

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel

Professor der Botanik

und

Dr. R. Hertwig

Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. E. Weinland

Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

37. Band

August 1917

Nr. 8

ausgegeben am 30. August

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, 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. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einzusenden zu wollen.

Inhalt: G. Klebs, Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. S. 373.
J. S. Szymanski, Über taktile Tiere. S. 416.

Referate: W. Kollé u. H. Hetsch, Die experimentelle Bakteriologie und die Infektionskrankheiten. S. 418. — K. Künkel, Zur Biologie der Lungensehnecken. S. 420. — Neuerschienene Bücher. S. 420.

Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen.

Von Georg Klebs.

In einer Arbeit über die Buche (1914) habe ich den Nachweis geführt, daß die Winterknospen, die in der freien Natur von Herbst bis Frühjahr ruhen, im Winter durch Belichtung mit Osramlicht zum Treiben und auch zu einem längeren lebhaften Wachstum unter Neubildung von Blättern gebracht werden können. Daraus ging hervor, daß die noch immer verteidigte Anschauung, nach der die Ruhe der Winterknospen eine erblich fixierte Erscheinung sei, ebenso unrichtig ist wie die Meinung, daß ein Trieb der Buche aus „rein inneren Gründen oder autonom“ zur Ruhe übergehen müßte. Unter den Bedingungen der freien Natur wachsen tatsächlich die im Frühjahr austreibenden Knospen nur wenige Wochen (in Heidelberg meist im April); sie vermögen außer den im vorhergehenden Jahre angelegten Laubblättern nicht sofort neue zu bilden. Vielmehr entstehen bei äußerst beschränktem Streckungswachstum zuerst zahlreiche Knospenschuppen, später im Juli kleine Blatt-

anlagen — es bildet sich die Winterknospe aus. Diese Tatsachen führen zu der Frage, welche Umstände die sehr auffällige Änderung der Entwicklung eines solchen Triebes bedingen — ein Problem, das um so rätselhafter erscheint, als der Übergang zur Bildung der Winterknospe sich unter den anscheinend günstigsten Wachstumsbedingungen im Mai, Juni und Juli vollzieht. Gewiß ist es einfacher und bequemer zu sagen: die Pflanze macht es nun einmal so, es wird ihr Verhalten von der Erbllichkeit bestimmt. Aber dazu ist man doch Naturforscher, daß man solchen Umschreibungen des Problems jede Bedeutung abspricht und nach einem Wege sucht, in das Problem irgendwie einzudringen. Ich habe als Hypothese den Gedanken ausgesprochen, daß bei dem starken Verbrauch von Nährsalzen durch das erste Treiben, dann durch die intensive C-Assimilation der Blätter und wohl auch durch die Tätigkeit des Kambiums relativ zu wenig Nährsalze dem Vegetationspunkt zuströmen. Sein Wachstum wird dadurch verlangsamt, der Verbrauch an organischer Substanz vermindert. Infolgedessen speichern sich die Assimilate mehr und mehr in der Umgebung auf; der veränderte Stoffwechsel wird schließlich so eingeschränkt, daß nach der Bildung der Winterknospe die Ruhe eintritt.

Diese Hypothese bedarf neuer Nachprüfung. Aber auch die von mir vertretene allgemeine Anschauung über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe muß immer wieder der Prüfung unterworfen werden, besonders deshalb, weil meine Anschauung von der Mehrzahl der Botaniker, die sich mit der gleichen Frage beschäftigen, durchaus abgelehnt wird. Ich will in dem ersten Abschnitt einen Bericht über neue Untersuchungen geben, in einem zweiten mich mit meinen Gegnern auseinandersetzen.

I. Experimentelles.

Die Untersuchungen sind an verschiedenen Baumarten ausgeführt worden, da gerade auf das Verhalten solcher Bäume sich die Behauptung stützt, daß eine erbliche Ruhe und eine erblich festgesetzte Zeit kurzen Treibens existiert.

1. Die Buche (*Fagus sylvatica*).

Als die im Licht der Osramlampe während des Winters wachsenden Bäumchen in das Tageslicht gebracht wurden, gingen sie zunächst zur Bildung der Ruheknospen über. Es stellte sich die Frage ein, ob dieses Verhalten unter allen Umständen einträte oder ob es nicht doch möglich wäre, das Treiben im Tageslicht fortgehen zu lassen.

Ich benutzte ein Exemplar (in meiner Arbeit 1914 Nr. I), das im Lichtraum vom 23. IX. bis 10. X. 1913 ausgetrieben hatte. Am

10. X. in das Gewächshaus versetzt, hörte die Pflanze in kurzer Zeit mit dem Wachstum auf — es bildeten sich neue Ruheknochen aus. Am 25. XII. wurde die Pflanze von neuem in den Lichtraum gebracht, wo sie wieder austrieb und bis zum 30. III. 1914 fortwuchs. An diesem Tage in das Gewächshaus übergeführt, kam die Pflanze zur Ruhe. Nachdem sie im Mai ins Freie gestellt worden war, erfolgte nach einigen Wochen ein neues Austreiben, das dann durch die Bildung von Ruheknochen abgeschlossen wurde.

Am 19. XI. 1914 wurde das Bäumchen in frische Erde versetzt und in den Lichtraum (wie früher eine Lampe von ca. 1000 H. Kerzen) gebracht; nach 23 Tagen begann das Aufbrechen der Knochen. Ich entfernte jetzt alle jungen Triebe bis auf einen einzigen und schnitt auch die später erscheinenden treibenden Sprosse ab, die sich aus schlafenden Knochen entwickelten, so daß die Nährsalzmenge der Erde nur dem einzigen Trieb (ohne Konkurrenten) zugeführt wurde. Das Wachstum der Blätter wurde täglich gemessen; ich gebe hier nur kurz die aufeinanderfolgenden Perioden der Blattbildung an, zugleich die Längen der ausgewachsenen Blätter (in cm), geordnet nach ihrer Stellung von der Basis des Triebes ab bis zur Spitze.

- | | | |
|------------|--------------------|--|
| I. Periode | 12. XII.—25. XII.: | 1,2; 6,7; 10,4; 10,5. |
| II. „ | 23. XII.—15. I.: | 10; 8,8; 7,6. |
| III. „ | 13. I. — 16. III.: | 2,2; 5,5; 5,9; 7; 6,5; 6,2; 6,8;
6,6; 6,9; 6,9; 4,6; 4,8. |
| IV. „ | 14. III. — 6. IV.: | 4,1; 5; 6,3; 6,8; 4,7. |
| V. „ | 8. IV. — 5. V.: | 2,9; 5; 4,5; 6,4; 3,5. |

Am 5. V. 1915 wurde das Bäumchen aus dem Osramlicht in Tageslicht auf einen Balkon gebracht, wo es von Mittag bis gegen Abend von der Sonne direkt beleuchtet wurde. In den 5 Monaten (weniger 7 Tage) des fortdauernden Wachstums hatte die Pflanze nach Entfaltung von 4 vorher angelegten Blättern 25 neue Laubblätter gebildet. Während des 3. und 4. Treibens hatten an dem Trieb 4 eben gebildete Achselknochen sofort ein deutliches Streckungswachstum gezeigt — eine für die Buche ganz ungewöhnliche Erscheinung (Klebs 1914, S. 24). Ich ließ diese Seitentriebe stehen, obwohl ihr Wachstum wohl das des Haupttriebes verzögern half.

- | | | |
|-------------|-----------------|----------------------------------|
| VI. Treiben | 5. V.—23. V.: | 3,8; 4,9; 5,2; 5; 4,6; 3,4; 2,8. |
| VII. „ | 23. V.—19. VI.: | 2,6; 3,5. |

Im Tageslicht waren die Laubblätter durchschnittlich kleiner als im Osramlicht. Seit dem 19. VI. nach einem Wachstum von 6 Monaten und 7 Tagen, einer Neubildung von 34 Laubblättern,

entstand langsam die Ruheknospe. Die Seitentriebe schlossen ebenfalls in den folgenden Tagen ihr Wachstum ab. Ich hatte in der letzten Zeit einen 2. Trieb stehen lassen, aus dessen Basis eine Seitenknospe sich entwickelte, die bis zum 4. VIII. fortwuchs. Hätte ich Gelegenheit gehabt, das Bäumchen rechtzeitig in den elektrischen Lichtraum zu bringen, so hätte höchstwahrscheinlich das Treiben noch sehr viel länger gedauert.

Ich machte noch einen zweiten Versuch mit einem anderen Buchenbäumchen (Nr. IX, 1914, S. 35), das während des Jahres 1914 in einem gut gedüngten Beet frei ausgepflanzt worden war. Nach Versetzung in einen Topf wurde das Bäumchen am 23. III. 1915 in den Lichtraum gebracht. Nach 5 Tagen waren bereits die Knospen aufgebrochen. Die Triebe belaubten sich und gingen dann zur Neubildung von Blättern über. Am 3. V. wurde die Pflanze auf dem Versuchsbalkon dem Tageslicht ausgesetzt. Das Wachstum und die Bildung von Laubblättern ging auch im Tageslicht fort bis zum 9. VI. Dieses Bäumchen schloß das Wachstum früher ab als das erste; es war auch nicht beschnitten worden, sondern bestand aus zahlreichen Trieben. Die Versuche erweitern und bestätigen die Resultate, die in meiner früheren Buchenarbeit angegeben worden sind. Während in der freien Natur ein einzelner Trieb nur 2—3 Wochen im Frühjahr wächst, hat ein solcher in meinen Versuchen 6 Monate ununterbrochen Streckung und Neubildung von Blättern gezeigt. Selbst ein größerer Baum schließt sein Wachstum innerhalb 4 Wochen ab; mein Bäumchen hat 8 Monate fortdauernd getrieben. Jeder Unbefangene muß doch zu der Einsicht kommen, daß das Verhalten der Buche in der freien Natur nicht auf einem erblich übertragenen Mechanismus beruht, sondern daß das Verhalten nur die notwendige Folge bestimmter Außenbedingungen in unserem Klima ist. Zugleich stützen die Versuche meine Hypothese, daß den Nährsalzen, die bei Buche I nur einem Triebe zugeführt wurden, eine große Bedeutung zukommt.

2. Die Eiche (*Quercus pedunculata*).

Die Eiche verhält sich unter den Bedingungen unseres Klimas wesentlich wie die Buche, indem die im Frühjahr austreibenden Winterknospen die in ihnen angelegten Laubblätter entfalten und dann zur Bildung der neuen Winterknospen übergehen. Nur ein Teil der neugebildeten Knospen kann um Johanni herum ebenso wie bei der Buche zum zweiten Male treiben (Johannistrieb). Unter sehr günstigen Verhältnissen kann nach Späth (1912, S. 19) im Sommer ein dritter oder gar vierter Trieb zur Ausbildung kommen. Aus den Versuchen von Späth, der selbst ein überzeugter Anhänger der Lehre von der erblichen Periodizität ist, ging hervor,

daß sich die Eiche von der Buche in einem wesentlichen Punkt unterscheidet. Ins Dunkle gestellte Eichenbäumchen zeigten an manchen Trieben ein kontinuierliches Wachstum, so daß vom 19. IV. bis 24. VI. 26 Internodien gebildet worden waren, während die höchste Internodienzahl bei normalen Trieben nur 15 beträgt (Späth 1912, S. 60). Auch Lakon (1915, S. 431) hat durch Verdunklung ein zweites Treiben (Johannistrieb) hervorrufen können.

In der früheren Arbeit (1914, S. 92) teilte ich mit, daß ein Eichenbäumchen, das im Oktober in das Gewächshaus ausgepflanzt worden war, vom 28. X. bis 31. I., also während 3 Monate zur Zeit der tiefsten Ruhe der Baumarten ununterbrochen fortwuchs. Ich machte mit zwei meiner früheren Versuchspflanzen neue Versuche, um das Wachstum während eines ganzen Jahres bei Wechsel von Licht und Dunkelheit zu verfolgen. Eines der Eichenbäumchen wurde am 18. III. 1914 in ein gut gedüngtes Beet versetzt; es blieb darin ein volles Jahr. Am 15. III. 1915 wurde die Pflanze in einen Topf gesetzt und in das Gewächshaus gebracht, wo das Treiben bald begann. Ich bezeichne im folgenden als Treibperioden die Zeit, in der das Bäumchen im Licht wuchs.

I. Treiben vom 26. III.—13. IV. 1915.

An einem der obersten Triebe wurde das Wachstum gemessen, es entstanden bis 13. IV. 12 Laubblätter. An diesem Tage wurde die Pflanze in einen feuchten warmen Dunkelraum des Gewächshauses gestellt. Das Wachstum der Triebe ging weiter, es entwickelten sich vergeilte Sprosse mit kleinen Blättern; am 24. IV. wurde die Pflanze hell gestellt.

II. Treiben vom 24. IV.—16. V.

Das Wachstum eines der vergeilten Triebe wurde gemessen, es entfalteten sich 12 neue Blätter bis 1. V., andere Triebe waren noch im Wachstum begriffen. Die Pflanze wurde am 16. V. dunkel gestellt. Es entwickelten sich die noch kaum angelegten Knospen zu jungen Trieben; am 29. V. hell gestellt.

III. Treiben vom 29. V.—27. VI.

Die Blätter des ersten Treibens waren abgefallen, die des zweiten noch frisch. Die vorhin genannten jungen Triebe entfalteten ihre Laubblätter, schlossen ihr Wachstum am 19. VI. ab, während andere Knospen noch weiter trieben. Am 27. VI. verdunkelt; es zeigten sich Anfang Juni neue treibende Knospen; am 13. VI. hell gestellt.

IV. Treiben vom 13. VI.—7. VIII.

Das neue Treiben wurde besonders von Seitenknospen ausgeführt; ältere Blätter aus früheren Treibperioden fielen allmählich

ab. Die Knospen streckten sich und entfalteten ihre Blätter bis 7. VIII. An diesem Tage wurde die Pflanze ins Freie gestellt und wegen einer Reise von mir sich selbst überlassen. Das Bäumchen wurde am 7. IX. in den Dunkelraum gebracht und begann in den nächsten Tagen mit dem neuen Treiben; am 18. IX. hell gestellt.

V. Treiben vom 18. IX.—6. X.

Die Knospen entfalteten sich im Laufe des Septembers, einige bis zum 3. X., andere bis 5. X. Am 6. X. wurde die Pflanze in frische Erde versetzt und verdunkelt. Bereits am 13. X. sah man deutlich sich streckende Knospen; an diesem Tage hell gestellt.

VI. Treiben vom 13. X.—25. XI.

Nach den Messungen an einer Knospe erfolgte das Aufbrechen am 21. X., es entfalteten sich bis zum 11. XI. 6 neue Laubblätter, andere Triebe wuchsen langsam fort bis zum 25. XI. Von diesem Tage ab verdunkelt, zeigte die Pflanze nicht gleich neues Treiben; erst nach 3 Wochen traten die Knospen deutlicher hervor. Am 19. XII. hell gestellt.

VII. Treiben vom 19. XII.—3. I. 1916.

Eine Knospe wurde gemessen, sie entfaltete sich am 22. XII. und bildete ihre Blätter bis zum 3. I. Das Wachstum auch der anderen Triebe nahm ab. Ich ließ die Pflanze ruhig stehen bis zum 2. II.; dann wurde sie verdunkelt. Im Laufe des Februar verlängerten und entfalteten sich Knospen im Dunkeln bis 14. III.; an diesem Tage hell gestellt.

VIII. Treiben vom 14. III.—April 1916.

Die neuen Triebe wuchsen im März bis in den April hinein. Der Versuch wurde, nachdem er ein Jahr gedauert hatte, abgebrochen.

