas auf Java verhält sich *Quercus pedunculata* nach Schimper's Angaben, die von Holtermann, Klebs, Volkens und auch von mir bestätigt werden konnten, sehr eigentümlich. Einzelne Äste zeigen Winter, Frühjahr und Sommer, d. h. neben kahlen entlaubten Zweigen solche, die ihr Laub eben entfaltet und solche mit vollem Blätterschmuck. Einigermaßen genau sind wir durch Dingler über das Verhalten von *Quercus pedunculata* in dem Bergklima von Haegala auf Ceylon unterrichtet. Ähnelt es auch dem von Tjibodas, lassen sich doch auch die Einflüsse eines nicht ganz so gleichmäßigen Klimas erkennen. Für uns ist es wichtig, dass auch hier die alten Blätter vor der Bildung der jungen Triebe absterben und dann entweder sogleich abgeworfen werden können, so dass der Baum kahl steht oder wie häufig mit dem Austreiben des neuen Triebes abgestoßen werden. Das im Mai beobachtete Wiederaustreiben beblätterter Zweige deckt sich sicherlich mit den Johannistrieben unserer Breiten. — Der periodische Laubfall und das Kahlstehen der Äste unserer Eichen in Tjibodas ist um so auffälliger, als eine andere „sommergrüne“ Eiche *Quercus cerris* immergrün wird, indem sie ihr altes Laub grün bis zum Austreiben des neuen behält. Doch haben wir schon gesehen, dass *Quercus cerris* auch im südlichen Europa stets das Laub, wenn auch abgestorben, im Winter behält und somit wohl wirklich als mehr oder weniger immergrün anzusehen ist.

Aus allen diesen Beobachtungen in tropischen und subtropischen Gegenden dürfte sich ohne weiteres folgern lassen, dass unsere Eichen auch unter den günstigsten Bedingungen sich nicht wie immergrüne Bäume verhalten. Ganz wie in unserem Klima sterben in weniger als einem Jahr die Blätter ab und werden entweder gleich abgestoßen oder erst nach der stets eintretenden kürzeren oder längeren Ruheperiode beim Austreiben des jungen Laubes⁶⁾. — Es ist dementsprechend zu vermuten und müsste experimentell geprüft werden, ob die oben erwähnten Eichen bestimmter europäischer Standorte, die ihr grünes Laub während des ganzen Jahres behalten, nicht Varietäten sind, die sich in ihrem physiologischen Verhalten von dem der anderen mitteleuropäischen Formen unter-

6) Das ist um so bemerkenswerter, als andere Bäume, wie z. B. der Pfirsich, in wärmere Gegenden verpflanzt, sehr bald ohne Ruhepause fortwächst und gleichzeitig unperiodisch seine alten Blätter abstößt. Vgl. Anm. 12, p. 335.

scheiden. — Wenn sie somit auch nicht als Beweis dafür gelten können, dass unsere Eichen ein immergrünes Verhalten zeigen, können sie doch als weitere Stütze dafür dienen, dass in der Organisation unserer sommergrünen Eichen die Merkmale einer immergrünen Natur verborgen liegen, die in einem physiologischen Atavismus immer wieder zum Durchbruch gelangt.

Dass wir aber unter den Ahnen unserer Eichen immergrüne Formen zu suchen haben, wird noch wahrscheinlicher, wenn wir daran denken, wie viele unseren Eichen nahe verwandte Formen immergrün sind. Besonders in den Resultaten einer jüngst erschienenen pflanzengeographisch-systematischen Studie fand ich eine erfreuliche weitere Stütze für unsere aus rein physiologischen Beobachtungen gewonnene Ansicht. Schottky sagt: „Von den immergrünen Eichen, die eine Sommerruhe durchzumachen haben, zu den sommergrünen Arten der temperierten Gegenden, existieren alle Übergänge, aus denen man genauer die Genesis des sommergrünen Laubblattes verfolgen kann.“ Und er fährt direkt fort: „Der späte Ausschlag unserer Eichen und ihr Bestreben, im Winter das Blatt zu behalten, deuten noch auf ihre Abstammung hin.“ — Zuerst ist dieser Gedanke aber wohl von Dingler in einer Anmerkung ausgesprochen worden: „Auch unsere Eichen haben eine gewisse Neigung zur langen Erhaltung ihrer jüngeren Blätter und man könnte daran denken, dass dieses Verhalten und vielleicht auch die häufige Konservierung des abgestorbenen Laubes mit ihrer Abstammung von gewissen immergrünen Formen zusammenhängt. Der Gedanke ist um so näherliegend, als unsere *Quercus sessiliflora* mit der sehr ausgeprägt halb immergrünen Formgruppe der *Quercus infectoria* des Orients sehr nahe verwandt ist.“ Beide Autoren stimmen also darin überein, die Ahnen unserer Eichen unter klimatischen Bedingungen zu suchen, die etwa denen der Mittelmeerländer entsprechen. Da hier im Sommer mit hohen Temperaturen geringe Niederschläge zusammenfallen, während der Winter durch niedere Temperaturen und Regenreichtum ausgezeichnet ist, wird hier in gewissem Maße eine Winter- und Sommerruhe bedingt (vgl. v. Guttenberg), von denen aber keine den Gang der Vegetation so völlig unterbricht, wie der Winter in Mitteleuropa. So besitzen hier die Eichen mehr oder weniger die ledrigen Blätter der Hartlaubgewächse (Schimper), deren anatomische Beschaffenheit vielfach an typische Xerophyten erinnert und sie geeignet macht, diese extremen Perioden zu überdauern. Sie können auch in diesen Zeiten, wenn auch herabgesetzt, funktionieren, besonders aber auch sogleich bei Eintritt günstiger Vegetationsbedingungen ihre volle Funktion aufnehmen. Es lässt sich nicht verkennen, dass auch unsere Eichen in der Beschaffenheit ihrer Blätter gewisse „xerophytische“ Merkmale aufweisen, durch die sie zur Besiedelung auch trockener Stand-

orte befähigt werden. Dennoch möchte ich zögern, sie direkt als Nachkommen der Hartlaubgewächse zu bezeichnen. Über eine diskontinuierliche Belaubung finde ich keine Angaben für die Pflanzen des Mittelmeergebietes. — Die Verwandtschaft des geologisch alten Eichengeschlechts reicht aber in der Tat weiter als zu den immergrünen Eichen mit Sommerruhe; sie geht über alle Zwischenstufen bis zu den immergrünen Eichen im gleichförmigen Klima der Tropen (vgl. Brenner und Schottky). Wer vermag zu sagen, welche Merkmale, einst unter warmem Himmel erworben, in den Eichen unserer jetzt kalten Breiten schlummern? — So mag auch für die Buche der Hinweis genügen, dass sie in der Gattung *Notophagus* immergrüne Verwandte besitzt, ohne dass auch nur der Versuch gemacht werden soll, festzustellen, welcher Ahnen Merkmale hier im physiologischen Atavismus zum Vorschein kommen.