In dem gleichen Jahre machte ich dieselben Versuche mit einem zweiten Eichenbäumchen und brachte es durch Wechsel von Licht und Dunkelheit zu einem siebenmaligen Treiben.

Die Versuche beweisen, daß die Eiche, die wie die Buche unter den Bedingungen der freien Natur meist nur im Frühjahr 3—4 Wochen treibt, zu jeder Jahreszeit, auch während des ganzen Winters, zu wachsen vermag. Unter günstigen Lichtverhältnissen während des Sommers kann ein solches Bäumchen über 4 Monate ununterbrochen wachsen; aus dem Versuch von 1914 ging hervor, daß das Wachstum auch während des Winters 3 Monate fortgehen kann.

Man würde zweifellos das Wachstum noch viel länger dauernd erhalten, wenn man die Versuchspflanzen vorher noch viel besser

ernährte und nur einige wenige Knospen treiben ließe. Während bei der Buche die Bestrahlung mit Osramlicht die Ruheknospen zu neuem Treiben erweckt und die Pflanze gar nicht zur Ruhe kommen läßt, bewirkt bei der Eiche gerade die Dunkelheit den gleichen Vorgang der Auflösung der gespeicherten Stoffe, wodurch die Ruhe beseitigt wird. Der Unterschied in der spezifischen Struktur von Buche und Eiche offenbart sich hier in auffälligster Weise.

Beide Baumarten zeigen in ihrem Verhalten in der freien Natur eine weitere Übereinstimmung, indem bei beiden ein Teil der jungen Ruheknospen Ende Juni austreibt, es sind die bekannten Johannistriebe, die Späth (1912, S. 22) als besonders schlagenden Beweis für eine von äußeren Bedingungen durchaus unabhängige innere Periodizität annimmt (vgl. meine Kritik 1914, S. 76). Für die Buche läßt sich eine gewisse Einsicht in die Gründe gewinnen, wenn man daran denkt, daß das Licht eine speziell fördernde Wirkung auf das Austreiben der Knospen ausübt. Zur Zeit der größten Lichtmenge um Johanni herum wirkt das intensive Licht auf die obersten freistehenden Knospen und erregt den Stoffwechsel, so daß die eben entstandenen Knospen wieder austreiben. Aber für die Eiche fällt dieser Grund anscheinend fort; er ist jedenfalls noch nicht nachgewiesen worden. Der fördernde Einfluß der Dunkelheit kann ebenfalls nicht herangezogen werden. Wohl wissen wir, daß eine relativ starke Nährsalzzufuhr das Treiben begünstigt (vgl. Lakon 1912, S. 575, Versuche mit Eichentrieben; Klebs 1914, S. 92, Versuche mit ausgepflanzten Bäumchen). Aber es ist nicht klar einzusehen, warum gerade im Juni die Nährsalze zu einem Teil der Knospen besonders lebhaft zuströmen sollten. Hier wirken möglicherweise noch andere äußere Bedingungen mit, die bisher nicht deutlich erkannt worden sind.

3. Sympodial wachsende Baumarten.

Eine Anzahl der Baumarten unseres Klimas zeichnet sich durch die Eigentümlichkeit aus, daß die Jahrestriebe nach lebhaftem Wachstum im Laufe des Sommers zur Ruhe kommen, wobei der Vegetationspunkt abstirbt. Eine Seitenknospe übernimmt im nächsten Jahre die Verlängerung des Systems, wir sprechen in solchen Fällen von einem Sympodium (vgl. Büs gen 1897, S. 3). Zu dieser Gruppe gehören 2 von mir genauer untersuchte Baumarten: *Ailanthus glandulosa* und *Robinia pseudacacia*. Bei beiden Bäumen erfolgt das Absterben meist im Juli, und dabei werden nicht bloß die Vegetationspunkte getötet, sondern auch vielfach junge noch in der Entfaltung begriffene Blätter oder Stücke der Sprosse selbst. Wir haben es hier eigentlich mit einer „normalen Krankheit“ zu tun. Der Gedanke, daß dieses Absterben eine erblich fixierte Erscheinung

sei, war so unwahrscheinlich, daß schon früher Hypothesen ausgesprochen wurden, den Vorgang physiologisch zu erklären. So hat bereits Decandolle, wie Goebel (1913, S. 434) hervorhebt, die Ansicht vertreten, daß die Blätter den Knospen den Saft entziehen. Die ersten experimentellen Untersuchungen sind von Wiesner (1889) ausgeführt worden. Wiesner beobachtete, daß bei Sträuchern wie *Rhamnus cathartica* das Absterben der Triebspitzen, die dornig werden, verhindert werden kann durch frühzeitige Entfernung von Seitenknospen. Ferner kann durch anhaltendes Begießen die Spitze sich wieder erholen und neue Blätter bilden. Wiesner führt das Absterben in solchen Fällen wie überhaupt bei sympodialen Bäumen auf die Entziehung des Wassers durch die transpirierenden Blätter zurück, ohne allerdings bei diesen Bäumen besondere Versuche gemacht zu haben. Goebel (1913, S. 440) weist mit Recht darauf hin, daß noch andere Faktoren in Betracht kämen, er denkt an die Abwanderung der Baustoffe nach den stehenbleibenden Teilen hin. In einer neueren Arbeit hat Mogk (1914) sehr eingehend die Korrelationen von Haupt- und Seitensprossen bei verschiedenen Pflanzen, darunter auch sympodialen Bäumen, z. B. *Tilia*, untersucht, indem er die Wirkung mechanischer Hemmung mit Hilfe eines Pfeffer'schen Gipsverbandes prüfte. Mogk (l. c., S. 627) bestreitet, daß das Absterben der obersten Knospen auf mangelnder Wasserversorgung beruhe und nimmt an (l. c., S. 627), daß es sich vielmehr um die Folgen gegenseitiger korrelativer Beeinflussung handele. Später sagt er (l. c., S. 664) dann allgemein: „Im Gegensatz zu der Anschauung, die die Sproßkorrelationen als eine Folge der Aufteilung der disponiblen Materialien ansieht, scheinen vielmehr die korrelativ beeinflussten Triebe infolge des in der Änderung der Konstitution bedingten Wachstumsabschlusses die Fähigkeit zu verlieren, die vorhandene Nahrung zu verwerten.“ Sehen wir ab von dem unverständlichen Begriff der Änderung der Konstitution, so ergibt sich als rein negatives Resultat, daß bei den Korrelationen keine Ernährungseinflüsse eine Rolle spielen. Worin denn eigentlich die Korrelationen bestehen, bleibt ganz im Dunkeln. Die folgenden Versuche, von denen ich nur einen kurzen Bericht gebe, bahnen doch vielleicht einen Weg zur tieferen Einsicht an.

A. *Ailanthus glandulosa*.

Dieser ursprünglich aus Ostasien stammende, bei uns häufig kultivierte Baum mit gefiederten Blättern, bildet keine besonderen Winterknospen wie die Buche oder Eiche, sondern begnügt sich, in den Achseln der Blätter kleine Knöspchen zu bilden, die von den Blattbasen mehr oder weniger eingeschlossen sind. Unter den

gewöhnlichen Bedingungen der freien Natur treiben die im Sommer angelegten Knospen im nächsten Frühjahr aus; der aus ihnen entstehende Jahrestrieb kommt im Laufe des Juli, sofern er nicht Blüten und Früchte bringt, zur Ruhe, wobei die Spitze abstirbt. Diese Achselknospen besitzen keine irgendwie ausgesprochene Ruheperiode. Denn an abgeschnittenen Zweigen lassen sich im Sommer wie Winter die Knospen ohne besondere Schwierigkeiten zum Austreiben bringen.

Bei meinen Untersuchungen über die Vegetationsperiode der Bäume (1914, Kap. XII) fiel mir auf, daß einzelne Triebe an einem jüngeren Baum meines Gartens im Juli nicht abstarben, sondern bis in den Herbst hinein wuchsen. An einem daneben stehenden älteren Baum waren alle Zweige, die in erreichbarer Höhe waren, im Juli ruhend. Ich untersuchte die beiden nebeneinanderstehenden Bäume, von denen der junge sehr wahrscheinlich als Wurzelsproß des älteren entstanden war, im Herbst 1914; der jüngere Baum wurde ebenso Herbst 1915 und 1916 untersucht. Ich bestimmte die durchschnittliche Länge der Jahrestriebe, die Zahl ihrer Blätter, die Länge der Blätter (beim jüngeren Baum 1914 nicht bestimmt)

Tabelle 1.

Messungen und Zählungen an einem alten Baum (Herbst 1914) und einem jungen Baum (1914—1916) von *Ailanthus glandulosa*.

	Zahl der Triebe	Durchschnitts-Länge (Min.—Max.) der Triebe in cm	Zahl der Triebe	Durchschnitts-Zahl der Blätter (Min.—Max.) pro Trieb	Zahl der Blätter	Durchschnitts-Länge der Blätter (Min.—Max.) in cm	Zahl der Blätter	Durchschnitts-Zahl der Blattfiedern (Min.—Max.) pro Blatt
Älterer Baum 1914	100	21,7 (4,2—46,2)	200	10 (2—18)	500	30,7 (7,2—59)	1500	5,5 (1—9)
Junger Baum 1914	44	53,5 (17—110)	37	23 (15—39)	—	—	600	7 (3—9)
„ „ 1915	22	90 (29—211)	22	24,5 (15—42)	280	60,8 (4,2—102)	280	8,3 (3—13)
„ „ 1916	4	144,5 (90,5—222)	4	32 (21—43)	60	87,3 (25—130)	66	11,5 (6—14)

und die Zahl der Fiederpaare. Bei dem älteren Baum nahm ich 1914 nur eine gewisse Anzahl von Trieben, bei dem jüngeren (1914—1916) sämtliche Triebe zur Untersuchung.

Aus der Tabelle ersehen wir zunächst, daß im Herbst 1914 der jüngere Baum im Vergleich zu dem älteren längere Triebe mit einer

größeren Anzahl Blätter und Blattfiedern besaß. Von besonderer Bedeutung ist das Verhalten des gleichen jüngeren Baumes in den 3 aufeinanderfolgenden Jahren. Da ich 1914 sämtliche Jahrestriebe entfernte, entstanden 1915 am gleichen Stamm nur die Hälfte und nach deren Entfernung im Jahre 1916 nur 4 Triebe. Unter den im wesentlichen sehr gleichartigen Bedingungen des Standortes und des Klimas für den gleichen Baum, bei etwas vergrößertem Wurzelsystem und Stammesquerschnitt war die Zahl der um das Wasser und die Nährsalze konkurrierenden Jahrestriebe sukzessive verringert. Der Einfluß davon war in allen Erscheinungen des Wachstums sehr auffällig. In bezug auf die Wachstumsdauer, die in der Tabelle nicht angeführt wird, ließ sich feststellen, daß unter den 44 Trieben im Oktober 1914 nur ein einziger sich vorfand, der an der Spitze noch lebende junge Blätter besaß, an allen übrigen war die Spitze schon längst abgestorben. Im Herbst 1915 waren unter den 22 Trieben 3 wachsende: 1916 hatten alle 4 Triebe eine noch wachsende Spitze.

Mit der Abnahme der Zahl der Triebe hatte zugenommen: 1. die Länge der Jahrestriebe — es fanden sich schließlich (1916) Triebe vom 222 cm Länge —, 2. die Zahl der Blätter (Max. 1916 43) pro Jahrestrieb, 3. die Länge der Blätter (Max. 1916 130 cm), 4. die Zahl der Blattfieder-Paare pro Blatt (Max. 1916 14). Ich hätte das Gleiche auch für die Länge und Breite der Blattfiedern, für die Länge der Internodien nachweisen können, wenn ich genauere Messungen angestellt hätte.

Diese Zahlen liefern einen klaren überzeugenden Beweis für die entscheidende Bedeutung, die die Verteilung des Wassers und vor allem der Nährsalze auf eine kleinere oder größere Anzahl von Trieben des gleichen Baumes besitzt. Diese Verteilung kann unter bestimmten Bedingungen auch über Wachstum und Ruhe der Zweige eines Baumes entscheiden. Auf die Bedeutung dieses Faktors für die tropischen Bäume habe ich früher (Klebs 1911, S. 49) hingewiesen; experimentelle Belege finden sich in der späteren Arbeit (1915, S. 786). Es ergab sich die Aufgabe, die äußeren Bedingungen für Wachstum und Ruhe von *Ailanthus* durch Versuche genauer festzustellen, bei denen nicht bloß der Nährsalzgehalt, sondern neben Temperatur und Feuchtigkeit vor allem das Licht berücksichtigt werden mußte. Die Versuche wurden mit kleinen *Ailanthus*-Bäumchen angestellt.

Im Frühjahr 1914 besorgte ich mir zweijährige *Ailanthus*-Pflanzen, die im Garten in kleinen Töpfen während des Sommers stehen blieben. Die Bäumchen gingen Ende Juli oder Anfang August zur Ruhe über, abgesehen von einigen Exemplaren, die durch besondere Bedingungen zum weiteren Wachstum veranlaßt

werden konnten. An 6 der ruhenden Pflanzen machte ich Herbst 1914 Messungen:

Durchschnitts-Länge der Triebe = 24,4 cm (20—25,3).

Durchschnitts-Zahl der Blätter pro Trieb = 12,6 cm (10—19),

Durchschnitts-Zahl der Fiederpaare pro Blatt = 6,9 cm (3—11).

Die Zahlen waren ein wenig größer als die entsprechenden bei dem älteren Baum. Eine der jungen Pflanzen war am 1. April 1914 in ein gut gedüngtes Mistbeet versetzt worden und wuchs im Sommer bis zum Oktober mit sehr großer Intensität. Es hatten sich an ihr 2 Jahrestriebe entwickelt: Länge 127 cm und 135 cm, Zahl der Blätter pro Trieb 27 und 31, Durchschnitts-Länge der Blätter 78,7 cm (42—96), Durchschnitts-Zahl der Fiederpaare 11,4 (3—18). Wir erkennen die enormen Unterschiede bei allen Wachstumsvorgängen bloß infolge der besseren Bodenernährung, vor allem der Steigerung des Nährsalzgehaltes, da die Topfpflanzen mit Wasser ebenso reichlich versehen worden waren wie das ausgepflanzte Exemplar. Eine wichtige neue Tatsache zeigte sich darin, daß die Zahl der Fiederpaare, die einen guten Maßstab für die Intensität des Gesamtwachstums abgibt, selbst im September noch keine Abnahme aufwies. Die höchsten Zahlen fanden sich an den zuletzt gebildeten Blättern — es fehlte der bei der großen Wachstumsperiode der Regel nach eintretende Abfall.

Die Tatsache ist unbestreitbar, daß ein Vegetationspunkt von *Ailanthus* ununterbrochen fortwächst so lange die Wachstumsbedingungen einigermaßen günstig sind. Er zeigt nicht die geringste Neigung zur Ruhe überzugehen oder sogar abzusterben. Wenn Jahrestriebe an den Bäumen absterben, so kann das nur daran liegen, daß gewisse Wachstumsbedingungen für den Vegetationspunkt ungünstig werden und zwar in einem solchen Grade, daß er getötet wird. Diese Wirkung ungünstig veränderter Lebensbedingungen auf das Wachstum macht sich vor allem im Winter bemerkbar; in unserm Winterklima befindet sich die Pflanze in einem schweren Lebenskampf, dessen Resultat gewöhnlich der Tod des Vegetationspunktes ist.