Nicht das erste Mal wird von unseren Eichen und Buche ein Atavismus erwähnt. Unser Nachweis eines physiologischen Atavismus in den periodischen Erscheinungen der Eichen und Buche erinnert daran, dass gerade sie schon früher Veranlassung dazu gegeben haben, von einem Atavismus der Pflanzen zu sprechen. Von Ettingshausen und Krašan wollen in einer Reihe Untersuchungen den Nachweis erbracht haben, dass die zahlreichen verschiedenartigen Blattformen unserer Eichen und Buche aufzufassen seien als Atavismen, als Rückschläge zu den Blättern dieser Gattungen vergangener Erdperioden oder auch lebender Formen. Ihre Bildung soll sowohl durch nachweisbare äußere wie innere Gründe veranlasst werden können. Diese Auffassung als Ganzes und in Einzelheiten hat manchen Widerspruch gefunden, wie z. B. von Potonié und Brenner, und es liegt mir fern, an dieser Stelle ihre Berechtigung diskutieren zu wollen. — Dennoch ist zu fragen, ob das Zusammentreffen des von mir angenommenen physiologischen Atavismus und des von jenen erschlossenen morphologischen Atavismus bei den gleichen Pflanzen rein zufällig ist oder ob ein innerer Zusammenhang besteht. Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, dass besonders unsere Eichen nicht nur in ihrer individuellen Blattgestalt äußerst variabel sind — ich verweise hierfür auf die systematischen⁶ Zusammenstellungen von Ascherson und Graebner und aus früherer Zeit auf die von Lasch — als auf alle möglichen Reize durch Umformungen der Blätter reagieren können (Brenner). Mit Recht weisen aber Krašan und Ettingshausen darauf hin, — dass wir die Entstehung dieser Neubildungen doch nur auf auslösende Reize zurückführen können, auf Anregungen, welche eine bereits im Organismus enthaltene Disposition gleichsam in tatsächliche Erscheinung umsetzen. Die Kräfte, denen die normale Formgestaltung der Pflanzen zuzuschreiben ist, sind also bei ihnen schwankender wie sonst, und es genügt schon ein geringfügiger

Anlass zur Verdrängung der normalen Formelemente. Ihr Formzustand ist labil und reagiert auf mannigfache Reize, wofür als weiterer Beweis nur auf die von Späth näher studierte Heterophylie der Johannistriebe hingewiesen sein mag. — Die Ähnlichkeit mit den physiologischen Erscheinungen der Periodizität ist auffallend. Auch hier neben großen individuellen Schwankungen eine starke Reaktionsfähigkeit auf äußere Einflüsse. Die normale mit den klimatischen Faktoren in Übereinstimmung stehende Periodizität ist labil und immer wieder treten periodische Erscheinungen auf, die nicht in Übereinstimmung stehen mit dem normalen Verhalten sommergrüner Bäume. Hier wie dort hat es den Anschein, als wären wir die Zeugen eines Umwandlungsprozesses, als wäre eine gesicherte Norm noch nicht erreicht. — In diesem Sinne kann wohl ein Zusammenhang zwischen dem von uns erschlossenen physiologischen Atavismus und dem von Ettingshausen und Krašan erschlossenen Atavismus der Form der gleichen Bäume bestehen. Neuerworbenes ist noch nicht in gesicherten Besitz übergegangen und kämpft mit Altererbtum, das unter geeigneten Umständen innerer oder äußerer Natur immer wieder zum Durchbruch gelangen kann.

Jahrtausende haben nicht ausgereicht, in Eichen und Buche periodische Erscheinungen zu unterdrücken, die ihrer heutigen Umgebung nicht zu entsprechen scheinen (diskontinuierliche Laubentfaltung) oder mit dieser notwendigerweise verknüpftes rhythmisches Geschehen (Herbstlaubfall) in gesicherten Besitz zu bringen. Es ist als wäre die Außenwelt noch nicht in völliger Harmonie zu der spezifischen Struktur der Pflanze gelangt. — Da aber, wie Berthold sagt, „die Lebensrhythmik zweckmäßig und notwendig ist für den Bestand des Individuums und der Art in unseren Klimaten und allen anderen, die einen streng periodischen Klimawechsel zeigen“, ist die Übereinstimmung der periodischen Lebenserscheinungen der Pflanzen mit dem periodischen Wechsel der äußeren Lebensbedingungen im allgemeinen so groß, dass es äußerst schwer fällt, zu erkennen, welcher Anteil an ihrem Zustandekommen der Arteigentümlichkeit und welcher den jeweilig wirkenden wechselnden äußeren Kräften zufällt. — So liegt es nahe, zu versuchen, aus dem ungewöhnlichen periodischen Verhalten der Eichen und Buche auch Fingerzeige für die Lösung des schwierigen Problems nach dem realen Zustandekommen des Vegetationsrhythmus der Bäume überhaupt zu gewinnen. — Es wird damit gleichzeitig Gelegenheit gegeben sein, gegenüber den dem Thema entsprechend bisher bevorzugten ökologischen Gesichtspunkten mehr auf die kausal-entwicklungsmechanische Seite des Problems hinzuweisen. —

Für die Frage nach dem Zustandekommen der Periodizität im vegetativen Leben der Bäume musste das Studium derjenigen Bäume von der größten Bedeutung sein, die im feuchtwarmen, tropischen Klima erwachsen sind, das starke periodische Schwankungen nicht zu besitzen scheint. Besonders Volkens und Klebs haben letzthin unter diesem Gesichtspunkt das periodische Verhalten der Pflanzen in Java studiert und uns mit einer Fülle von neuem wertvollen Tatsachenmaterial bereichert. Ihre theoretischen Hauptresultate erscheinen dabei recht verschieden. Während Volkens folgert, dass die Periodizität in der Eigentümlichkeit der Art begründet sei, dass die Rhythmik das Primäre ist und nur durch wechselnde äußere Einflüsse reguliert wird, meint Klebs, dass eine solche Periodizität auch hier stets nur durch die wechselnden Einwirkungen der Umwelt im weitesten Sinne bedingt sei.

Bei der Erörterung der periodischen Lebenserscheinungen in den Tropen scheinen häufig die ökologische und die kausal-mechanische Betrachtungsweise nicht genügend scharf voneinander getrennt zu werden. Da die Periodizität als Anpassungserscheinung an die Umwelt unverständlich erschien, wurde ohne weiteres ein möglicher Zusammenhang zwischen Periodizität und Umwelt geleugnet. Andererseits wurde aus der Möglichkeit, eine solche Periodizität durch äußere Eingriffe zu verschieben oder gar aufzuheben gefolgert, dass sie eine mehr oder weniger zweckentsprechende Reaktion auf periodisch wechselnde Einflüsse darstellen müsse. In beiden Schlussfolgerungen scheint unerlaubterweise ökologische und entwicklungsmechanische Betrachtungsweise miteinander vermengt zu sein. — Sicherlich dürfte aber auch hier, wie so oft erst das Verständnis des Ökologismus den Weg zum Verständnis des kausalen Geschehens weisen. Kann nun wirklich, wie Berthold sagt, die Rhythmik in den Tropen als eine mehr zufällige Erscheinung aufgefasst werden? Wozu braucht zumal in dem gleichmäßigen Tropenklima überhaupt ein Blattwechsel stattzufinden?