An und für sich kann ein *Ailanthus*-Bäumchen zu jeder Zeit des Winters ebenso wie Buche und Eiche wachsen, vorausgesetzt, daß es vorher eine Zeitlang kräftig ernährt worden ist. Aber man bemerkt bald, daß das Wachstum des Triebes abnimmt, der Vegetationspunkt abstirbt. Man kann ein neues Treiben der oberen Achselknospe hervorrufen durch den Einfluß eines warmen und feuchten Dunkelraumes, oder man kann durch Versetzung in frische Erde oder durch kontinuierliche Beleuchtung (Osramlicht) das Wachstum erwecken. Doch geht das Bäumchen wieder nach einiger

Zeit in Ruhe über — wir haben ein typisches Beispiel eines periodischen Wechsels von Wachstum und Ruhe. Aber der Wechsel kann ebenso im Sommer eintreten bei Pflanzen in Töpfen mit begrenzter Erdmenge. Ich gebe als Belege die Beobachtungen an einem Bäumchen (Nr. I).

Im August 1914 ruhend, Spitze tot; am 16. VIII. frische Erde Gewächshaus; sofort Streckung einer Knospe.

I. Treiben vom 20. VIII.—10. X. 1914, 51 Tage; dann Ruhe, Spitze tot; 20. XI. elektrischer Lichtraum; langsame Streckung einer Knospe.

II. Treiben (Osramlicht) vom 2. XII.—3. II. 1915, 63 Tage; Ruhe (Spitze tot) bis 18. II; an diesem Tage Dunkelraum; 2 Knospen sich allmählich streckend, 19. III. hell, Tageslicht.

III. Treiben (Tageslicht) vom 19. III.—8. VIII. 1915, 142 Tage; seit 15. V. war der Topf ins Freie gesetzt; Ruhe (Spitze tot); 23. IX. Dunkelraum, in wenigen Tagen Streckung einer Knospe; 29. IX. hell, Gewächshaus.

IV. Treiben vom 29. IX.—31. X. 1915; 32 Tage; am 3. XI. neue Erde, Spitze tot; am 20. XI. 2 neue Knospen gestreckt.

V. Treiben vom 5. XII.—1. II. 1916, 57 Tage; währenddessen eine neue Knospe wachsend.

VI. Treiben vom 1. II.—12. III. 1916, 40 Tage.

Das periodische Wachstum ist genau ebenso wie das kontinuierliche eine Reaktion auf bestimmte Kombinationen äußerer Bedingungen. Im Winter wirkt die geringe C-Assimilation allmählich hemmend ein und um so mehr als bei der relativ hohen Temperatur des Gewächshauses die Dissimilation (Atmung u. s. w.) gesteigert ist. Im Sommer bewirkt die allmähliche Abnahme der Nährsalzmenge im Verhältnis zur intensiven C-Assimilation die Hemmung des Wachstums; es können auch Verminderung des Lichtes und der Nährsalze kombiniert wirken (Klebs 1915, S. 788). Doch mußte man sich fragen, ob es nicht möglich wäre, das Wachstum während des Winters längere Zeit hindurch zu erhalten, und besonders interessierte mich die Frage, ob bei der Ruhe der Vegetationspunkt lebend bleiben könnte. Meine Versuche beantworten beide Fragen im positiven Sinne.

a) Längeres Wachstum eines Vegetationspunktes. Das Bäumchen Nr. VIII zeigte im August 1914 ein sehr schwaches Wachstum; im September in frische Erde versetzt und ins Gewächshaus gebracht, verlor die Pflanze ihre Spitze. Indessen entwickelte sich sofort (11. X.) eine neue Knospe, die bis zum 9. XII. wuchs. Nach dem Absterben der Spitze 25. XII. blieb die Pflanze eine Zeitlang in Ruhe, bis ich sie am 18. II. 1915 in den Dunkelraum

versetzte. Hier wuchs allmählich eine Knospe heran, die nach Überführung in das Licht sich entfaltete. Am 1. IV. wurde das Bäumchen in ein gedüngtes, während des April und Mai geheiztes Beet versetzt und trieb ununterbrochen bis Mitte Oktober. Beim Umsetzen in einen Topf (20. XI. 1915) starb der Vegetationspunkt ab. Im Gewächshaus trat bald eine neue Knospe hervor, die vom 15. XII. ab gemessen wurde. Infolge der ausgezeichneten Ernährung im vorhergehenden Sommer trieb die Pflanze den ganzen Winter fort. Als im Februar das Blattwachstum sich verlangsamte, nahm ich die ausgewachsenen Blätter fort. Der Vegetationspunkt trieb weiter und wuchs ununterbrochen bis zum 1. X. 1916, an welchem Tage ich die Pflanze in das Gewächshaus des Gartens aussetzte; hier starb der Vegetationspunkt ab. Am 4. VIII. war die treibende Pflanze ohne Störung in frische Erde versetzt worden: Die Spitze hatte demgemäß $9\frac{1}{2}$ Monate ununterbrochen getrieben, sogar in den Monaten Dezember, Januar, Februar. Nach den Messungen war je nach der Jahreszeit das Blattwachstum bald stärker bald schwächer.

b) Erhaltung des Vegetationspunktes während der Ruhe. Die Pflanze Nr. VI, die im August 1914 kaum mehr wuchs, wurde in Nährsalzlösung, später in Sand mit Nährsalzen, am 20. XI. in Erde kultiviert. Das Wachstum ging sehr langsam im September vor sich und wurde erst am Ende des Monats lebhafter, um gegen Ende November wieder abzunehmen. Die Pflanze wurde am 1. XII. verdunkelt, wo der alte Vegetationspunkt langsam weiter trieb. Am 22. XII. hell gestellt, entfaltete das Bäumchen neue Blätter bis zum 10. I., an welchem Tage es von neuem verdunkelt wurde. Das Wachstum wurde lebhafter und besonders nachdem die Pflanze am 7. III. 1915 hell gestellt und am 22. III. frei in die wärmere Abteilung des Gewächshauses ausgepflanzt worden war, in der die tropischen Bäume kultiviert werden. Das Wachstum unter Neubildung von 37 großen Blättern ging ununterbrochen fort bis 15. X. 1915, wo ich zufällig beim Messen den Vegetationspunkt abbrach. Er war vom Frühjahr 1914 bis Herbst 1915, also während zweier sommerlicher Vegetationsperioden und ebenso während des Winters, wenn auch in langsamerem Tempo tätig gewesen.

Die Pflanze ruhte bis 26. III. 1916, wo ein neues Wachstum einer oberen Knospe deutlich wurde. Es ging ununterbrochen unter Neubildung von 47 Blättern bis zum 17. X. fort (7 Monate des Wachstums). Der Vegetationspunkt starb unter den Bedingungen des Gewächshauses nicht ab, die jungen Blattanlagen erhielten sich den ganzen Winter über lebendig und begannen bereits am 12. I. 1917 zu wachsen. Das Wachstum hörte aber am

17. H. auf, wohl im Zusammenhang mit der langen Frostzeit und dem Kohlenmangel, infolgedessen das Haus durch Jalousien lange Zeit bedeckt war. Am 12. IV. begann am gleichen Vegetationspunkt das Blätterwachstum von neuem; seit der Zeit geht es den ganzen Sommer ungestört weiter.

Diese Erhaltung des Vegetationspunktes während der Ruhe wurde auch bei Versuchen mit anderen *Ailanthus*-Pflanzen beobachtet. Ich will auf die Versuche mit den 8 anderen Bäumchen an dieser Stelle nicht ausführlicher eingehen, sondern will nur die wesentlichen Resultate der dreijährigen Forschungen kurz zusammenfassen.

Eine junge Pflanze von *Ailanthus* kann:

1. ununterbrochen viele Monate lang fortwachsen mit dem gleichen Vegetationspunkt,
2. periodisch starkes und schwaches Wachstum mit dem gleichen Vegetationspunkt zeigen,
3. periodisch wachsen und ruhen bei Erhaltung des gleichen Vegetationspunktes,
4. periodisch wachsen und ruhen unter Absterben des Vegetationspunktes,
5. zur Ruhe übergehen a) bei allmählich verminderter C-Assimilation, b) bei allmählicher Abnahme des Nährsalzgehaltes des Bodens, c) bei der Kombination von verminderter Nährsalzmenge mit schwachem Licht (Winter) oder mit starkem Licht (Sommer),
6. aus der Ruhe erweckt werden a) durch Überführung in warme feuchte Dunkelheit, b) durch Versetzung in frische nährsalzreiche Erde, c) durch Dauerbelichtung mit Osramlicht.

Ich kann mir nicht mehr vorstellen, daß irgend jemand es noch wagen würde, angesichts dieser Tatsachen zu behaupten, daß die Ruhe bezw. das Absterben der Spitze bei den Trieben ein erblich fixierter autonomer Vorgang sei. Dagegen bleibt es ein schwieriges und heute noch nicht klar lösbares Problem, welche Änderungen der inneren Bedingungen durch die äußeren hervorgerufen werden, z. B. zu erkennen, was in den einen Fällen den Tod, in den anderen die Erhaltung des Vegetationspunktes bewirkt.

B. *Robinia pseudacacia*.

Im wesentlichen das gleiche Verhalten wie *Ailanthus* zeigt die verbreitete *Robinia*, deren Triebe, soweit sie nicht zur Fruchtbildung übergehen, meist im Juli (bei Heidelberg) zur Ruhe kommen, wobei der Vegetationspunkt samt den jungen Blattanlagen abstirbt. Die Achselknospen für das nächste Jahr sind sehr klein und bleiben

eingeschlossen in den alten Blattbasen (Büsgen 1897, S. 41). Abgeschnittene Zweige lassen sich zu allen Zeiten des Jahres, vor allem auch des Winters zum Austreiben der Knospen bringen; besonders geeignet dafür ist die Dauerbelichtung mit einer Osramlampe. Junge Pflanzen, die im Frühjahr in nährsalzreiche Erde eingesetzt werden, wachsen sehr üppig bis in den Herbst hinein. Viel schwieriger als bei *Ailanthus* gelingen die Versuche, *Robinia* während des Winters lange wachsen zu lassen. Zweifellos kann die Pflanze zu jeder Zeit des Winters lebhaft treiben, sofern der Stamm sich vorher mit reichlichen Reservestoffen versehen hat. *Robinia* hat aber ein stärkeres Lichtbedürfnis als *Ailanthus*, so daß die Triebe im Gewächshaus vergeilen und schließlich durch Erschöpfung absterben. Es gelang mir, ein länger dauerndes Wachstum zu beobachten in Verbindung mit der Dauerbelichtung: Ein kleines Bäumchen, im November 1914 ruhend, wurde am 19. XI. in den Lichtraum gebracht; vom 7. XII. an erfolgte lebhaftes Treiben, das fortging bis zum 2. II. 1915, wobei die zuerst gebildeten Blätter infolge der Trockenheit der Luft ihre Fiedern abwarfen. An diesem Tage wurde die Pflanze in das Gewächshaus gebracht; sie trieb weiter und wurde dann am 30. IV. ins Freie gestellt, wo das Wachstum andauerte bis in den Herbst 1915. Der gleiche Vegetationspunkt hatte 10 Monate unaufhörlich getrieben, sogar während des ganzen Winters.

C. *Ficus geocarpa*.

Raciborski hat in einer wichtigen Arbeit über die Verzweigung (1911, S. 54) darauf aufmerksam gemacht, daß das sympodiale Wachstum bei tropischen Bäumen anscheinend weniger verbreitet ist als bei den Bäumen der temperierten Zone. Es wäre von Interesse, durch statistische Beobachtungen zu erfahren, wie groß der Prozentsatz der sympodialen Bäume in den beiden Zonen ist; es ist wahrscheinlich, daß die häufigen Fälle in der temperierten Zone mit den extremen Bedingungen ihres Klimas im Zusammenhange stehen. Unter den von Raciborski erwähnten Beispielen findet sich auch die strauchartige *Crossandra infundibuliformis*. Winkler (1906, S. 48) hat die interessante Tatsache festgestellt, daß die Triebe von *Crossandra* in schwächerem Licht vegetativ und monopodial wachsen, daß bei intensiverer Beleuchtung die Triebe zur Bildung der Infloreszenz übergehen, wobei der Vegetationspunkt zugrunde geht und die Fortsetzung des Systems durch eine Seitenknospe bewirkt wird. Hier ist sympodiales Wachstum aufs engste mit der Infloreszenzbildung verknüpft.

Als ein Beispiel sympodialen Wachstums einer Tropenpflanze soll *Ficus geocarpa* dienen. In einer Arbeit (diese Zeitschrift 1912,

S. 260) habe ich die Pflanze als ein Beispiel für ununterbrochenes Wachstum während eines ganzen Jahres angeführt. Ich machte die täglichen Messungen an einem aus Java mitgebrachten Steckling vom 24. VI. 1911 bis 10. VII. 1912.

Für die Messungen benutzte ich seit 24. VI. einen Trieb; ich beobachtete, daß sein Wachstum im Oktober abnahm und am 23. X. stillstand, worauf der Vegetationspunkt abstarb, während gleichzeitig ein Seitentrieb das Wachstum weiter führte. Das Wachstum von diesem ging bis zum 9. I. 1912, dann hörte es auf, der Vegetationspunkt starb auch hier ab. Ich machte die Messungen an dem neuen Seitentrieb, der bis zum 10. VII., dem Abschluß des Versuches fortwuchs; ich hatte in der letzten Zeit die neu entstehenden Seitenknospen entfernt. An den anderen Trieben der Pflanze vollzog sich der gleiche Vorgang des sympodialen Wachstums, so daß ein reich verzweigtes cymöses Triebsystem zur Ausbildung gelangte.

Ein Steckling von der gleichen Pflanze wurde am 1. VIII. 1914 in einen Topf mit guter Erde versetzt. Ich wollte versuchen, an Stelle des sympodialen ein rein monopodiales Wachstum herbeizuführen, indem alle neu sich bildenden Seitenknospen frühzeitig abgeschnitten wurden. Die Messungen des Blattwachstums wurden in den ersten beiden Jahren täglich mit Ausnahme des August, später alle 2 Tage ausgeführt. Die Pflanze wurde am 1. IX. 1914, 30. III. 1916, 13. III. 1917 in neue Erde versetzt. Der Vegetationspunkt des ursprünglichen Stecklings hat seit 1. VIII. 1914 3 Jahre hindurch ununterbrochen Blätter gebildet. Die einzige Zeit, wo das Wachstum kaum merklich war, betrug 4 Tage, vom 26. XII. bis 30. XII. 1916. Wir erkennen, daß ein so kleiner Eingriff wie die Entfernung der Seitensprosse genügt, das monopodiale Wachstum zu erhalten, obwohl die Pflanze sich in einem Topf mit relativ kleiner Erdmenge befand, so daß nicht alle Wachstumsbedingungen gleichmäßig optimal waren.

4. Coniferen (Nadelhölzer).

Über das Treiben unserer Nadelhölzer ist wenig mehr bekannt als daß sie eine scharf ausgeprägte Rhythmik in unserem Klima aufweisen; sie wachsen wesentlich im Frühjahr bzw. Frühsommer und bilden dann ihre Winterknospen aus. Indessen beobachtete Späth (1912, S. 6) bei einigen Arten von *Pinus* und *Larix*, daß an jüngeren Exemplaren neue Seitenknospen in der Zeit von April bis Oktober ununterbrochen austreiben; das spricht dafür, daß auch bei den Nadelhölzern die Ruheperiode ein je nach den Außenbedingungen sehr variabler Vorgang ist. Einen deutlicheren Beweis dafür liefert eine Arbeit, die von Frl. Müller in meinem Institut über das Treiben des bekannten japanischen Baumes *Ginjko*

biloba ausgeführt wurde und später veröffentlicht werden soll. Abgeschnittene Zweige von *Ginkgo* lassen sich in relativ kurzer Zeit, 6—14 Tage, mit Hilfe verschiedener Methoden jederzeit auch in den Wintermonaten treiben. Junge Bäumchen wuchsen im Winter bei Dauerbelichtung mit der Osramlampe monatelang fort und zeigten auch Neubildung von Blättern wie die Buche. Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich auf einige ausländische Bäume, deren Wachstum während langer Zeit unter den Bedingungen meines Gewächshauses beobachtet wurde.

A. *Podocarpus Mannii*.

Ein junges Exemplar dieser aus Kamerun stammenden Pflanze wurde am 5. III. 1914 in einen Erdhügel frei ausgepflanzt. Die terminale Hauptknospe streckt sich beim Treiben, und an der Basis ihrer Achse entstehen zuerst meist 3 Paare kleiner Schuppen, dann 3—6 Paare schmal-bandförmiger Blätter; es können aus den Achseln von ihnen auch Seitenzweige hervorgehen. Das Wachstum des ausgepflanzten Bäumchens vollzog sich während 5 Monaten in 4 un-mittelbar aufeinanderfolgenden Perioden bis 22. VII., wo die Mes-sungen aus zufälligen Gründen aufhörten. Die Pflanze wurde am 22. III. 1915 in einen neuen Erdhügel gesetzt und wieder gemessen.

Wachstumsperioden des Hauptsprosses 1915.

- I. Treiben vom 22. III.—3. IV.; Endknospe sich streckend, 27. III. bereits 1,6 cm;
- II. „ „ 27. III.—18. IV.; neue Knospe 0,6 cm;
- III. „ „ 18. IV.—18. V.; neue Knospe, am 7. V. 0,2, am 15. V. 1,8 cm;
- IV. „ „ 15. V.—6. VI.; neue Knospe, am 25. V. 0,2, am 20. VI. 0,6 cm;
- V. „ „ 20. VI.—Mitte August;
- VI. „ von Anfang August—14. IX.; neue Knospe, am 7. IX. 0,7 cm;
- VII. „ vom 7. IX.—8. X.

Die Pflanze war zu groß für das Gewächshaus geworden; ich schnitt ihren oberen Teil fort. Im Laufe des November entwickelten sich mehrere Knospen an der Basis des letzten Triebes. Die Messungen begannen erst am 29. I. 1916. Das erste Treiben dauerte bis 28. II.; das folgende vom 28. II.—11. III.; bereits am 3. IV. war die Knospe des dritten Treibens sichtbar. Ich hörte aber mit den Messungen auf. Nur stellte ich weiter fest, daß das Wachstum den ganzen Sommer weiter fortging.

Podocarpus wächst demgemäß lange Zeit ununterbrochen fort: 7—9 Monate, wahrscheinlich unter günstigen Bedingungen noch

länger. Das Wachstum verläuft insofern stets periodisch als am Anfang jeder Treibperiode zuerst Niederblätter, dann Laubblätter gebildet werden. Versuche, eine ununterbrochene Bildung von Laubblättern hervorzurufen, sind bis jetzt noch nicht gemacht worden.

B. *Araucaria Bidwillii*.

Die verschiedenen *Araucaria*-Arten, die bei uns in den Gewächshäusern kultiviert werden, treiben gewöhnlich im Frühjahr und Frühsommer und ruhen bereits vom Hochsommer ab. Genauere Angaben sind mir nicht bekannt, wie sich die auf der südlichen Erdhälfte (Australien, Südamerika) verbreiteten Arten unter den Bedingungen des dortigen Klimas verhalten.

Ein junges Exemplar der *Araucaria Bidwillii* wurde in einem Topf mit frischer Erde seit 1. I. 1913 kultiviert. Das Wachstum, das stets sehr langsam vor sich geht, war an den Seitenzweigen in Tätigkeit. Die Knospe des Hauptsprosses regte sich am 1. II. Ich trenne die Messungen von Hauptsproß und Seitenzweigen:

Hauptsproß.	Seitensprosse.
I. Treiben vom 2. II.—28. II., neue Knospe sichtbar, am 1. III. 0,8 cm.	Seitensproß 2. I.—10. VI.
II. Treiben 1. III.—Ende April 3 neue Seitensprosse.	Einer der neuen Seitensprosse von Mitte April—5. VIII., zweiter von Mitte April—30. VII. selbst wieder Seitensprosse bildend.
III. Treiben 18. VI.—18. VII.	Seitentrieb fortwachsend während des Augusts, neue Triebe bildend, bis in den November treibend.
IV. Treiben 11. XI.—26. II, 3 neue Seitentriebe bildend.	

Das Bäumchen war am 11. XI. in frische Erde versetzt worden. Es hatte während des ganzen Jahres ununterbrochen getrieben, aber mit der Besonderheit, daß die Spitze des Haupttriebes zeitweise ruhte, während die Seitenzweige weiter wuchsen. Volkens (1912, S. 23) hat für *Dammara* ein ähnliches Verhalten beschrieben. Es bedarf neuer Versuche, durch reichliche Ernährung vom Boden aus und Entfernung der Seitensprosse das Wachstum des Hauptsprosses zu einem kontinuierlichen zu machen.

5. *Gnetum Gnemon.*

Diese Gnetaceae, ein Baum des tropischen Asiens, zeigt die sehr seltene Eigentümlichkeit, daß bei jedem Treiben meist nur ein Blattpaar gebildet wird. Volkens (1912, S. 21) hat das Treiben des Baumes im Garten von Buitenzorg (Java) beobachtet. Einer der Bäume trieb an den allermeisten Trieben im März aus, worauf Ruhe eintrat. Vereinzelt geschah ein Austreiben im April, etwas häufiger im Mai; dann setzte völlige Ruhe ein bis zum Oktober, wo ein allgemeines Treiben erfolgte. Der Baum scheint demnach wie viele andere tropische Bäume hauptsächlich zwei Treibperioden im Laufe eines Jahres zu haben.

Eine junge Pflanze wurde am 26. II. 1912 frei in einen Erdhügel des Gewächshauses gesetzt. Der Regel nach entsteht in den Achseln des einzigen Blattpaares eines Triebes je ein Seitensproß. Die Achselsprosse des letzten Haupttriebes waren im Wachstum begriffen. An der Spitze des Haupttriebes begann das deutliche Wachstum am 14. III.; ich berücksichtige zunächst den Hauptsproß allein und gebe die Länge des ausgewachsenen Triebes, sowie die eines Blattes jedes Paares an.

- | | | |
|------|-----------------------------------|------------------------------|
| I. | Treiben vom 14. III.—Mitte April; | Achse 4,4 cm, Blatt 12,3 cm, |
| II. | „ von Mitte April—19. V.; | „ 7,4 „ „ 12 „ „ |
| | neue Knospe sichtbar am | |
| | 19. V., | |
| III. | „ vom 20. V.—20. VI.; | „ 8,6 „ „ 13,4 „ „ |
| | neue Knospe 23. VI., | |
| IV. | „ vom 23. VI.—22. VII.; | „ 10,1 „ „ 12,5 „ „ |

Während einer zweimonatlichen Reise wurden keine Messungen gemacht, aber festgestellt, daß der Haupttrieb zweimal getrieben hatte.

- | | | |
|-------|--|-------------------------------|
| V. | Treiben im August; | Achse 13,7 cm, Blatt 15,2 cm, |
| VI. | „ im September; | „ 9,7 „ „ 12,3 „ „ |
| | am 4. X. neue Knospe. | |
| VII. | „ vom 4. X.—14. XI.; | „ 2,6 „ „ 12 „ „ |
| | 14. XI. neue Knospe, | |
| VIII. | „ vom 4. XI.—16. XII.; | „ 4,7 „ „ 16,8 „ „ |
| | 13. XII. neue Knospe, | |
| IX. | „ vom 13. XII.—16. I. 1913; | „ 4,8 „ „ 8,4 „ „ |
| | 18. I. neue Erde, Knospe
sehr langsam wachsend, | |
| X. | „ vom 17. II.—15. IV.; | „ 5,4 „ „ 15,8 „ „ |
| | 22. III. neue Knospe. | |

XI.	Treiben vom 22. III.—30. IV.;	Achse 5,3 cm, Blatt 11,3 cm,
	30. IV. neue Knospe,	
XII.	„ vom 30. IV.—24. V.;	„ 2,3 „ „ 0,3 „ ,
	neue Knospe bereits 14. V.,	
XIII.	„ vom 14. V.—1. VI.;	„ 2,2 „ „ 0,8 „ ,
	26. V. neue Knospe,	
XIV.	„ vom 26. V.—27. VI.;	„ 2,2 „ „ 11,6 „ ,
	neue Knospe 23. VI.,	
XV.	„ vom 23. VI.—9. VIII.;	

Ende der Messung.

Der Hauptproß des Bäumchens hatte in der Versuchszeit vom 14. III. 1912—9. VIII. 1913 (nicht ganz 17 Monate) 15mal getrieben. Die Treibperioden folgten unmittelbar aufeinander; nur von Mitte Januar bis Mitte Februar stand das Wachstum still, sehr wahrscheinlich, weil mit dem Ersatz der alten Erde Wurzelverletzungen nicht ganz vermieden werden konnten. Während dieser Zeit wuchsen aber die Seitenzweige; ein solcher trieb vom 1. I. bis 14. II. und bildete sofort eine neue Knospe, die bis zum April weiterwuchs. Das Bäumchen als Ganzes hatte also ununterbrochen während der ganzen Versuchszeit getrieben.

So lange am Haupttrieb die Streckung der Achse und ihrer Blätter vor sich geht, kann man an der Spitze nur ein kleines Grübchen sehen, in dem der Vegetationspunkt verborgen ist. Gegen Ende des Triebwachstums tritt langsam die Knospe des neuen Triebes hervor. In erster Linie sind es wohl die Blätter, die anfänglich das Wachstum des neuen Triebes hemmen. Das ging aus dem weiteren Verhalten des Bäumchens hervor, das infolge des lebhaften Wachstums so groß geworden war, daß die Spitze schon vom April 1913 ab an das Glasdach anstieß. Durch die allmählich wirkende mechanische Hemmung wurde die Streckung der Achse und ebenso des Blattpaares behindert (s. die Zahlen für Periode XII—XIV). Die Folge davon war, daß der Vegetationspunkt des folgenden Triebes auffallend früh die deutlich sichtbare Knospe bildete, in Periode XIII nach 14 Tagen, in Periode XIV sogar nach 7 Tagen. Der obere Teil des Hauptsprosses hatte sich dann umgebogen, so daß die Spitze das Glasdach nicht mehr berührte, die neue Knospe trat bei lebhaftem Wachstum des nächst älteren Blattpaares erst nach 35 Tagen hervor.

Die hemmende Wirkung des sich entwickelnden Blattpaares auf den Vegetationspunkt ging auch klar aus einigen Versuchen mit Seitentrieben hervor. Im allgemeinen gehen diese nach dem Treiben eine Zeit in Ruhe über. Ein Seitentrieb war am 16. V.

ausgewachsen und wurde dann entblättert; am 30. V. war er wieder im Treiben begriffen. Der gleiche Seitentrieb wurde später, 18. XI., nach dem Übergang zur Ruhe wieder entblättert; am 13. XI. begann bereits die neue Knospe sich zu zeigen. Am 31. XII. wurde der Trieb noch einmal entblättert, die neue Knospe zeigte sich am 16. I. und wuchs bis zum 26. II. Schon bei meinem Aufenthalt in Buitenzorg (Winter 1910/11) hatte ich an einem Exemplar von *Ginetum cinemon* den gleichen Entblätterungsversuch mit demselben Erfolg ausgeführt.

II. Theoretisches.

Die im ersten Teil besprochenen Pflanzen gehören den verschiedensten Gruppen der Phanerogamen an; bei allen gelingt es mehr oder weniger, ein lange andauerndes Wachstum hervorzurufen, während unter den Bedingungen der freien Natur das Wachstum nur kurze Zeit, oft nur 1—2 Monate anhält und dann Ruhe eintritt. Ebenso gelingt es bei solchen Bäumen, ein periodisches Wachstum hervorzurufen, sei es ein Wechsel von stärkerem oder schwächerem Wachstum, sei es ein Wechsel von Wachstum und Ruhe. Die Periodizität kann durch periodische Änderung der Außenfaktoren, z. B. den Wechsel von Licht und Dunkelheit, nährsalzarmen und nährsalzreichen Boden bedingt sein, oder sie kann erfolgen auch ohne solche Änderungen, dann, wenn einer der wesentlichen Faktoren, z. B. Licht oder Nährsalzgehalt, sich der unteren für das Wachstum entscheidenden Grenze nähert. Das Wachstum nimmt ab, die organischen Stoffe speichern sich auf, der gesamte Stoffwechsel wird träge, die Ruhe tritt ein. Je nach dem vorhergehenden Ernährungszustand, je nach der Art und Intensität der Außenfaktoren, je nach dem Zeitpunkt ihres Eingreifens kann die Ruhe sofort oder nach kürzerer oder längerer Zeit beseitigt werden. Überläßt man die Pflanze sich selbst, so erwacht sie je nach den waltenden Außenbedingungen früher oder später auch ohne besonderen Eingriff, weil bei günstigen Verhältnissen der Temperatur u. s. w. der langsam aber unaufhörlich arbeitende Stoffwechsel in den Knospen wie in den sie tragenden Achsen lösliche organische Stoffe herbeischafft, Nährsalze aus näherer oder weiterer Umgebung herführt und dadurch sich selbst steigernd, das Wachstum erregt. Der entscheidende Punkt für das Gelingen der Versuche bei einer bestimmten Pflanze liegt in der möglichst genauen Kenntnis ihres Verhältnisses zur Außenwelt; je länger man sich damit beschäftigt, um so besser wird man durch die Mannigfaltigkeit von Kombinationen der äußeren Bedingungen die in der spezifischen Struktur der Pflanze schlummernden Potenzen zur Verwirklichung bringen. Schon jetzt bei der noch spärlichen Kenntnis wird man sagen

können, daß das Verhalten unter den Bedingungen der freien Natur das sogen. „normale“ nur ein kümmerlicher Ausschnitt aus dem Reiche der Entwicklungsmöglichkeiten darstellt.

Die von mir auf Versuchen begründeten Anschauungen über die Rhythmik der Pflanzen haben bis jetzt viel mehr Gegner als Anhänger gefunden. Einer der wenigen, die auf Grund eigener Erfahrung zu übereinstimmenden Ansichten gelangten, ist Lakon, der in dieser Zeitschrift (1915) eine eingehende und eindringliche Zusammenfassung über das Problem der Rhythmik gegeben hat. Ich verweise auf seine Darstellung, in der die Einwände und gegensätzlichen Anschauungen besprochen werden. Ich beschränke mich hier auf die Einwendungen, die in neueren Arbeiten von Kniep (1915) und Fr. Weber (1916 I, II, III) gegen meine Auffassung gemacht worden sind und die alle wesentlichen Fragen berühren. Ich werde zuerst das allgemeine Problem der Rhythmik, dann das besondere Problem von der Wirkung der Außenbedingungen behandeln.

1. Das allgemeine Problem der Rhythmik.

Kniep hat in einer objektiv gehaltenen interessanten Abhandlung (1915) über den rhythmischen Verlauf der Lebensvorgänge auch meine Versuche besprochen und er kommt zu dem Resultat, daß sie die Annahme einer „autonomen Periodizität“ nicht erschüttern können. Einer der Einwände bezieht sich auf das Verhalten der Buche. Die Bäumchen wuchsen in dem elektrischen Licht mehrere Monate; ich wies darauf hin, daß unter den Bedingungen des Lichtraumes infolge Überwiegens der Dissimilation über die Assimilation allmählich eine Erschöpfung eintrat. Kniep meint, daß die Versuche für die Frage nicht entscheidend sein können, weil das angewandte Mittel kein dauerndes Gedeihen der Pflanzen gestattet. Die Versuche bewiesen aber jedenfalls die Unrichtigkeit der Annahme, daß nach der Entfaltung der vorher angelegten Blätter „autonom“ Ruhe eintreten müßte. Die neuen Versuche (s. S. 375) mit der Buche lehren, daß ein Trieb auch unter „normalen“ Bedingungen monatelang fortwachsen kann. Außerdem paßt der Einwand nicht, wie Kniep selbst zugibt, auf meine Beobachtungen von Tropenpflanzen (1915).