Die begrenzte Lebensdauer der Blätter ist vielfach so gedeutet worden, dass es in ihrer Natur begründet ist, nur eine beschränkte Zeit funktionsfähig zu sein. Durch die Untersuchungen von Lindemuth, Mathuse u. a. wissen wir aber, dass die Blätter vom Stocke getrennt weit über die normale Zeit leben und funktionsfähig gehalten werden können. Ihr frühes Absterben oder Abfallen auch ohne direkte äußere Ursache muss also auf Korrelationserscheinungen beruhen, die im periodisch wechselnden Klima ökologisch verständlich erscheinen. Aber auch in den Tropen gibt es neben Bäumen mit sehr langlebigen Blättern solche, die ihr Laub oft nach sehr kurzer Zeit periodisch abwerfen. Könnten hierfür nicht auch im gleichmäßig feuchten Tropenklima Zweckmäßigkeitsgründe anderer Art maßgebend sein? — Bekanntlich werden die Blätter sehr vieler

Bäume der Tropen von epiphytischen kryptogamen Pilzen, Algen und Flechten bewohnt. Volkens konnte, wenn andere Mittel versagten, direkt das Alter einer Blattgeneration von der Stärke ihres Vorkommens ableiten. „Die 5—6 ältesten untersten Blätter waren mit einem dichten grauen Filz von Blattflechten vollkommen überzogen. Die nächsthöheren zeigten große Rasen solcher, die sich mit ihren Rändern fast berührten. Die folgende Gruppe wiesen immer kleinere Rasen auf; der zuletzt entstandene Schub endlich war frei von jeder Bedeckung, ließ Blätter mit gleichmäßig spiegelndem Glanz gewahren.“ Und B u s s e berichtet für das Regenwaldgebiet von Kamerun, dass fast nur die alljährlich ihre Blätter wechselnden Gewächse frei von Epiphyllen sind. Wenn wir dann noch hören, dass gerade diejenigen immergrünen Pflanzen, die durch besondere Lebensdauer der Blätter ausgezeichnet sind, wie Cordyline, Jucca, Dracaenenarten epiphytenfrei sind (Fitting), muss es als eine sehr nützliche Einrichtung für diejenigen Pflanzen, die ihrer Blattstruktur nach leichter befallen werden, angesehen werden, nach einer gewissen Zeit ihr Laub zu wechseln. Es sollte hier nur ein in die Augen springender Punkt für den Ökologismus des Blattabfalls im gleichmäßigen Tropenklima angeführt werden. Unzweifelhaft aber werden sich bei eingehenderer Untersuchung noch andere auffinden lassen. — Wie wird sich in einem gleichmäßigen Klima der Blattwechsel am zweckentsprechendsten vollziehen? Anscheinend wohl so, dass der Baum ständig während des ganzen Jahres ein Blatt nach dem andern abwirft und gleichzeitig ständig fortwachsend ein Blatt nach dem andern hervorbringt. Es ist nun in der Tat sehr auffällig, dass nach Volkens u. a. gerade unter den in den Tropen einheimischen Dikotylen recht wenige Bäume dieses Verhalten zeigen. Auch Klebs, der, seinen Voraussetzungen entsprechend, sich besonders nach Bäumen mit ständig fortwachsenden Trieben umsah, scheint nur eine recht geringe Zahl gefunden zu haben. Das ist noch bemerkenswerter, wenn wir bedenken, dass im mitteleuropäischen Klima eine ganze Reihe von Bäumen vom Frühjahr bis zum Herbst kontinuierliches Wachstum zeigen, bis erst durch ungünstige äußere Einflüsse oft erst durch Nachfröste im Oktober die jungen noch zarten Triebspitzen zum Absterben gebracht werden wie bei Weiden, Pfirsich u. a. (vgl. Berthold, Späth). Werden dann solche Bäume in tropische Klimate versetzt, so vermögen sie zum Teil anscheinend wirklich, wie z. B. der Pfirsich, ohne Ruhepause fortzuwachsen und gleichmäßig in dauerndem Blattfall langsam die Blätter abzustößen⁷⁾. — Bei den Bäumen des gleichmäßigen tropischen Klimas ist vielmehr fraglos die diskontinuierliche Laubentwicklung die häufigere Art der Blatt-

7) Vgl. B o r d a g e. Nach K l e b s hat der Pfirsich in Buitenzorg einige kahle Äste.

bildung, sei es, dass periodische Streckung und Ruhe an den einzelnen Trieben zu verschiedenen Zeiten miteinander abwechseln, sei es, dass dies mehr oder weniger gleichzeitig an dem ganzen Baumindividuum stattfindet. — Es fällt nicht schwer, auch hierin eine recht zweckentsprechende Ökologie der tropischen Bäume zu erkennen. Ein gleichmäßiges Fortwachsen der Triebe könnte nur dann als Vorteil gelten, wenn wirklich dieses Wachstum mit der Schnelligkeit erfolgen könnte, die den auf den Vegetationspunkt direkt einwirkenden klimatischen Bedingungen der Wärme, des Lichts und der Feuchtigkeit entsprechen würde, wenn also, wie Klebs sagt, ihre nächste Umwelt überall gleichmäßig günstig wäre und Stamm und Wurzel für alle genügendes Wasser mit den Nährsalzen herbeischaffen würde. Bei größeren Bäumen ist es aber kaum denkbar, dass der Stamm so schnell in die Dicke wächst, wie dann seine Inanspruchnahme sowohl in mechanischer wie ernährungsphysiologischer Weise zunehmen muss. Auch muss es fraglich erscheinen, ob es den Wurzeln gelänge, entsprechend schnell neues Terrain zu erobern, um der fast in geometrischer Proportion erfolgenden Zunahme einer ungehindert fortwachsenden Laubmasse durch Wasser- und Nährsalzzufuhr zu genügen. Die von Klebs gegebene Zuwachsgröße der Triebe und Blätter erwachsener, ständig fortwachsender Bäume ist in der Tat für die sonst bekannten Wachstumsschnelligkeiten anderer tropischer Gewächse äußerst gering, und besonders auch, wenn damit die Wachstumsgeschwindigkeit junger Bäume verglichen wird. — Wenn sich aber doch die Produktionsfähigkeit der Triebe als Teile des Baumganzen nicht zu ihrer vollen Stärke entfalten darf, kann noch auf andere Weise eine zweckentsprechende Produktionsbeschränkung erzielt werden. Statt des verlangsamten kontinuierlichen Wachstums tritt die rasche Laubentfaltung, aber im diskontinuierlichen Wachstum mit periodischem Wechsel von Ruhe und Entfaltung, während solcher Wechsel nach Klebs bei den Sträuchern nicht einzutreten pflegt. Da nun die Erfahrung lehrt, dass dieser Weg von den meisten Bäumen bevorzugt wird, muss nach seinen Vorzügen gefragt werden. Pfeffer weist darauf hin, wie notwendigerweise jedes Entwicklungsstadium durch verschiedenartige chemische Umsetzungen bedingt sein muss, eine Anschauung, die auch durch die neueren experimentellen Untersuchungen Berthold's und Klebs' bestätigt werden. Es lässt sich durchaus einsehen, dass der Ablauf aller dieser verschiedenen Umsetzungen ein viel geregelterer und zweckentsprechenderer sein muss, wenn er sich hintereinander, als wenn er sich nebeneinander vollzieht, wenn etwa einmal die Produktion und Speicherung der Assimilate das chemische Getriebe beherrscht, das andere Mal das Wachstum und die Produktion neuer Körpersubstanz. Ich verweise hierfür nur auf die Beobachtung von Volkens, nach dem bei *Ficus*