Von prinzipieller Bedeutung erscheint ein anderer Einwand Kniep's, der auf einer bestimmten Voraussetzung beruht. Nach dieser lassen sich zwar die Holzgewächse zum fortgesetzten Treiben veranlassen, aber es seien zu verschiedenen Jahreszeiten verschiedene äußere und innere Bedingungen nötig, um das zu erzielen. „Das kann dann nur darauf beruhen, daß in der spezifischen Struktur

die Ursache für die periodischen Änderungen liegt, welche es nötig machen, daß zur Erzielung des gleichen Resultates die Außen- und Innenbedingungen verschieden angreifen müssen. Wenn daher auch gezeigt ist, daß in der spezifischen Struktur keine Notwendigkeit dafür vorliegt, daß eine Pflanze abwechselnd treibt und ruht, so ist damit das Nichtvorhandensein einer Periodizität nicht erwiesen. Beides scheint mir bei Klebs nicht genügend auseinandergehalten zu sein“ (l. c., S. 15). Kniep meint dann weiter, daß das Ausbleiben der periodischen Reaktion auch bei konstanten Außenbedingungen wohl zu erzielen wäre. „In diesem Falle könnte man sich das Eingreifen der Außenbedingungen so vorstellen, daß sie die eine der periodisch miteinander abwechselnden Reaktionen völlig unterdrücken, obwohl in der Pflanze die Tendenz zur Realisierung derselben fortbesteht.“

In der Tat habe ich an diesen Einwand nicht gedacht, und ich denke auch heute nicht daran ihn anzuerkennen, weil er rein theoretisch konstruiert ist und das, was erst bewiesen werden soll, bereits in der Voraussetzung als vorhanden angenommen wird. Die Voraussetzung enthält die Annahme, daß infolge einer Eigentümlichkeit der spezifischen Struktur, also einer durch Erblichkeit fixierten Eigenschaft das Wachstum der gleichen Pflanze zu verschiedenen Jahreszeiten durch verschiedene äußere und innere Bedingungen hervorgerufen wird. Wo findet sich irgendeine Erfahrung, die diese Annahme auch nur wahrscheinlich macht? Alles was wir von der Wachstums-Physiologie wissen, widerstreitet dieser Annahme. Das Wachstum innerhalb des ganzen Pflanzenreiches erscheint in seinem Verhältnis zur Außenwelt auffallend gleichartig. Sowie ich die Wachstumsbedingungen für eine bestimmte Pflanze einigermaßen kenne und sie auch technisch herstellen kann, ist die Jahreszeit völlig gleichgültig; zu jeder Zeit des Jahres kann ich eine *Vaucheria*, eine *Chlamydomonas*, eine *Saprolegnia* oder sonst einen Pilz, ein Moos, ein Farnkraut, eine krautige Pflanze wie *Glechoma*, ein Holzgewächs wie *Ficus geocarpa*, *Ailanthus* u. s. w. zu ständigem Wachstum bringen. Für viele Gewächse kenne ich noch nicht die richtige Kombination und Intensität der Außenbedingungen; vor allem scheitert man vielfach bei Versuchen mit grünen Pflanzen im Winter an der technischen Schwierigkeit der richtigen Beleuchtung. Trotz meiner Bemühungen ist es mir noch nicht gelungen, eine Lichtquelle aufzufinden, die bei genügender Intensität die günstige spektrale Zusammensetzung des Sonnenlichtes, vor allem die richtige Intensitätsverteilung der schwächer und stärker brechbaren Strahlen besitzt, oder die vielleicht die Sonne sogar in diesen Beziehungen übertrifft. Man kann diese Schwierigkeit in einzelnen Fällen überwinden, indem man in den Pflanzen

durch sehr gute Kultur im Sommer eine sehr reichliche Aufspeicherung organischer Substanzen herbeiführt.

In einer Beziehung hat Kniep recht, wenn er sagt, daß meine Beobachtungen die Annahme einer erblichen Rhythmik nicht absolut widerlegen können. Das gilt aber aus erkenntnistheoretischen Gründen für jede aus rein empirischen Erfahrungen hergeleitete Regel, ja sogar für ein Gesetz. Es gibt immer Denkmöglichkeiten, die die allgemeine Gültigkeit bestreiten. Daher kann ich es nicht verhindern, daß Kniep statt wie ich es tue, von einer Potenz zur Ruhe von einer Tendenz spricht, die auch unter günstigsten Wachstumsbedingungen geheimnisvoll und unsichtbar in den Zellen waltet, wohl zeitweilig unterdrückt wird, aber schließlich doch — wer weiß aus welchen Gründen — das Wachstum überwindet und Ruhe schafft. Aber man kann doch den Versuch machen, von einer allgemeinen Betrachtung des Problems ausgehend, zu einer in sich selbst einleuchtenden Schlußfolgerung zu gelangen.

Das Problem von Wachstum und Ruhe ist nur ein Sonderfall des viel allgemeineren Problems, warum überhaupt irgendeine Änderung der Entwicklung bei Pflanzen eintritt. Meine Untersuchungen an Algen und Pilzen führten mich zu dem Resultat, daß, so lange die Bedingungen für das Wachstum günstig sind, keine Änderung der Entwicklung eintritt (Klebs 1900, S. 71). Eine Alge oder ein Pilz können weder ungeschlechtliche noch geschlechtliche Fortpflanzung zeigen, sie können weder ruhen noch absterben, sie müssen wachsen. Eine *Saprolegnia* habe ich kontinuierlich 6 Jahre wachsen lassen, ein Plasmodium von *Didymium* 3 Jahre. Die Versuche mit Pilzen sind von meinen Schülern immer wieder mit gleichem Erfolg durchgeführt worden. Zur Zeit meiner Untersuchungen erregten die Arbeiten von Maupas großes Aufsehen; er wollte nachgewiesen haben, daß bei Infusorien nach einer gewissen Zahl von Teilungsgenerationen der Tod notwendig einträte. Ich machte aufmerksam (1900, S. 81), daß die Versuche von Maupas nichts bewiesen, weil seine Methode, in kleinen Mengen von Kulturflüssigkeit die Infusorien längere Zeit zu halten, zu Schädigungen führen müsse. Auf der anderen Seite stimmten die Versuche von Maupas mit den meinigen an Algen und Pilzen darin überein, daß eine Konjugation niemals eintritt, so lange die Zellen sich unter günstigen Wachstumsbedingungen befinden. Ich habe selbst Versuche mit *Paramaccium aurelia* gemacht, indem ich von einem Exemplar ausgehend, Kulturen in größeren, bei schwächerer Vergrößerung kontrollierbaren Gefäßen anlegte. Niemals trat eine Konjugation ein; ich beobachtete sie erst nach Entfernung des Nährmaterials. Ebensowenig habe ich

den Tod eintreten sehen. Ich schloß daraus, daß die Infusorien sich wesentlich wie die Algen und Pilze verhalten (1900, S. 81).

Diese Auffassung ist durch neue zoologische Arbeiten durchaus bestätigt worden. Nachdem schon Enriques (1907, S. 273) durch eingehende Untersuchungen von Infusorien zu dem gleichen Schluß wie ich selbst kam, ist durch die sehr genauen Kultur- und Zählmethoden von Woodruff (1911) der Nachweis geliefert worden, daß *Paramecium aurelia* Jahre hindurch nach Tausenden von Teilungen bei sicherem Ausschluß der Konjugation ununterbrochen und lebensfrisch wächst. Bei der weiteren Untersuchung zeigte sich aber eine merkwürdige Erscheinung. In dem Makronukleus der Infusorienzellen treten komplizierte Prozesse einer Umwandlung hervor, die Richard Hertwig als Parthenogenesis bezeichnet hat. Dieser Prozeß verläuft nach den Untersuchungen von Woodruff und Erdmann (1914) periodisch, was nach den beiden Verfassern durch rein innere Gründe bewirkt wird. In seiner neuesten interessanten Arbeit hat Jollos (diese Zeitschrift 1916) experimentell bewiesen, daß diese Parthenogenesis in jedem Zeitpunkt des Lebens durch äußere Faktoren herbeigeführt werden kann. Jetzt bleibt nur die Frage übrig, ob diese Parthenogenesis nicht auch ausgeschlossen werden kann. Jollos vermochte zwar den Prozeß aufzuschieben, nicht aber völlig zu verhindern, und so neigt er zu der Ansicht, daß der Makronukleus aus inneren Gründen erneuert werden müsse. Ob das richtig ist, darüber werden erst neuere Untersuchungen entscheiden. Jollos betrachtet diesen Vorgang als eine Stütze für die Anschauung von Weismann, daß somatische Teile absterben müssen.

Bei den Pflanzen ist die Kontinuität des Lebens, wie Sachs (1882, S. 942) klar erkannt hat, durch die embryonalen Zellen des Vegetationspunktes gewährleistet: von ihm stammen auch die Geschlechtszellen ab. Es würde sich nach diesen Untersuchungen bei Infusorien fragen, ob bei jahrelangem Wachstum der Spitzen einer Alge, eines Pilzes oder einer Phanerogame auch irgendwelche Veränderungen des Zellkerns erfolgen. Aber auch wenn das nachweisbar wäre, so würde das Hauptresultat doch nicht verändert werden, daß eine solche Spitze aus rein inneren Gründen weder abstirbt noch eine Änderung der Entwicklung erfährt. Der von Weismann u. a. angewendete Ausdruck „Unsterblichkeit“ ist zwar populär und bequem, aber wissenschaftlich zu wenig genau. Ohne an dieser Stelle auf die ganze Frage näher einzugehen, will ich nur betonen, daß der Begriff der Unsterblichkeit zu enge mit dem Begriff der Individualität verknüpft ist, und gerade dieser Begriff für die vorliegende Frage vermieden werden sollte. Nach meiner Auf-

fassung liegt das Wesentliche in der Dauer des wachstumsfähigen Zustandes der lebenden Substanz.

In einer früheren Abhandlung (diese Zeitschrift 1904, S. 489) habe ich die Vegetationsspitze betrachtet als ein dynamisches Gleichgewichtssystem nach der Definition von Van't Hoff. Es ist besser, heute im Sinne der physikalischen Chemie von einem stationären Gleichgewicht zu reden, oder um jedes Mißverständnis auszuschließen, von einem exodynamischen (nach einem Vorschlag von Trautz s. Klebs 1917, S. 114). Damit soll der wesentliche Charakter eines solchen Systems bezeichnet werden, daß es von außen erzwungen ist, im Gegensatz zu dem thermodynamischen (oder endodynamischen), welches sich von selbst, nach völligem Abschluß von der Außenwelt, einstellt. So lange bei einem chemischen System — man denke an die Gasflamme — die nötigen Stoffe von außen zugeführt, die Reaktionsprodukte nach außen abgeführt werden, müssen die chemischen Prozesse dauernd fortgehen. So lange den wachsenden Zellen die Nahrungsstoffe in richtiger Qualität und Quantität zuströmen und die Möglichkeit besteht, die Reaktionsprodukte abzuscheiden, sei es direkt durch Ausscheidung, sei es durch Abtrennung von Zellen bei den weiteren Teilungen und Differenzierungen, so lange geht das Wachstum, wie die Erfahrung in sicheren Fällen beweist, unaufhörlich weiter. Das Dauernde ist der von außen erzwungene Gleichgewichtszustand in Form des Wachstums, bei ständigem Wechsel des Materiales der lebenden Substanz. Dieser Zustand muß dauernd sein. Ebensowenig wie ich mir vorstellen kann, daß eine Flamme unter den genannten Bedingungen von selbst ausgeht oder etwa zu ganz anderen chemischen Prozessen übergeht, ebensowenig kann ich mir denken, daß eine Vegetationsspitze unter den entsprechenden günstigen Wachstumsbedingungen je von selbst zu einer Änderung der Entwicklung oder zur Ruhe oder sogar zum Absterben übergeht. Das was ursprünglich rein induktiv gefunden worden war, erschien mir und erscheint mir heute noch als eine notwendige Deduktion aus den beiden Hauptsätzen der Energielehre.

Die Tatsachen der Entwicklung bei den höheren Pflanzen standen zu dieser Folgerung anscheinend im schärfsten Widerspruch. Daraus ergab sich die notwendige Aufgabe einer eingehenden Prüfung der Entwicklung höherer Pflanzen. Meine Untersuchungen über *Glechoma*, *Ajuga* u. s. w. (1903), über *Sempervivum* (1904, 1905, 1906, 1910), über Wachstum und Ruhe von Bäumen (1910, 1912, 1914, 1915), sie führten immer wieder zu dem gleichen Ergebnis, daß die Vegetationspunkte unter den geeigneten Bedingungen wachsen müssen, daß jede Änderung des Entwicklungsganges eine Änderung der Außenbedingungen voraussetzt. Rosetten von *Semper-*

virum Funkii, die normalerweise im dritten Jahre blühen und absterben, wachsen in meinen Kulturen seit 10 Jahren vegetativ ohne zu blühen oder abzusterben; man kann sie aber immer wieder durch andere Bedingungen zum Blühen bringen. Der Einwand von Kniep steht nicht bloß im Widerspruch zu den Tatsachen, sondern auch zu der eben dargelegten Deduktion.

Kniep ist auf seinen Einwand nicht auf Grund bestimmter Beobachtungen an wachsenden Pflanzen, sondern auf Grund eines Vergleiches mit den periodischen Bewegungen von Blättern und Blüten gekommen. Aus Beobachtungen an diesen Vorgängen soll sich ergeben, daß das Ausbleiben der Periodizität unter gewissen konstanten Außenbedingungen noch kein zwingender Beweis gegen die Autonomie sei. Die Blüten von *Calendula* zeigen bei konstanter Dunkelheit einen 12:12stündigen Rhythmus, der infolge Unkenntnis der ihn veranlassenden Faktoren als autonom bezeichnet wird. Der Wechsel von Licht und Dunkelheit ruft eine zweite periodische Bewegung hervor: bei 6:6stündigem Beleuchtungswechsel entsteht ein entsprechender Rhythmus. Werden die Blüten einem 4:4- oder 2:2stündigem Beleuchtungswechsel ausgesetzt, so macht sich die 12:12stündige autonome Periodizität deutlich bemerkbar. Im Dauerlicht verschwindet überhaupt jede Periodizität. Aber wie die genauen Versuche von Stoppel und Kniep (1911) zeigen, sind bei dieser Beleuchtung die rhythmischen Vorgänge „quasi in unsichtbarer Form“ erhalten (Kniep 1915, S. 21—23); sie lassen sich bei bestimmter Anwendung von Übergangsreizen nachweisen.

Wir wollen hier die Richtigkeit der Kniep'schen Darstellung voraussetzen und nur hervorheben, daß sie nicht imstande ist, neues Licht auf das Verhältnis von Wachstum und Ruhe zu werfen. Wir haben bei *Calendula* 2 auf verschiedenen Ursachen beruhende Bewegungen, die aufeinander wirken. Wollen wir diese Schlafbewegungen mit dem Wachstum vergleichen, so können wir wohl sagen, daß jeder Bewegung als ihrer Gegenreaktion Ruhe entspricht und daß sowohl bei *Calendula* wie bei den Bäumen diese Ruhe durch äußere Bedingungen hervorgerufen wird. Wir haben aber nicht das Recht, die zwei verschiedenen Bewegungszustände bei *Calendula* mit dem Wechsel von Wachstum und Ruhe zu vergleichen. Ich würde daher den von Kniep gemachten Vergleich weniger für spitzfindig halten, wie er selbst meint, als für logisch nicht zulässig, da ein falscher Vergleichspunkt gewählt worden ist.