fulva kurz vor und während des Treibens ein gewaltiger Wurzeldruck aus allen alten Wunden das Wasser hervortreten lässt, dann aber der Saftstrom, sowie die Blätter erwachsen sind, sofort aufhört. Nur hingewiesen mag darauf sein, dass in gleicher Weise auch eine periodisch mit dem vegetativen Wachstum abwechselnde Blütenbildung, wie sie vielfach bei tropischen Bäumen festzustellen ist, vorteilhaft sein muss. — Neben diesen in der Organisation liegenden Vorteilen ist es aber auch klar, dass beim diskontinuierlichen Wachstum ganz anders die kleinen stets vorhandenen Schwankungen der klimatischen Bedingungen ausgenutzt werden können. Wenn nach einer Ruhepause eine erneute Blattentfaltung einsetzen soll, können hierfür Tage stärkerer Niederschläge oder vielleicht auch stärkerer Nährstoffzufuhr benutzt werden. — Alle die mannigfachen, von Volken und Klebs aufgedeckten Übergänge zwischen dem langsamen kontinuierlichen Wachstum bis zu dem schnellen stoßweisen Treiben erscheinen unter diesem Gesichtspunkt ökologisch verständlich. Während die Beschränkung der Blattproduktion bei der einen Baumart noch durch das während des ganzen Jahres unregelmäßig hier und dort erfolgende Aussetzen des an und für sich verlangsamten Wachstums erfolgt, wechselt in anderen Fällen eine Ruhepause und darauffolgendes schnelles Treiben von Ast zu Ast oder vollzieht sich gleichzeitig am ganzen Baum, je nach der Art in kürzeren oder längeren Pausen, die sich bis auf Jahresfrist oder vielleicht noch länger ausdehnen können. So ist es auch ökologisch verständlich, dass die jungen Pflanzen vieler Bäume mit nicht ausgeprägt diskontinuierlicher Wachstumsweise anfänglich, wofür Klebs zahlreiche Beispiele gibt, kontinuierlich wachsen und sich erst später, wenn die Blattproduktion eingeschränkt werden muss, das periodische Wachstum einstellt. Stockausschläge und gut ernährte untere Äste können sich dabei wie junge Pflanzen verhalten. Bei Bäumen mit sehr ausgeprägtem diskontinuierlichen Wachstum kann dies aber eine so ausgesprochene Eigenschaft ihrer Organisation sein, dass sie schon bei jungen Pflanzen, trotz günstigster Ernährung, ein deutliches Schwanken der Wachstumsintensität geltend macht, wenn auch hier die Periode der Ruhe gegenüber der der wachsenden Bäume erheblich abgekürzt sein kann. Ein sehr charakteristisches Beispiel sind neben dem von Klebs studierten *Theobroma Cacao* die von Huber beschriebenen einjährigen Exemplare von *Herea Brasiliensis*. Diese trieben in Para während der Regenzeit fünfmal aus. Der Trieb braucht zu seiner Entfaltung etwa 30 Tage, worauf dann eine Ruhezeit von etwa 10 Tagen eintritt. Ältere Exemplare dagegen treiben nur ein- oder zweimal im Jahre aus. —

Das Verständnis der Ökologie des diskontinuierlichen Wachstums dürfte nun in der Tat den Weg zeigen, die kausalen Zu-

sammenhänge aufzuklären, die das Zustandekommen dieser Periodizität ermöglichen. Aus dem Bisherigen dürfte mit Sicherheit zu folgern sein, dass die Bäume der Tropen in verschiedenem Grade die in ihrer Organisation begründete Disposition besitzen, ihren Vegetationspunkt in einen Ruhezustand überzuführen; oder anders ausgedrückt, die strukturelle Befähigung auf entsprechende Reize mit einer Wachstumsstockung zu reagieren. Während bei den einen die Reaktion der Wachstumsstockung nur durch einen stärkeren Mangel in der Zufuhr sei es des Wassers, sei es der Nährsalze ausgelöst wird, genügt bei den anderen hierzu vielleicht eine sehr geringe Verminderung der Nährsalze und bei der dritten wird schon die Hemmung im Vegetationspunkt der Achse durch eine von den jeweiligen äußeren Umständen unabhängige Gegenreaktion gegen das Wachstum bewirkt. In diese letztere Kategorie rangieren augenscheinlich Eichen und Buchen. Denn wie wir sahen, tritt auch bei jungen Pflanzen die Wachstumshemmung unabhängig von direkten äußeren Einflüssen auch bei günstigsten Ernährungsbedingungen ein, um nach einiger Zeit von neuem Treiben abgelöst zu werden. Es liegen hier also unzweifelhaft von äußerem periodischen Geschehen ganz unabhängige periodisch eintretende Vorgänge vor, die auf inneren Bedingungen beruhen. — Gelingt es nun noch weiter, in diese Bedingungen einzudringen? Während sich Pfeffer damit begnügen zu müssen glaubt, darauf hinzuweisen, dass hier chemische Wechselbeziehungen maßgebend sein müssen, sind eingehendere Betrachtungen über die Frage, welche Wechselbeziehungen (Korrelationen) in der Pflanze speziell die Wachstumshemmung im Vegetationspunkt hervorrufen könnten, von Berthold, Jost und Klebs angestellt worden. Als das Wahrscheinlichste muss von vornherein angesehen werden, „dass das Treiben eines neuen Blattschubs und die erste Zeit der Tätigkeit eben ausgewachsener Blätter eine Hemmung in dem Vegetationspunkt der Achse herbeiführt“ (Klebs). — In dieser Richtung könnten Späth's Beobachtungen an im Dunkeln unter günstigsten Ernährungsbedingungen erwachsende Eichen gedeutet werden. An den etiolierten Trieben war die Ausbildung der Blätter stark reduziert und dafür das Stengelwachstum sehr gefördert. In der Wachstumshemmung der Vegetationspunkte verhielten sich nun die untersuchten Exemplare sehr verschieden. Während bei den einen deutlicher Knospenschluss und darauffolgende einmonatliche Ruhe eintrat, unterblieb bei den anderen die Ausbildung der Knospenschuppen und es trat nur eine etwa eine Woche dauernde Wachstumsstockung ein. Bei einer dritten Gruppe schließlich unterblieb die vollkommene Hemmung des Vegetationspunktes ganz und nur die Verkürzung der Internodien weist noch auf die Stelle hin, wo die Ausbildung des neuen Blattschubs einsetzte. Also auch bei der durch das Etiollement sehr gestörten