Der wesentliche Inhalt der Arbeit von Kniep liegt in der Verteidigung der Meinung, daß bei Pflanzen autonome Vorgänge existieren. Der Begriff ist in der Botanik durch Sachs (1874, S. 853) zur Anerkennung gebracht worden. Pfeffer (1875, S. 2) hat ihn in seiner grundlegenden Arbeit über die periodischen Be-

wegungen der Blätter übernommen und im Gegensatz dazu diejenigen Bewegungen, die von außen veranlaßt werden, paratonisch genannt. In der 2. Auflage seiner Pflanzenphysiologie hat Pfeffer (1904, S. 82, 161) die Begriffe erweitert, indem er sie auch auf die Änderungen der Entwicklung übertrug. Er bezeichnete die von äußeren Bedingungen hervorgerufenen Änderungen als aitionom. diejenigen, die bei Konstanz der äußeren Bedingungen auftreten, als autonom. Nachdem ich nachgewiesen hatte, daß alle Merkmale, auch die anscheinend konstantesten, durch äußere Faktoren verändert werden können, kam ich (1904, S. 297) zu dem Resultat, daß der prinzipielle Unterschied von aitionom und autonom hinfällig ist. Später habe ich (1913, S. 20) mich ausführlicher gegen den Begriff des Autonomen ausgesprochen. In seiner Arbeit wirft Kniep (1915, S. 11) mir vor, es liege bei mir „offenbar ein Mißverständnis“ vor. Wenn Kniep wirklich glaubt, durch diesen Vorwurf die sachlichen Bedenken aus der Welt zu schaffen, so hat er sich die Sache doch zu leicht gemacht. Das Richtige ist: der Begriff der Autonomie, wie er in der Botanik noch heute verwendet wird, ist widerspruchsvoll und zweideutig.

Kniep beruft sich darauf, daß eine Modifikation des Verlaufes der autonomen Vorgänge durch die Außenwelt von Sachs, Pfeffer u. a. nachgewiesen worden ist; mir war das selbstverständlich genau bekannt. Was aber Kniep übersieht, ist die entscheidende Frage nach der Entstehung des Vorganges. Bei den aitionomen liegt die Sache klar, die Antwort lautet: mit Hilfe der Außenwelt. Wie entstehen aber die autonomen? Pfeffer (l. c. S. 161) antwortet: Durch das selbstregulatorische innere Walten und Verstellen, unabhängig von den Außenbedingungen. Also würde die Außenwelt die Veränderung nicht hervorrufen; vielmehr würde diese ausschließlich durch innere Faktoren bewirkt werden.

Man erinnere sich jetzt, daß mit dem Ausdruck Autonomie in der Philosophie ein bestimmter Begriff verbunden ist. Soviel ich weiß, hat Kant in seiner Kritik der praktischen Vernunft (I 1 § 8) zuerst den Begriff der Autonomie für den besonderen Fall der menschlichen Willenshandlung definiert. Aus der Voraussetzung, daß im Menschen ein allgemein gültiges Sittengesetz existiert, folgert Kant die Autonomie, das ist die Freiheit des Willens. Der wesentliche Charakter des Sittengesetzes liegt in der Unabhängigkeit von allen rein empirischen Motiven „von aller Materie des Gesetzes (nämlich ein begehrtcs Objekt)“. Wir brauchen hier nicht auf den endlosen und anscheinend unlösbaren Streit über die Willensfreiheit einzugehen. Es ist aber wichtig zu betonen, daß Kant sich immer wieder dagegen verwahrt, das rein „praktische“ Prinzip der Autonomie auf die Dinge der sinnlichen Erfahrung zu

übertragen, weil das den Prinzipien der Kritik der reinen Vernunft widerspricht. Trotzdem ist dieser Schritt von den Naturforschern und Philosophen nach Kant gemacht worden. Sie wenden allerdings andere Ausdrücke an wie Bildungstrieb, Lebenskraft u. s. w., setzen aber ein selbständiges, von der Außenwelt unabhängiges Prinzip im Organismus voraus. In neuerer Zeit hat der Vitalismus durch Driesch seine eingehendste und klarste Begründung erhalten; er verwendet den Ausdruck Autonomie insbesondere für die Formbildung (1909, S. 144) und nimmt einen rein inneren Faktor, die Entelechie, an, die auch bei Konstanz der Außenbedingungen die ganze Entwicklung lenkt, die physikalisch chemischen Kräfte nur als „Mittel“ benutzend. Der Wortlaut der Definition und die Art der Begründung, die Betonung des Gegensatzes zu den aitionom veranlaßten Vorgängen lassen den Begriff des Autonomien in der Botanik von dem in der Philosophie jedenfalls nicht klar und eindeutig unterscheiden. Jedoch hebt Pfeffer ausdrücklich hervor, ebenso Kniep, daß „es eine von der Außenwelt unabhängige Periodizität niemals gibt.“ Folglich steckt in der Definition eine auffallende Zweideutigkeit. Man kann doch nicht mit dem gleichen Ausdruck zwei sich direkt widersprechende Dinge bezeichnen. Daher kommt es, daß Kniep (l. c., S. 11), ebenso auch Weber (1916, III, S. 36) sich genötigt sehen zu erklären: wenn sie den Begriff autonom anwenden, so meinen sie nicht seinen eigentlichen Sinn, sondern das gerade Gegenteil.

Für alle, die wie Pfeffer, Kniep u. a. den Obersatz anerkennen: alle Lebensvorgänge sind in letzter Linie durch die Außenwelt mit bedingt (aitionom), gibt es kein Ausweichen, kein Entzinnen; die einzige logisch richtige Folgerung besteht darin zu sagen: die einen Vorgänge sind unmittelbar von der Außenwelt abhängig, die anderen nur mittelbar, wobei die Kette der vermittelnden Prozesse kürzer oder länger sein kann. Der Begriff der Autonomie hat jeden Sinn verloren, wenn Küster (1913, S. 105), ebenso neuerdings Weber (1916, III, S. 35) ihn auf physikalisch chemische Vorgänge anwenden, z. B. auf die Entstehung der Liesegang'schen Ringe. Hier läßt sich auf das Deutlichste nachweisen, daß der periodische Vorgang die notwendige Folge bestimmter, vor und bei dem Versuch gegebener Außenbedingungen ist (Klebs 1913, S. 7). Wenn ich eine Steinkugel an einen Faden hänge und ihr einen Stoß gebe, so bewegt sie sich periodisch bei konstanten Außenbedingungen; wenn ich die gleiche Kugel an die Küste eines brandenden Meeres lege, so rollt sie periodisch auf und nieder bei Wechsel der Bedingungen. Man wird gewiß diese Vorgänge unterscheiden; aber ich möchte die Frage stellen, ob irgendein Physiker das Bedürfnis empfinden wird, diese Vorgänge mit autonom und aitionom zu bezeichnen.

Diese Überlegungen führen gerade zu der wesentlichsten Frage, wie bei einer Pflanze eine Veränderung unter konstanten Bedingungen eintreten könne. Denn das von Pfeffer u. a. immer wieder hervorgehobene tatsächliche Vorkommen solcher Vorgänge ist der einzige objektive Grund für die Annahme einer Autonomie. In einer theoretischen Schrift (1913) habe ich versucht die Frage für gewisse Fälle zu beantworten. Wir wollen zuerst von der Voraussetzung ausgehen, daß wirklich sämtliche Faktoren der Außenwelt während des Vorganges einigermaßen konstant seien. Ich kam zu dem Resultat (l. c., S. 22): Die bloße Konstanz der Außenbedingungen ist nicht als Beweis der Auffassung anzuerkennen, daß irgendein Entwicklungsvorgang wirklich unabhängig von der Außenwelt verläuft. Die Außenfaktoren wirken entweder zeitlich vorher oder durch ihren Intensitätsgrad.

Für den ersten Fall ist es charakteristisch, daß die äußeren Bedingungen die inneren in bestimmter Weise so verändern, daß auf Grund dieser vorbereiteten Veränderung der Entwicklungsprozeß gleichsam automatisch abläuft und dabei im hohen Grade und in weiten Grenzen von der während des Verlaufes herrschenden Außenwelt unabhängig erscheint. Als Beispiel nehme ich die Rosette von *Sempervivum Funkii*, die infolge der Wirkung des Sommers im Herbst blühreif geworden ist, d. h. alle wesentlichen Substanzen der Qualität und Quantität nach für den Prozeß besitzt. Durch Dauerbelichtung mit einer Osramlampe kann ich in kurzer Zeit die letzten Veränderungen in der Rosette bewirken, die den allerersten Beginn der Infloreszenzbildung bedeuten. Dann vollzieht sich der ganze sehr verwickelte Bildungsprozeß nicht bloß unter konstanten Außenbedingungen, sondern auch — und das ist viel merkwürdiger — unter solchen Bedingungen, die aller Erfahrung nach den Prozeß verhindern sollten. Bei den allermeisten Blütenpflanzen, selbst typischen Wassergewächsen, verhindert die Umgebung von Wasser die Bildung von Blüten; das gilt erst recht für einen Xerophyten wie *Sempervivum*. Dennoch gelingt es bei der vorbehandelten Rosette, die ganze Entwicklung der Infloreszenz innerhalb des Wassers hervorzurufen, ebenso auch bei sehr großer Trockenheit, völliger Dunkelheit u. s. w. Die von der Außenwelt veranlaßten Veränderungen der inneren Bedingungen sind demgemäß auffallend stark „fixiert“; man könnte sich kein besseres Beispiel für die anscheinende Autonomie oder Selbstregulation oder Selbstdifferenzierung denken. Natürlich gelingt es doch durch die geeigneten Kombinationen von Außenbedingungen die mannigfaltigsten Veränderungen der Blütenbildung hervorzurufen; aber die Tatsache der auffallenden Fixierung bleibt bestehen.

Wir können heute nicht wissen, wie häufig solche durch die Außenwelt vorbereiteten, dann automatisch ablaufenden Lebensvorgänge bei den Pflanzen sich finden. Es wäre denkbar — aber nicht durchaus notwendig —, daß die Bildung von Wurzel und Sproß oder von Kotyledonen des Embryo auf Grund der in der Eizelle vorbereiteten inneren Bedingungen geschähe. Es würde sich dabei nicht um eine „erbliche Fixierung“ handeln; denn nach meiner Auffassung besteht die Erbllichkeit in erster Linie in der Übertragung der spezifischen Struktur mit ihren zahllosen Potenzen, d. h. Fähigkeiten, auf bestimmte Bedingungen in bestimmter Weise zu reagieren. Vielmehr würde es sich um eine gewisse Fixierung der inneren Bedingungen durch die vorbereitende Außenwelt handeln (Klebs 1904, S. 656—57). Der Nachweis würde damit zu liefern sein, daß man durch geeignete Vorbehandlung der Mutterpflanze die Entwicklung des Embryo in andere Bahnen leitet.

Die Änderung der Entwicklung unter konstanten Außenbedingungen kann auch auf einem ganz anderen Wege durch die Außenwelt bewirkt werden, nämlich durch den Intensitätsgrad des einen oder des anderen Außenfaktors. Ich will als Beispiel die von mir (1916/1917) untersuchte Entwicklung der Farnprothallien nehmen. Läßt man die Sporen eines Farns, z. B. *Pteris longifolia*, auf einem nährsalzreichen feuchten Substrat keimen in bestimmter Entfernung von einer dauernden Lichtquelle (Osramlicht oder das ganz konstante Quecksilberlicht), so vollzieht sich unter einigermaßen konstanten Bedingungen in der Tat die ganze Entwicklung bis zur Erzeugung der Geschlechtsorgane und der Keimpflanzen. Die Spore bildet einen quergeteilten Keimfaden, geht dann über zur Bildung einer Zellfläche, später zu der eines Zellkörpers, erzeugt Antheridien, Archegonien, schließlich junge Pflanzen. Welches ist hier der entscheidende Grund für diese regelmäßige Aufeinanderfolge von Formveränderungen? Pfeffer (1901, S. 250) würde sagen, daß hier eine spezifische Ontogenese bei voller Konstanz der Außenbedingungen „in selbstregulatorischer Weise durch die inneren Wechselwirkungen erzielt wäre“. Man könnte sich vielleicht auch heute so ausdrücken; aber es fehlt das eigentlich Entscheidende, daß die Ontogenese gebunden ist an eine bestimmte Intensität der Lichtquelle.

Konstante Bedingungen vorausgesetzt, aber bei einem Licht von geringerer Intensität, wird die Entwicklung verändert. Es zeigt sich, daß jede der Entwicklungsstufen von einer anderen Lichtintensität abhängt als die vorhergehende oder nachfolgende, und zwar verlangt durchschnittlich die höhere Stufe mehr Licht als die nächst niedere. Infolgedessen gelingt es die Stufen voneinander

zu trennen; man kann die keimende Spore als langen Schlauch, als vielgeteilten Keimfaden, als flächenförmiges Gebilde u. s. w. fortwachsen lassen. Ein physiologisches Verständnis läßt sich schon heute erreichen, wenn man daran denkt, daß die durch die C-Assimilation erzeugte organische Substanz: Zucker u. a. bei längerer Wirkung des gleichen intensiven Lichtes sich allmählich anhäuft und dadurch notwendig den Organismus von der niederen zu der höheren Stufe der Entwicklung überführt. Dabei wirken noch andere Faktoren mit, worauf ich hier nicht näher eingehen will. Man kann sich die Vorgänge durch ein Beispiel aus der Physik veranschaulichen. Wenn man ein Stück Eis in einen Raum mit konstanter Temperatur von 100° und bei konstantem Luftdruck bringt, so wird das Eis unter konstanten Außenbedingungen eine Aufeinanderfolge von Veränderungen erfahren, indem das Eis durch die allmählich sich in ihm steigernde Temperatur in Wasser und dieses in Dampf umgewandelt wird.

Die Darlegung beweist deutlich genug, daß die bloße Tatsache einer Entwicklungsänderung unter konstanten Außenbedingungen in keiner Weise zu einer Aussage über die Ursache der Entstehung des Vorganges berechtigt. Dieser Vorgang wird sicher in genauer analysierten Fällen ebenso durch die Außenwelt hervorgerufen (aitionom), wie es bei der leichter erkennbaren Abhängigkeit ähnlicher Vorgänge von wechselnden Bedingungen zutrifft. Der Ausdruck „autonom“ ist als Gegensatz zu aitionom auch aus diesen Gründen durchaus abzulehnen, ganz abgesehen von seiner begrifflichen Zweideutigkeit.

Wir sind bei diesen Betrachtungen von der Voraussetzung einer Konstanz der Außenbedingungen ausgegangen. Da unser Wissen über diese Dinge doch sehr beschränkt ist, so bleibt meist bei den als autonom bezeichneten Vorgängen die Frage offen, ob nicht die Inkonstanz eines bisher nicht berücksichtigten oder ganz unbekanntem Faktors für den Vorgang wesentlich ist. Wenn so viele Forscher wie Treub, Haberlandt, Schimper, Volkens, Simon u. s. w. auf Grund des gleichmäßig feuchten, warmen und hellen Klimas von West-Java die Ruheperiode tropischer Bäume als eine autonome erblich fixierte Erscheinung auffassen, so begehen sie damit den Fehler, daß sie einen der wesentlichen Faktoren für Ernährung und Wachstum: die qualitative und quantitative Beschaffenheit des Erdbodens, einfach als konstant voraussetzen. Mag man sich zu den Resultaten meiner Forschungen stellen wie man will, es zeugt jedenfalls von einem Mangel an wissenschaftlicher Kritik, wenn heute noch jemand, ohne Versuche, bloß auf Grund der vorhin genannten Tatsache den tropischen Bäumen eine solche autonome Ruheperiode zuschreibt, trotzdem der sichere Nachweis vorliegt,

daß der Nährsalzgehalt des Bodens jedenfalls eine Bedeutung für die Dauer des Wachstums besitzt.