Korrelation war die Disposition des Vegetationspunktes zu einer Wachstumsstoeckung so stark, dass sie sich auch im extremsten Fall nicht ganz unterdrücken ließ. Hieraus aber und aus den Beobachtungen an einem wohl gleichfalls mehr oder weniger etiolierten ohne Wachstumspause fortwachsenden Trieb von *Petraca* mit hin-fälligen Blättern (Klebs) einen sicheren Beweis zu sehen für die bekannte Beziehung zwischen Blatt und Sprosswachstum möchte ich zögern, da erst festgestellt werden müsste, ob nicht der Lichtmangel den Vegetationspunkt direkt beeinflusst. — Was uns aber hier schließlich interessiert, ist ja nur, wie schwer sich bei der Eiche auch bei Ausschaltung der normalen Korrelationen die Disposition der Hemmung unterdrücken lässt, wie groß die Reaktionsfähigkeit auch auf einen nur schwachen korrelativen Reiz sein muss. So kann es auch durchaus dahingestellt bleiben, ob die von Berthold und Klebs verteidigte Hypothese, dass die Nährsalzentziehung der wachsenden Blätter das Hauptmoment der korrelativen Vegetationspunkthemmung ist, als richtig anzusehen ist. Bei Eiche und Buche allerdings gelingt es nicht, auch bei der extremsten Zuführung von Nährsalzen unter den günstigsten Wachstumsbedingungen diese Hemmung aufzuheben. Und wenn, wie gleichfalls Späth zeigte, bei Stockausschlägen an jungen und alten Pflanzen ein Knospenschluss nicht eintritt, wenn auch die Internodienlängen einen sehr unregelmäßigen Verlauf nehmen, so vermag ich darin nur zu erkennen, dass, wie so oft bei Regenerationsprozessen die zur normalen Formgestaltung führenden korrelativen Hemmungserscheinungen ausgeschaltet sind, ohne dass wir vorläufig im allgemeinen imstande sind, näher die einzelnen Reizvorgänge zu analysieren. — Auch über diejenigen Korrelationen, welche periodisch bei den Bäumen der Tropen nach einer Ruhepause die Wiederaufnahme des Wachstums bedingen, dürfte die nach Klebs' Untersuchungen zumeist nach Fortnahme der Blätter regenerativ eintretende Blattentfaltung keinen sicheren Rückschluss gestatten. — Ganz wie bei der Wachstumshemmung wird vielmehr bei ihrer Aufhebung je nach der spezifischen Reaktionsfähigkeit vielleicht einmal eine geringe erneute Zufuhr von Wasser und Nährsalz genügen, ein andermal ein erheblicher „Druck“ notwendig sein oder schließlich kompliziertere Korrelationsvorgänge. Dazu kommt, dass nach den Untersuchungen von Goebel, Johannsen, Jost u. a. der momentane physiologische Zustand der ruhenden Knospe einheimischer Bäume für ihre Wiedererweckung wesentlich mitspricht, dass also ihre Reaktionsfähigkeit erheblichen Schwankungen ausgesetzt ist. So ist es durchaus wahrscheinlich, dass auch in den Tropen bei einem bestimmten physiologischen Zustand der Vegetationspunkte mancher Bäume ein Nährstoffzufluss nicht zur Knospentfaltung genügt, welcher zu einer anderen Zeit hierzu vollkommen genügen

würde. Bei Eiche und Buche sehen wir wenigstens, dass bei reichlichster Darbietung von Nährsalzen unter den günstigsten Wachstumsbedingungen die Ruheperiode zwar nicht aufgehoben, aber deutlich abgekürzt werden kann. Erst von einem bestimmten physiologischen Zustand der Knospe an wird sie für die gesteigerte Nährsalzzufuhr reizempfindlich. Dass etwa eine stärkere Inaktivierung der für das Wachstum notwendigen Enzyme und dadurch bedingte ausgeprägtere Wachstumshemmung Hand in Hand mit der Speicherung der Assimilate geht (Berthold und ebenso Klebs) ist denkbar. Nicht mit den Tatsachen in Übereinstimmung ist aber, wenigstens bei der Eiche und Buche, die Vorstellung von Berthold, dass deshalb bei jugendlichen Individuen leicht ein zweiter oder dritter Trieb gebildet wird, weil noch kein genügender Vorrat an Reservematerial angesammelt ist. Weder hier noch bei den tropischen Pflanzen vermögen wir zu sagen, durch welche komplizierten Korrelationsvorgänge der physiologische Zustand der ruhenden Knospe unabhängig von unmittelbaren äußeren Einflüssen eine Änderung erfährt.

Noch undurchsichtiger werden aber die kausalen Bedingungen der periodischen Blattentfaltung in den Tropen dadurch, dass sie im normalen Entwicklungsgang vielfach, wenn auch nicht bei allen Bäumen, mit dem periodischen Abstoßen des Laubes verknüpft ist. Es existieren, wie besonders Volkens zeigt, alle Übergänge von den Bäumen, die neben einem diskontinuierlichen Treiben während des ganzen Jahres ziemlich gleichmäßig die Blätter abwerfen, zu solchen, bei denen oft periodisch Treiben und Blattfall miteinander verknüpft sind bis zu solchen, wo mit dem periodischen Treiben ein teilweiser oder vollständiger Blattabfall verbunden ist. — Auch der Ökologismus des periodischen Laubfalls in den Tropen ist verständlich. Auf diese Weise kann die für die Organisation des Baumes passende Blattmasse, die durch den neuen Schub unverhältnismäßig gesteigert würde, auf der notwendigen Höhe gehalten werden. Es können aber auch die aus den absterbenden Blättern vor ihrem Abfall zurückwandernden wichtigen Nährstoffe zum Aufbau der Blätter des neuen Schubs alsbald Verwendung finden. — Im einzelnen kann der periodische Laubfall während der Entfaltung der neuen Blätter stattfinden, der häufige Treiblaubfall der immergrünen Pflanzen, oder kurz vor dem erneuten Treiben. Es finden sich auch alle Übergänge zwischen solchen Bäumen, welche periodisch den einen Schub des diskontinuierlich getriebenen Laubes abwerfen, zu solchen, welche eine Generalreinigung (Volkens) einer Zweiggruppe vornehmen, zu solchen, welche überhaupt alle Blätter abwerfen und dann für kurze Zeit kahl stehen können. Hierdurch hat wiederum die Pflanze Gelegenheit, sich in einem gewissen Spielraum klimatische Schwankungen nutzbar zu machen, etwa in Zeiten