Es ist von besonderem Interesse und bestätigt die hier vertretenen Anschauungen, daß in neuester Zeit durch eine wertvolle Arbeit von Rose Stoppel (1916) der Einfluß eines bisher unbekannt gebliebenen äußeren Faktors auf die als autonom geltenden Schlabewegungen der Blätter von *Phaseolus* nachgewiesen worden ist. Es handelt sich um die elektrische Leitfähigkeit der Atmosphäre, die eine regelmäßige Tagesperiode, daneben auch eine Jahresperiode aufweist. Die tägliche Leitfähigkeitskurve stimmte auffallend überein mit der Tagesperiode der Blattbewegungen. Rose Stoppel (1916, S. 663) konnte durch Versuche nachweisen, daß die Blätter auf Störungen des elektrischen Gleichgewichts der Pflanze mit Bewegungen reagieren. Nach ihrer Auffassung sind es „Vorgänge elektrischer Natur, die die Blattbewegungen tagesrhythmisch regulieren. Es muß also ein tagesrhythmischer sich verändernder elektrischer Reiz auf die Pflanzen wirken. Dieser besteht in den periodischen Veränderungen der atmosphärischen Leitfähigkeit“.

Aus dieser Untersuchung ergibt sich, daß die Bewegungen der Blätter, die von Pfeffer, Kniep u. a. gerade als entscheidendes Beispiel für das Vorkommen autonomer Vorgänge hervorgehoben werden, in Wirklichkeit doch durch bestimmte Außenfaktoren bedingt sind. Damit ist die Autonomie auch für diese Fälle erledigt oder mindestens höchst zweifelhaft. Es bleiben übrig die periodischen Bewegungen der Blüten, z. B. von *Calendula*, da nach R. Stoppel in ihnen bisher keine elektrischen Ströme nachweisbar waren (l. c., S. 677). Aber gerade für diese rasch vorübergehenden und erst spät bei der Entfaltung der Blüten auftretenden Bewegungen ist es doch sehr unwahrscheinlich, daß der Mechanismus dafür bereits in der Eizelle fixiert vorliegt.

In sehr anregender Weise hat R. Stoppel auf die Möglichkeit hingewiesen, daß Änderungen der Leitfähigkeit der Atmosphäre auf die verschiedensten Lebensvorgänge von Einfluß sein können. Nach ihrer Meinung käme auch der Einfluß der Jahresperiode bei jenen tropischen Bäumen in Betracht, die in unserem Winter nach meinen Beobachtungen schwächer wachsen oder direkt ruhen. Denn im Dezember erreicht die Leitfähigkeit bei uns ihr Minimum. Es entzieht sich meinem Urteil, ob diese Leitfähigkeit überhaupt dafür von Bedeutung sei. Jedenfalls kann sie keinen entscheidenden Einfluß gegenüber dem Lichtmangel ausüben. Denn an und für sich können alle die Pflanzen wie Eiche, Buche, *Ailanthus*, *Robinia*, tropische Baumarten auch im Dezember wachsen, sobald nur genügende Reservestoffe vorhanden sind; bei manchen Bäumen wie Buche,

Ailanthus, *Robinia* wirkt eine größere Lichtmenge (Dauerbelichtung) gerade im Dezember sehr günstig auf das Wachstum ein.

Überblickt man die gesamte Darstellung, so kann sie vielleicht doch dazu dienen in der Botanik zur Anerkennung zu bringen, daß die Entwicklungsvorgänge Reaktionen der spezifischen Struktur auf bestimmte Änderungen der Außenwelt sind. Seit meiner ersten Arbeit (diese Zeitschrift 1889) habe ich den Gedanken ständig verfolgt und geprüft. Die Versuche mit Algen und Pilzen sind in ihrer theoretischen Bedeutung wenig beachtet worden. Als ich die Richtigkeit der Anschauungen auch bei den höheren Pflanzen nachwies, hat sich von allen Seiten Widerspruch erhoben, trotzdem ein Forscher wie Goebel ganz unabhängig durch zahlreiche erfolgreiche Versuche in der experimentellen Morphologie vielfach zu entsprechenden Anschauungen gelangt ist (vgl. seine zusammenfassende Darstellung 1908). Ich vertraue auf die Zukunft, daß sie uns in den wesentlichen Punkten Recht geben wird; ich vertraue um so mehr darauf, als im letzten Grunde die Versuche nur das beweisen, was sich als notwendige Folgerung aus dem Kausalprinzip ergibt.

2. Das Problem von dem Verhältnis der äußeren und inneren Bedingungen.

Da unsere Kenntnisse über die inneren Stoffwechselprozesse der Zellen sehr mangelhaft sind, so läßt sich auf die Frage nur hypothetisch antworten, in welcher Weise die Außenwelt eine Änderung der Entwicklung, z. B. den Übergang aus Wachstum zur Ruhe oder umgekehrt bewirkt. Man kann heute nicht anders vorgehen, als solche Überlegungen zu machen, die durch gewisse Tatsachen gestützt und durch Versuche weiter geprüft werden können. In mehreren Arbeiten (1916, I, II, III) hat Fr. Weber meine Anschauungen bekämpft. Dieser Forscher hat eine neue wichtige Methode entdeckt, Ruheknospen unserer Bäume im Winter zum Treiben zu bringen, indem er die Zweige oder auch kleinere Bäumchen 2—3 Tage einer Luft mit Acetylgas aussetzt. Dieses Verfahren scheint auch (Weber 1917) praktische Bedeutung zu gewinnen, wie das Äther-Verfahren von Johannsen oder die Warmbadmethode von Molisch. Weber gelang es auch die Buche Ende Dezember zum Austreiben zu veranlassen. Diese Beobachtung, die meine Ansicht über die stets zu beseitigende Ruhe der Knospen nur bestätigt, nimmt Weber zum Anlaß einer Kritik meines Ausspruches, daß das Winterlicht nicht genügend sei für das Treiben der Buche im Gewächshaus. Das ist nur ein Ausdruck für die Tatsache, daß die Buche austreibt, sobald ich sie im Winter einer größeren, allerdings auch spektral etwas veränderten Lichtmenge aussetze. Die Versuche mit Acetylen ändern doch daran

nichts. Wenn ich sage: das Wasser siedet bei uns bei 100°, so kann mir doch niemand einwerfen, das sei falsch, weil im Gebirge es bei viel niedrigerer Temperatur siedet. Das hängt eben von der Gesamtheit der Bedingungen ab. Weber macht dabei den Fehler, mir den Gedanken zuzuschieben, als wäre das Licht absolut notwendig (1916, I, S. 11). Ich habe doch selbst nachgewiesen (1914, S. 52), daß Zweige sogar im Dunkeln austreiben können, sobald man in ihnen vorher durch Licht die ersten Vorbereitungen erweckt hat. Also erregt das Verhalten der Buche nach Acetylenbehandlung nicht die geringste Überraschung. Da das Licht, wie ich mir vorstelle, wesentlich dazu dient den Stoffwechsel in den Knospen anzuregen, also nur indirekt wirkt (l. c., S. 62), so ergibt sich daraus die Frage, ob es nicht durch andere Mittel ersetzt werden könnte. Ich versuchte das ganze Treiben im Dunkeln mit Hilfe von Asparagin oder Zuckerlösung herbeizuführen; es gelang mir nicht, was nichts dagegen beweist, daß es nicht später in irgendeiner Weise gelingen wird. Weber hat nicht einmal den Versuch gemacht, ob seine Acetylenmethode auch bei völligem Lichtabschluß wirkungsvoll sei; selbst wenn es der Fall wäre, würde es meine Auffassung doch nur bestätigen. Wenn Weber trotz meines Nachweises der Bedeutung der Lichtmenge für die Buche, es vorzieht von einem „Lichtreiz“, ebenso später von einem Nährsalzreiz zu sprechen, so ist das eine rein subjektive Meinungsäußerung. Ich lehne den Ausdruck Reiz für die Wirkung der Außenbedingungen auf die Entwicklung ab, weil nach der bekannten Pfeffer'schen Definition von der „nur auslösenden Wirkung des Reizes“ die entscheidende Bedeutung des Quantitativen nicht klar hervortritt (Klebs 1917, S. 116). Wenn andere Gelehrte den Ausdruck Reiz als einen Kautschuk-Begriff verwenden und über alles und jedes dehnen und spannen, so kann ich darin allerdings keinen besonderen Vorzug erblicken.

Das Problem von der Wirkung der äußeren Bedingungen auf die Rhythmik der Pflanzen kann in zwei Fragen zerlegt werden, indem man einerseits die Bedingungen untersucht, die den Eintritt der Pflanze in die Ruhe, andererseits diejenigen, die den Austritt aus der Ruhe herbeiführen.

Nach meiner Auffassung (1911, S. 47; 1915, S. 31) gehen die wachsenden Triebe allmählich in den Zustand der Ruhe über, sobald irgendein wesentlicher äußerer Faktor wie Wärme, Feuchtigkeit, Nährsalzgehalt, Licht so vermindert wird, daß das Wachstum eingeschränkt wird. Mit der Abnahme des Verbrauches ist eine Zunahme der Speicherung organischer Stoffe verbunden; je stärker diese Speicherung erfolgt, um so mehr wirkt sie hemmend auf den Stoffwechsel, besonders die fermentative Tätigkeit ein; die Knospe

geht zur Ruhe über, d. h. einem äußerst beschränktem Stoffwechsel. Die Tatsachen, die dieser Auffassung zugrunde liegen, sind folgende: 1. eine Einschränkung des Wachstums führt je nach den Bedingungen bald früher bald später bei einer Alge, einem Pilz, einem Farnprothallium, einer Phanerogame zu einer direkt festzustellenden Aufspeicherung von Stärke oder Fett u. dgl.; 2. die Ansammlung der Reaktionsprodukte schränkt die weitere fermentative Tätigkeit stark ein.

Weber geht auf diese Begründung meiner Auffassung nicht weiter ein, bekämpft sie, indem er sich an den Sonderfall hält, daß Verminderung des Nährsalzgehaltes zur Ruhe zwingt. Weber (1916 II, S. 34) bestreitet, daß die Ruhe der Knospen ein Zwangszustand infolge Nährsalzmangels der Umwelt sein könne. Sein wichtigster Gegenbeweis besteht in der Folgerung: wenn ein unterminimaler Nährsalzgehalt die Ruhe herbeigeführt hätte, so wäre es nicht verständlich, warum irgendeine andere Bedingung wie z. B. das Acetylen die Knospe aus der Ruhe erwecken könnte. Weber hat bei seinen Überlegungen zwei wesentliche Dinge nicht beachtet, die seinen Einwand hinfällig machen. Ein absoluter Nahrungsmangel im Boden kann und muß, wie meine Versuche z. B. mit *Pithecolobium* zeigen, zur Ruhe führen; dann wird Zufuhr von Nährsalzen die beste Methode sein die Ruhe aufzuheben. Aber wo hätte ich behauptet, daß eine Buche im Juni aus absolutem Nahrungsmangel ihre Ruheknospen ausbildet? Weber unterscheidet nicht absolut und relativ. Ich habe ausdrücklich in meiner Buchenarbeit auf vier verschiedene Möglichkeiten hingewiesen, wie die Ruhe eintreten kann (1914, S. 68): 1. eine zu geringe Lichtmenge bei genügender Menge von Nährsalzen und C-Assimilaten, 2. eine absolut ungenügende Zufuhr von Nährsalzen bei genügender Lichtmenge und reichlicher C-Assimilation, 3. eine relativ zu geringe Menge von Nährsalzen bei sehr intensiver C-Assimilation, 4. eine zu geringe Menge von Kohlenstoff-Assimilaten nach Erschöpfung des Reservematerials bei ungenügender C-Assimilation trotz großer Lichtmenge. Wenn also im Mai-Juni die Blätter bzw. das Cambium die begrenzte Menge von Nährsalzen in Beschlag nehmen, so kommt von ihnen so wenig zum Vegetationspunkt, daß sein Wachstum beschränkt wird, und das ist um so mehr der Fall, je geringer die Menge ist im Verhältnis zu den organischen Substanzen, besonders den Kohlehydraten, die durch ihr Überwiegen das Wachstum noch weiter einschränken. Deshalb braucht ein absoluter Nährsalzmangel gar nicht einzutreten. Dazu kommt noch der zweite entscheidende Punkt, daß meine Angaben sich auf den Vegetationspunkt beziehen, aber nicht auf die Zweige und den ganzen Stamm, die im Laufe des Sommers doch größere Quantitäten der Salze in sich

aufsammeln können. Der neu erregte Stoffwechsel betrifft doch nicht die Knospen allein, sondern auch den sie tragenden Zweig, und selbst wenn in der Knospe zu wenig Nährsalze vorhanden wären, so würden ihr diese Stoffe von den Stammteilen zuströmen. Es gelang mir nicht (1914, S. 54) isolierte Buchenknospen oder Knospen mit einem kurzen Stammstück (bis zu 10 cm) zum Austreiben zu bringen; das Stammstück mußte länger (25—35 cm) sein (vgl. auch über den Vorteil längerer Stammstücke Porthelm und Kühn 1914, S. 11). Fr. Müller konnte dagegen bei Winterknospen von *Ginjko* mit sehr kurzem Stammstück (1 cm) das Treiben erzielen, während ganz isolierte Knospen bisher versagten. Das verschiedene Verhalten hängt wohl mit der verschiedenen chemischen Zusammensetzung der Knospen zusammen.