stärkerer Trockenheit oder Nahrungsmangels sich früher als notwendig der älteren Blätter zu entledigen oder bei im allgemeinen kurze Zeit kahl stehenden Bäumen diese Ruheperiode zu verlängern. — Unter diesen und den oben erwähnten Gesichtspunkten, die den Ökologismus des tropischen Blattwechsels aufklären, dürfte aber auch wiederum die kausal-mechanische Seite des Problems in Angriff zu nehmen sein. — Da auch die Blätter vieler tropischer Bäume ein für die einzelne Art verschiedenes Alter nicht überdauern, ändert sich offenbar mit dem Alter aus inneren, bisher nicht näher analysierbaren Korrelationen ihr physiologischer Zustand, oder, wie es bei der Darstellung der periodischen Erscheinungen der Eichen und Buche genannt wurde, ihre Disposition zum Abfallen. Der physiologische Zustand braucht naturgemäß nicht unabänderlich aus der Konstitution des Blattes allein zu folgen, sondern kann wiederum korrelativ von der Stellung im Baumsystem abhängen, etwa so, dass von den Blättern jugendlicher Pflanzen oder von Stocktrieben die zum Abfallen geeignete Reaktionsfähigkeit später erreicht wird. Das wäre dann damit zu vergleichen, dass auch der Sonnenblatttypus der Blätter, die Schramm auf meine Veranlassung untersuchte und wie es von Nordhausen bestätigt wurde, sich erst von einem bestimmten Alter der Bäume an bildet, welche Korrelation an tropischen Laubblättern nach meinen bisher nicht veröffentlichten Untersuchungen noch viel ausgesprochener auftritt. Von dem jeweiligen physiologischen Zustand der Blätter wird es also neben der allgemeinen Reaktionsfähigkeit der Art abhängen, wie stark die den Blattfall direkt auslösenden Reize sein müssen. — Dingler gebührt das Verdienst, experimentell bewiesen zu haben, dass das Alter der Blätter auch bei tropischen Bäumen bei dem Zustandekommen des Laubfalls mitwirkt. Er entlaubte in Ceylon Ende Oktober Bäume, die normalerweise im Februar oder März ihr Laub abwerfen. Sie wurden hierdurch noch vor der Trockenzeit zur regenerativen Bildung neuen Laubes angeregt. Diese Blätter fielen dann in der Trockenzeit nicht ab. — Es wäre aber verfehlt, zu folgern, dass somit auch der zu Beginn der Trockenzeit bei vielen Bäumen einsetzende Laubfall von äußeren Einflüssen unabhängig ist; vielmehr zeigt der Versuch nur, wie Klebs richtig sagt, dass die neugebildeten Blätter sich in einem anderen Zustand befinden als die lange vorher gebildeten Blätter. Damit ist aber noch nicht etwa der Beweis erbracht, dass „junge Blätter mehr Trockenheit aushalten als die alten“, vielmehr nur, dass ältere Blätter sich in einem physiologischen Zustand befinden, der sie für die zur Blattablösung führenden Reize reaktionsfähiger macht. — Bei den Eichen und Buche wechselt nun die Disposition zum Blattfall von Individuum zu Individuum. Die Aufnahmefähigkeit der Blätter für den klimatischen Reiz im Herbst kann genügend sein,

die Trennungsschicht in Wirksamkeit treten zu lassen, braucht es aber nicht, und diese bleibt dann, wohl im Zusammenhang mit der sonstigen winterlichen Periode relativer Ruhe, bis zum Frühjahr unverändert. Dennoch überschreitet auch bei den Eichen und Buche die Lebensdauer der Blätter nicht eine bestimmte Grenze. Die Disposition zur Ausbildung der Trennungsschicht nimmt zu und in dem gleichmäßigen Klima von Tjibodas braucht es vielleicht schließlich nur einer unmerklichen klimatischen Schwankung, die Blätter zum Abfallen zu bringen. Dabei werden sich die durch die Stellung des Zweigsystems bedingten geringen Verschiedenheiten der Disposition⁸⁾ deutlicher geltend machen können und bewirken, dass im Laufe weniger Jahre die gleichmäßige Periodizität der Zweige, die bei uns durch die starke Reizwirkung im Herbst reguliert wird, verloren geht. Man kann dann in der Tat sagen, die Periodizität sei vom Stamm abgerückt und auf die Zweige übergegangen. Es braucht nicht näher ausgeführt zu werden, wie ein entsprechendes kausales Geschehen bei den tropischen Bäumen anzunehmen ist, die eine zeitlich getrennte Periodizität in ihren einzelnen Zweigen aufweist.

Bei den Eichen und Buche steht schließlich der Laubfall im Frühjahr in engster Beziehung zum Austreiben der Knospen und auch bei den tropischen Bäumen existiert vielfach dieser hier ökologisch verständliche Zusammenhang. Dadurch kompliziert sich aber die Frage nach der direkten Mitwirkung äußerer Einflüsse erheblich. Denn alle die Faktoren, die für die Neuentfaltung der Triebe in Betracht kommen, können durch gleichzeitige korrelative Wirkungen den Laubfall beeinflussen und umgekehrt. Es wird im einzelnen oft sehr schwer zu entscheiden sein, welche von den beiden in Wechselwirkung stehenden Vorgänge, Laubfall oder Treiben im kausalen Geschehen als das Primäre anzusehen sind, wenn sich auch schon aus den von Klebs und Volkens beschriebenen Erscheinungen unschwer sowohl für das eine wie für das andere Beispiele ableiten ließen. — Für Eiche und Buche dürfte wohl das durch die klimatischen Bedingungen neu erweckte Treiben im Frühjahr als der primäre Vorgang angesehen werden. Dass aber auch hier für den Reizerfolg der physiologische Zustand der Blätter ihre periodisch eintretende Reaktionsfähigkeit die notwendige Vorbedingung ist, folgt daraus, dass mit dem Johannistrieb ein Blattfall nicht verknüpft ist. — Sehr lehrreich für das Verständnis des Zustandekommens des Blattfalls ist auch das von Heer beschriebene Verhalten der Buche in Madeira. Obgleich dort das Laub ohne Frosteinwirkung im Herbst vergilbt, erreicht doch die Reizwirkung

8) Über solche Verschiedenheiten in der Periodizität im Zweigsystem bei anderen einheimischen Bäumen vgl. auch Berthold, p. 250.

bei der geringen Disposition der Blätter zum Abfallen im Herbst nicht die genügende Stärke und erst beim Austreiben der neuen Blätter im Frühjahr wird die Trennungsschicht zur Wirksamkeit angeregt.

Aus diesen Erörterungen dürfte ohne weiteres folgen, dass zwischen dem kausalen Zustandekommen des periodischen Wachstums der Eichen und Buche und der tropischen Pflanzen engste Beziehungen vorhanden sind. — Ganz allgemein gesagt, ist das diskontinuierliche Wachstum der Bäume im gleichförmigen Tropenklima und der vielfach mit ihm verknüpfte Laubfall bedingt durch die in ihrer Organisation begründete, eigentümliche Reaktionsfähigkeit ihrer Organe auf äußere Reize⁹⁾. Es resultiert auch hier aus dem Zusammengreifen dieser „autogenen“ und der unmittelbar wirkenden „aitiogenen“ Vorgänge, wie Pfeffer sagt, das reale Geschehen in der Natur. — Die autogenen Vorgänge, speziell der periodische Wechsel der Reaktionsfähigkeit resp. des physiologischen Zustandes der Organe lässt sich zum Teil durch Wechselwirkungen (Korrelationen) zwischen ihnen, wie besonders Klebs gezeigt hat, dem Verständnis näher bringen. Es liegt daher keine Veranlassung vor, für das Zustandekommen dieser Periodizität einen merkwürdigen, in der spezifischen Struktur des Plasmas etwa gelegenen Wechsel zwischen Ruhe und Bewegung anzunehmen. Daher ist die Periodizität auch durch äußere Einflüsse in gewissen Grenzen veränderlich und durch starke Störungen der inneren Beziehungen des Baumorganismus sogar unter Umständen aufhebbar. Da diese inneren Beziehungen aber einen wesentlichen Teil der Arteigentümlichkeit des Baumes ausmachen, kann man auch sagen, es ist in der Organisationseigentümlichkeit vieler tropischer Bäume begründet, ohne äußere periodisch wirkende Einflüsse diskontinuierliche periodische Wachstumserscheinungen zu zeigen. — Es gibt also in der Tat bei den tropischen Bäumen ebenso wie zum Teil bei Eichen und Buche eine von dem direkt wirkenden Wechsel äußerer Einflüsse ganz unabhängige Periodizität, die auch nicht als Nachwirkung früherer periodisch wechselnder äußerer Einflüsse aufgefasst werden kann. — Damit ist natürlich nicht die Frage beantwortet, auf welche Weise ohne periodisch wechselnde klimatische Einflüsse eine solche Periodizität entwickelungsmechanisch zustande kommen kann. Die Erörterung dieses Problems erscheint aber so untrennbar verknüpft mit dem allgemeinen Problem der Pflanzenentwicklung, dass hier füglich

9) So konnte auch Schröder an einem anderen Beispiel, bei einer auf meine Veranlassung gemachten Untersuchung an den Hölzern einheimischer Pflanzen, die in den Tropen gewachsen waren, zeigen, dass auch die Bildung der Jahresringe in gleicher Weise sowohl von der Arteigentümlichkeit wie von den äußeren Reizen abhängig ist.

darauf verzichtet werden kann¹⁰⁾). Klebs Untersuchungen haben uns auch in dieser Hinsicht jedenfalls wertvolle Fingerzeige für die „Relation zwischen Außenwelt und innerer Struktur“ geliefert. —

Da die periodischen Wachstumserscheinungen der tropischen Pflanzen ebenso nützliche Ökologismen darstellen wie die periodischen Erscheinungen der Pflanzen mit periodischem Klimawechsel, können jene in gleicher Weise in einem periodischen Klima ökologisch unpassend sein, wie diese in einem gleichförmigen Klima. Das diskontinuierliche Wachstum ebenso wie der mit der Blattenerneuerung verknüpfte Laubfall für Eiche und Buche muss als eine für unser Klima ungeeignete periodische Wachstumserscheinung angesehen werden, genau so wie die winterliche Ruheperiode der Eichen und Buche in Madeira. —

Die merkwürdige Periodizität der Eichen und Buche dürfte aber noch für die Lösung eines anderen Problems nicht unwichtig sein, nämlich für die Frage nach der Entstehung dieser Periodizität im Laufe der Phylogenese. Wie ist der in der jetzigen Reaktionsweise der Arten zum Ausdruck kommende Ökologismus entstanden? oder wie es Detto nennt: wie haben wir uns die Ökogenese vorzustellen? Berthold hat dafür folgende Antwort gefunden: „So haben wir Grund anzunehmen, dass auch die Periodizität der Entwicklung im Laufe des Jahres und die dieser entsprechenden Organisationsverhältnisse und ebenso auch die für den ganzen Lebenslauf des Organismus geltende Periodizität sich herausgebildet haben unter dem Einfluss von Nachwirkungen auf den Gang der klimatischen Faktoren und der kausalen Existenzbedingungen, und es würde also der ganzen Ausbildung derselben nach Organisation und Ausstattung mit Reservesubstanzen in ganz bestimmter Weise die Erlebnisse des Individuums und bei Samen auch die einer Reihe von Generationen fixiert und gewissermaßen gespeichert sein. In beiden würden wir sozusagen den Niederschlag all dieser Einwirkungen zu sehen haben.“ — Da nun die Erscheinungen der Periodizität im wesentlichen zurückgeführt wurden auf die spezielle in der Arteigentümlichkeit begründeten Reaktionsfähigkeit der Organe auf äußere Reize folgt, dass Berthold eine erbliche Änderung dieser Reaktionsfähigkeit und zwar eine gerichtete Änderung infolge äußerer Reize annimmt. Solange aber hierfür ein experimenteller Nachweis nicht erbracht ist, haben wir um so weniger Ursache, seine Richtigkeit anzunehmen, als ich¹¹⁾ zeigen konnte, dass die angeblichen Beweise einer solchen „Vererbung erworbener Eigenschaften“, die Engelmann und Gaidukov aus der Farbenveränderung der Oscillarien haben führen wollen, auf falschen Deutungen

10) Vgl. Klebs, Pfeffer, Driesch.

11) Magnus und Schindler.

beruhen. Auch Klebs Untersuchungen über die Vererbung künstlich hervorgebrachter Blütenanomalien scheinen mir durchaus nicht für eine Vererbung in bestimmter Richtung veränderter Reaktionsfähigkeit zu sprechen. — Es gibt aber auch direkt Beispiele, in denen Bäume während langer Zeit den Einflüssen des periodischen Klimas ausgesetzt sind, und auf die sie mit periodischen Wachstumserscheinungen reagieren, welche aber, sobald sie in das gleichmäßige Tropenklima versetzt sind, eine deutliche Periodizität nicht mehr erkennen lassen, wie etwa der Pflirsich¹²⁾ oder wie es von Klebs an zahlreichen Stauden experimentell nachgewiesen wurde. — Um so merkwürdiger ist, dass dennoch Klebs mehr oder weniger die Anschauung Berthold's teilt.

Eichen und Buche zeigen nun aber, dass die Erwerbung einer gesicherten zweckentsprechenden Periodizität, wenn eine geeignete Reaktionsfähigkeit auf die Reize der wechselnden klimatischen Verhältnisse nicht vorhanden ist, auch in einem sehr langen Zeitraum nicht zu gelingen braucht und zeigen gleichzeitig, dass die völlige Auslöschung unzurechnender Periodizitäten, die in der Arteigentümlichkeit begründet sind, nicht weniger schwer fällt. — Vielmehr deutet das ganze morphologische Verhalten dieser Bäume darauf hin, dass sich unter unseren Augen in kleineren oder größeren ungerichteten sprungweisen Veränderungen der Reaktionsfähigkeit eine Umwandlung der Art vollzieht. Nicht das periodische Klima ruft durch eine direkte Einwirkung auf das Plasma eine spezielle Reaktionsfähigkeit für diese Periodizität hervor, sondern diese muss erst, wie irgendeine andere morphologische oder physiologische Eigenschaft der Art erworben werden. Dabei ist es dann wohl möglich, dass, wie Haberlandt meint, diejenigen Pflanzen am geeignetsten sind, die in periodischen Klima notwendige Periodizität zu erwerben, die bereits in den Tropen eine, wie wir sahen, gleichfalls zweckentsprechende, aber dort vom direkten periodischen Klimawechsel unabhängige Periodizität besaßen.

Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin.

Literatur.

Berthold, G. Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. II. Leipzig 1904.

12) Bordage hat das Verhalten von aus Frankreich nach Réunion eingeführter Pflirsichpflanzen näher untersucht. Er stellte entsprechend früheren Beobachtungen fest, dass der periodische Gesamtblattfall ziemlich bald verloren geht. — Irrtümlicherweise sieht er dies als einen Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften an. Seine Beobachtungen zeigen aber nur, dass der durch äußere Einflüsse hervorgerufene Jahresrhythmus sehr rasch ausklingt. Angaben über die Lebensdauer der Blätter fehlen. Das wichtigere Verhalten tropischer Sämlinge aus den in Réunion und in Frankreich geernteten Samen wird nur ganz kurz angedeutet. Etwaige Unterschiede lassen aber auch hier eine ganz andere Deutung als die „Vererbung erworbener Eigenschaften“ zu.

- Bordage, Edm. A propos de l'hérédité des caractères acquis. Bull. scient. de la Fr. et de la Belg., 7 ser., T. 24, 1911.
- Brenner. Klima und Blatt bei der Gattung *Quercus*. Flora, 1902.
- Büsgen, M. Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena 1897.
- Busse, W. Über das Auftreten epiphyllischer Kryptogamen im Regenwald von Kamerun. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 23, 1905.
- Dingler, H. Über das herbstliche Absterben des Laubes von *Carpinus Betulus* an geschneidelten Bäumen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 24, 1906.
- Versuche über die Periodizität einiger Holzgewächse in den Tropen. Sitz.-Ber. Münchener Akad., 1911.
- Die Periodizität sommergrüner Bäume Mitteleuropas im Gebirgsklima Ceylons. Sitz.-Ber. Münchener Akad., 1911.
- Driesch, H. Kritisches — Polemisches. IV. Biol. Centralbl. XXIII, 1903.
- v. Ettingshausen und Krašan. Untersuchungen über Deformationen im Pflanzenreich. Denkschr. Wiener Akad. Math. phys. Kl., 58. Bd., 1891.
- Fitting, H. Über Beziehungen zwischen den epiphyllen Flechten und den von ihnen bewohnten Blättern. Ann. d. jard. Buit., 3. Supl., 1910.
- v. Guttenberg. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt. Engler, Bot. Jahrb., 28. Bd., 1907.
- Haberlandt, G. Botanische Tropenreise. Leipzig 1893.
- Heer, O. Über die periodischen Erscheinungen der Pflanzenwelt in Madeira. Verhandl. d. schweiz. naturf. Gesellsch. Glarns 1851.
- Holtermann, C. Der Einfluss des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907.
- Huber, J. Beitrag zur Kenntnis der periodischen Wachstumserscheinungen bei *Hevea brasiliensis*. Bot. Centralbl., 1898.
- Jost, L. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1908.
- Kerner v. Marilaun. Pflanzenleben. Leipzig 1898.
- Klebs, G. Über Probleme der Entwicklung. Biol. Centralbl. 24, 1904.
- Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von *Sempervivum*. Sitz.-Ber. Heidelberger Akad., 1909.
- Über Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitz.-Ber. Heidelberger Akad., 1911.
- Über periodische Erscheinungen in tropischen Pflanzen. Biol. Centralbl. XXXII, 1912.
- Lasch. Die Eichenformen der märkischen Wälder, hauptsächlich der um Driesen. Bot. Zeit., 1857.
- Magnus, W. und Schindler, B. Über den Einfluss der Nährsalze auf die Färbung der Oscillarien. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 30, 1912.
- v. Mohl. Über den Ablösungsprozess saftiger Pflanzenorgane. Bot. Zeit., 1860.
- Nördlinger. Deutsche Forstbotanik. Stuttgart 1874.
- Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie 2. Aufl. Leipzig 1904.
- Untersuchung über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattoorgane. Abh. Sächs. Akad. Math. physik. Kl. 30, 1907.
- Schimper, A. F. W. Pflanzengeographie. Jena 1898.
- Schindler, B. Über die Farbenveränderungen der Oscillarien. Zeitschr. f. Bot., 1913.
- Schottky. Die Eichen des extratropischen Ostasien und ihre pflanzengeographische Bedeutung. Engler, Bot. Jahrb., 1912.
- Schramm, R. Die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora, N. F. 4, 1912.

- Späth, H. L. Der Johannistrieb. Ein Beitrag zur Kenntnis der Periodizität und Jahresringbildung sommergrüner Holzgewächse. Berlin 1912.
- Staby. Verschluss der Blattnarben nach Abfall der Blätter. Flora 1886.
- Volken, G. Laubfall und Blätterneuerung in den Tropen. Berlin 1912.
- Wiesner, J. Zur Laubfallfragz. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 25, 1906.

Zur chemischen Organisation der Zelle.

Von W. Ruhland.

Vor kurzem habe ich den Nachweis geführt¹⁾, dass die Durchlässigkeit der lebenden Plasmahaut, gemäß ihrer Gelnatur, für Kolloide durch die Teilchengröße der Sole (Dispersitätsgrad, spezifische Oberfläche) bestimmt wird. Diese Rolle des physikalischen Spannungshäutchens des Protoplasten entsprach also genau der eines Ultrafilters, von welchem die Teilchen der Sole je nach der „Konzentration“, also Porenweite des Filtergels, durchgelassen oder zurückgehalten werden. Diese einfachen physikalischen Beziehungen traten rein, vor allem von Adsorptionserscheinungen ungestört, zutage, wenn die Sole in genügendem Überschuss verwendet wurden.

Ich hatte in jener Arbeit als Sole wegen ihres leichten Nachweises in der Zelle die wässrigen „Lösungen“ einer großen Anzahl von Anilinfarbstoffen verwendet, bei denen die Dispersität den gesamten weiten Bezirk zwischen groben Suspensoiden bis nahe zu iondispersen Lösungen umfasst. Da ferner zu diesen Verbindungen, je nachdem der Farbstoff das Kation oder Anion bildet, sowohl positiv wie negativ geladene Kolloide gehören, erschien es mir zur Begründung der entwickelten Auffassung nicht nötig, noch andere Kolloide in meine Veröffentlichung einzubeziehen, um so weniger, als mir bereits einige Versuche mit nichtpermeierenden zelleigenen Kolloiden, wie Gerbstoffen, Saponinen, Anthocyanverbindungen, Inulin u. s. w., wie nicht anders zu erwarten war, die Gültigkeit der gefundenen Gesetzmäßigkeiten auch für diese dargetan hatten.

Wenn nun auch demnach diese zelleigenen Kolloide für das kapillarchemische Verständnis der Plasmahaut kaum wesentlich Neues bieten dürften, so wird doch für die Beurteilung ihrer Leitung, Speicherung, event. ihres ganzen physiologischen Verhaltens das genauere Studium ihrer Diffusibilität in Gelen erhebliche Bedeutung haben. Es ist indessen nicht meine Absicht, im folgenden Näheres in dieser Richtung mitzuteilen.

Vielmehr wandte sich mein Interesse nach Aufdeckung der Ultrafilternatur der lebenden Plasmagrenzhäute an Pflanzenzellen vor allem dem Verhalten der Enzyme zu, da dieses weit mehr

1) „Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut“ (Jahrb. f. wiss. Botan. 51. 1912, S. 376).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): Magnus Werner

Artikel/Article: [Der physiologische Atavismus unserer Eichen und Buche.
309-337](#)