Meine Auffassung über die inneren Veränderungen beim Eintritt der Ruhe stellen doch nur einen Versuch dar, eine vorläufige Einsicht anzubahnen; sie kann später sehr wohl durch eine richtigere ersetzt werden. Immerhin fragt es sich, ob denn die von Weber ausgesprochenen Ideen wirklich besser begründet sind. Weber (1916, II, S. 24) befürwortet den Gedanken von Simon (1914, S. 179), daß eine Anhäufung von Spaltungsprodukten, z. B. des oxalsauren Kalkes, das Wachstum des Vegetationspunktes einschränkt. Man erkennt, daß der Gedanke sich in der von mir vorgeschlagenen Richtung bewegt, nur daß Simon es vorzieht, ein Nebengeleise einzuschlagen, indem er an Stelle der Aufspeicherung der lebenswichtigen Reservestoffe diejenige eines Nebenproduktes annimmt. Ich habe zunächst nichts dagegen, daß auch dieses Nebenprodukt eine Rolle spielen könnte, vorausgesetzt, daß mindestens der Nachweis für die Auflösung des Nebenproduktes bei dem Erwachen aus der Ruhe geliefert wird. Von einer solchen Auflösung des oxalsauren Kalkes ist bis jetzt nichts bekannt. Simon spricht auch von der Möglichkeit von „Ermüdungstoxinen“. Weber greift diesen Gedanken auf und überträgt einfach die von Verworn (1913, S. 914) ausgesprochene Ansicht über den Eintritt des Schlafes bei den Menschen auf den Eintritt der Ruhe bei den Pflanzen. Wie der Schlaf so sei auch die Ruhe ein „langhingezogenes relatives Refraktärstadium“. Die Ermüdungsstoffe: Milchsäure, Fettsäuren, komplexe Produkte des anoxydativen Stoffwechsels setzen bei den Elementen der Großhirnrinde die Erregbarkeit stark herab (Refraktärstadium), bis diese bald schneller bald langsamer gegen das Erwachen hin die normale Höhe erreicht. Die kurzen Andeutungen Weber's geben kein klares Bild davon, was er mit diesem etwas abenteuerlichen Vergleich für die Physiologie der Ruhe von Vegetationspunkten gewinnen will. Wie soll auch ein so komplizierter selbst ungenügend analysierter Vorgang in unserem Hirn uns Aufschluß

über die wachsenden Pflanzenzellen geben! Dann wäre es schon besser, den Analogien mit dem Winterschlaf von Tieren nachzugehen (vgl. die ablehnende Bemerkung von Johannsen 1913, S. 519). Der einzige Vergleichspunkt der verschiedenartigen Vorgänge ist die Herabsetzung des Stoffwechsels, die auf sehr verschiedenem Wege erreicht werden kann. Wenn Weber aus Analogie mit dem Schlaf besondere Ermüdungsstoffe in den Knospen annimmt — für die sympodialen Bäume müßte er Tötungstoxine annehmen —, so muß man ihn auffordern, auf irgendwelche tatsächlichen Stützen hinzuweisen. Setzen wir einmal voraus, es gäbe die Ermüdungstoxine, so müßte man also annehmen, daß eine Buchenknospe nach 2—3 wöchentlichem Treiben durch Anhäufung von ihnen zur Ruhe, eine solche von *Ailanthus* nach 2—3 monatlichem Treiben zum Absterben verurteilt wird. Tatsächlich gelingt es, eine solche Knospe der Buche zu 6 monatlichem, diejenige von *Ailanthus* zu $9\frac{1}{2}$ monatlichem Wachstum zu bringen. Das könnte doch nur geschehen, indem durch die Außenbedingungen die Toxine immer wieder zerstört werden. Da es sehr leicht gelingt, durch äußere Faktoren die wachsenden Triebe jederzeit in Ruhe überzuführen, so würde man also beliebig die Anhäufung der Toxine bewirken können. Folglich liegt die eigentliche Entscheidung in der Macht der Außenwelt. Während meine Anschauung uns den nicht wegzuleugnenden Zusammenhang von Außen- und Innenwelt wenigstens ahnen läßt, bleibt er bei den ad hoc erfundenen Ermüdungsstoffen bis jetzt wenigstens unverständlich.

Die zweite wichtige Frage bezieht sich auf die inneren Veränderungen, die die Knospen aus dem Zustande der Ruhe in den des Wachstums überführen. Da nach meiner Auffassung die Ruhe durch Lähmung des Stoffwechsels infolge starker Aufspeicherung von Reservestoffen und durch die damit verbundene Einschränkung der fermentativen Tätigkeit beruht, so ergibt sich als nächste Folgerung, daß die Aufhebung der Ruhe durch eine Steigerung des Stoffwechsels, vermittelt durch eine Steigerung der fermentativen Tätigkeit, bedingt ist. Alle die verschiedenartigsten Mittel, die die Ruhe früher oder später aufheben: Wärme, Feuchtigkeit, das Warmbad (Molisch), Nährsalze (Lakon, Klebs), das Licht (Jost, Klebs), Frost und Trockenheit (Howard), Verwundungen (Weber), Narcotica (Johannsen), Acetylen (Weber), Radium (Molisch), Tabakrauch (Molisch) u. s. w., bewirken eben die notwendige Steigerung des Stoffwechsels. Man muß sich gewiß hüten zu schematisch die Sache aufzufassen. Denn die einzelnen Mittel wirken durchaus nicht gleichmäßig; man muß für jede Pflanze das für sie beste Mittel aussuchen. Selbst für die gleiche Pflanze gibt es kein Allheilmittel, weil ihr Verhalten immer abhängig ist von den vorhergehenden

Wirkungen der gesamten Außenbedingungen, die den jeweiligen Ernährungszustand bestimmen. Wenn O. Kühn (1916) mit Nährsalzen wenig günstige Erfolge bei der Aufhebung der Ruhe von Winterknospen gehabt hat, so ändert das an der Bedeutung der Tatsache nichts, daß durch nährsalzreichen Boden bestimmte Pflanzen gerade zur Zeit der tiefsten Ruhe zum Wachstum zu bringen sind. Ich verweise auf meine Beobachtungen an der schwer treibbaren Eiche und Esche in jenen Versuchen, in denen die Bäumchen Anfang des Winters im Gewächshaus in frischer Erde ausgepflanzt wurden (Klebs 1914; Kp. X). Die allerersten Veränderungen im Innern der Knospen brauchen bei Anwendung der verschiedenen Mittel nicht immer die gleichen zu sein; nur besteht die Wahrscheinlichkeit, daß sie schließlich in der gleichen Richtung wirken, indem durch die Umwandlung des Reservematerials die genügende Menge löslicher Stoffe in dem für das Wachstum geeigneten Konzentrationsverhältnis erzeugt wird.

Schon Sachs (1882, S. 425) hat an die Möglichkeit gedacht, daß in der ruhenden Kartoffel allmählich das Ferment der Diastase entstände, das dann bei der Aufhebung der Ruhe wesentlich mitwirkte. In seinen sorgfältigen chemisch physiologischen Arbeiten hat Müller-Thurgau (1885) die Anschauung begründet, daß die Zunahme an Gehalt von löslichem Zucker sowohl bei der Kartoffel wie auch bei den Baumknospen das Wachstum herbeiführt. In neueren Arbeiten haben Müller-Thurgau und Schneider-Orelli (1910, 1912) den Einfluß des Äthers, des Warmbades auf ruhende Organe untersucht; sie führten den Nachweis, daß durch diese Mittel die Atmung gesteigert wird und sehen in dieser Steigerung den Grund für die Aufhebung der Ruhe. Das stimmt vollständig mit den vorhin geäußerten Anschauungen überein und stützt sie wesentlich. Wenn die beiden Verfasser (1912, S. 442) sich der üblichen Annahme anschließen, daß eine gewisse erbliche Fixierung der Ruhe vorhanden sei, so muß man daran erinnern, daß ihre sehr dankenswerten Versuche doch über diese Frage keinen Aufschluß geben können. Sämtliche Forscher, mit Ausnahme von Späth, begnügen sich immer nur mit Versuchen über die Aufhebung der einmal erfolgten Ruhe; die Versuche berechtigen nicht zu einem Urteil wie die Ruhe entstanden ist. Darüber können nur solche Versuche, wie ich sie angestellt habe, entscheiden, in denen die Bedingungen erkannt werden, die den Vegetationspunkt nicht zur Ruhe kommen lassen.

In seiner Arbeit über die Wirkung des Acethylens lehnt sich Weber (1916, II, S. 20) an die Verworn'sche Theorie an, nach der die Narkose auf einer Hemmung der Atmung beruht, also ein Erstickungsphänomen ist. Äther, ebenso auch Acetylen, sollen in

der ruhenden Knospe eine vorübergehende Hemmung der Sauerstoffatmung bei gleichzeitig fortdauernder anoxydativer Spaltung bewirken und dadurch die Ruheperiode abkürzen. Denn es häufe sich leicht oxydables Material an, was nach Aufhebung der Narkose zu einer Steigerung der Atmung führe, oder es könnten auch in der Narkose Reizstoffe entstehen, die die Wachstumsintensität steigern (l. c., S. 25). Eine solche Hemmung der Atmung ist bis jetzt nicht nachgewiesen worden. Eine Stütze aber für die Anschauung liegt in der von Weber festgestellten Tatsache, daß der Aufenthalt in O-freien Gasen, z. B. Stickstoff, ferner die Behandlung mit atmungshemmenden Substanzen wie Ammoniak und Formaldehyd eine gewisse Verkürzung der Ruheperiode bei *Syringa* bewirkt. Würde sich diese Auffassung bestätigen, so würde sie doch ganz in den allgemeinen Rahmen meiner Auffassung hineinpassen. Weber meint, daß auch die Wirkung des Warmbades von Mollisch, ebenso die von Kälte und Trockenheit, sogar von höherer Temperatur (gegen 40°!) in einer ähnlichen Hemmung der Atmung bestehe. Dagegen weist er selbst darauf hin, daß Verwundungen, die die Ruhe abkürzen können, anders wirken müssen, indem durch sie direkt eine Steigerung der Atmung hervorgerufen wird. Die Erstickungstheorie paßt gar nicht auf die Wirkung feuchter, warmer (25—30°) Dunkelheit, wie bei der Eiche, bei *Ailanthus*, oder auf die Wirkung der Versetzung in frische nährsalzreiche Erde, oder auf die des Lichtes. Wir werden uns vorläufig mit der Vorstellung begnügen müssen, daß all die verschiedenen Außenfaktoren in ihren Wirkungen das Gemeinsame haben, den in der Ruhe trägen Stoffwechsel so zu steigern, daß das Wachstum möglich wird. Auf's Engste hängt damit die Frage zusammen, wie die Faktoren auf die fermentative Tätigkeit wirken. In seiner neuesten wichtigen Arbeit hat Howard (1915, V) diese Frage experimentell untersucht.

Zunächst stellte Howard fest, die Resultate von Müller-Thurgau und Schneider-Orelli bestätigend und erweiternd, daß Zweige, die mit Frost oder Trockenheit oder Äther behandelt wurden, gegenüber unbehandelten Kontrollzweigen eine deutlich gesteigerte Atmung aufwiesen. Diese Steigerung war am auffälligsten in der Zeit von Dezember und Januar, in der die Behandlung auch die Ruheperiode abkürzte, während am Anfang oder gegen Ende der Ruheperiode kein merklicher Einfluß auf die Atmung beobachtet werden konnte. Howard untersuchte dann weiter, wie sich die Fermente nach der Behandlung verhalten. Nach einer solchen mit Frost, Trockenheit, mit dem Warmbad, mit Äther, einem Alkoholbad, verdünnter Salzsäure, nach mechanischen Verletzungen zeigte sich allgemein eine deutliche Steigerung der diastatischen Tätigkeit im Vergleich zu den nichtbehand-

delten Zweigen (l. c., S. 56). Ebenso ließ sich das Gleiche für die proteolytischen und fettsplaltenden Fermente nachweisen, und es ließ sich auch eine deutliche Zunahme von Oxydasen feststellen. Ferner wurde eine Zunahme an reduzierenden Stoffen (Zucker) beobachtet. Wenn auch, wie Howard selbst hervorhebt, die Bestimmungen von Fermenten mit mancherlei Unsicherheiten verbunden sind, so sprechen doch die von ihm gefundenen Tatsachen in ihrer Gesamtheit für den Gedanken, daß bei der Aufhebung der Ruhe eine Steigerung der fermentativen Tätigkeit wesentlich beteiligt ist.

Howard hat sich seit einer Reihe von Jahren mit der Ruheperiode beschäftigt und in mehreren Arbeiten (1910, 1915, I—V) die Resultate seiner ausgedehnten Versuche über amerikanische Pflanzen: Bäume, Sträucher, Knollen- und Zwiebelgewächse veröffentlicht. Es gab viele Arten unter diesen Pflanzen, deren Ruheperiode trotz der angewendeten Mittel relativ spät oder gar nicht aufzuheben war. Ich kenne aus zahlreichen Erfahrungen, wie solche Versuche an manchen Pflanzen mißlingen. Wie vorsichtig man in der Bewertung solcher negativer Resultate sein muß, zeigt das Verhalten unserer Buche, bei der ich, ebenso wie zahlreiche andere Forscher, vergeblich versucht hatte, die Ruhe aufzuheben, bis es schließlich doch gelang. Ein neues, sehr lehrreiches Beispiel für die Unrichtigkeit von Schlüssen, die aus negativen Resultaten gefolgert werden, ist die Keimung der Samen unserer Mistel (*Viscum album*). Ein so vortrefflicher Physiologe wie Wiesner hatte sich seit Jahren mit der Keimung dieser Samen, die nur im Licht stattfindet, beschäftigt. Er konnte die Ruhezeit etwas abkürzen, aber doch so wenig, daß er von einer erblichen Ruhe sprach. Heinricher (1912), der seit längerer Zeit die Kultur und Entwicklung der Mistel verfolgt hat, konnte nach mancherlei Versuchen die Samen während des Winters zu lebhafter Keimung bringen, ohne aber die Ruhe ganz aufzuheben. Endlich gelang es diesem Forscher doch (1916, S. 174), durch geeignete Kombination von Feuchtigkeit, Licht und Temperatur die Keimung der Samen sofort nach der Reife herbeizuführen.

Man erkennt daraus, wie es oft jahrelanger Arbeit, zahlloser Versuche mit allen nur denkbaren Kombinationen der äußeren Bedingungen bedarf, um zum Ziele zu kommen. Man kann nicht mißtrauisch genug sein gegen alle die noch heute in Lehr- und Handbüchern oder in sonstigen Arbeiten der Botanik angeführten Behauptungen über erblich fixierte oder autonome Lebensvorgänge. Erblich fixiert ist die spezifische Struktur mit allen ihren zahllosen Potenzen; alles was sich tatsächlich entwickelt, d. h. verwirklicht wird, geschieht unter der notwendigen unmittelbaren oder mittelbaren Einwir-

kung der Außenwelt. Das ist die von allem überflüssigem Beiwerk gereinigte Lehre wahrer Epigenesis, deren Bedeutung weniger darin liegt, jetzt schon für irgendeinen Lebensvorgang eine fertige Erklärung zu liefern, die doch nur hypothetisch sein kann, als vielmehr den richtigen ungemein aussichtsreichen Weg zu bereiten für die allmähliche aber sichere Bewältigung des Problems. Allerdings, wenn man denkt an die Formbildungen, deren unerschöpfliche Mannigfaltigkeit durch die Morphologie, die Anatomie offenbart wird, wenn man denkt an alle die physiologischen Vorgänge, die damit verknüpft sind, so kann man wohl erschreckt und entmutigt werden vor der erdrückenden Fülle des noch Unerforschten, Unverständlichen und Geheimnisvollen. Der Einzelne, ja eine ganze Generation, kann auf diesem Wege nur sehr langsam vorrücken, aber die Wissenschaft hat unbegrenzte Zeit für sich, unbeirrt durch vieles vergebliche Bemühen sich doch dem Ziele zu nähern, die Pflanzen in ihrer ganzen Entwicklung so zu beherrschen wie Chemie und Physik die Welt des Anorganischen.

Literatur.

- Büsgen, M. Bau und Leben unserer Waldbäume, Jena 1897.
 Driesch, H. Philosophie des Organischen, Bd. I, Leipzig 1909.
 Goebel, K. Organographie der Pflanze, 2. Aufl., I, Jena 1913.
 — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.
 Heinricher, E. Samenreife und Samenruhe der Mistel und die Umstände, welche die Keimung beeinflussen. Sitz. Wiener Akad. I 121, 1912.
 — Über den Mangel einer durch innere Bedingungen bewirkten Ruheperiode bei den Samen der Mistel, Sitz. Wiener Akad. I 125, 1916.
 Howard, W. L. An Experimental Study of the Rest Period in Plants, I Report 1910; II, III, IV, V Report 1915, Research Bull. Univ. Missouri, Agric. Exper. Station Columbia.
 Johannsen, W. Ruheperiode; Handb. Naturw. VIII, 1913.
 Jollos, V. Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biolog. Zentralbl. 1916.
 Kant, J. Kritik der praktischen Vernunft; 4. Aufl., Riga 1797.
 Klebs, G. Zur Physiologie der Fortpflanzung, Biolog. Zentralbl. 1889.
 — Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze, III. Jahr. für wiss. Bot. XXXV, 1900.
 — Willkürliche Entwicklungs-Änderungen bei Pflanzen, Jena 1903.
 — Probleme der Entwicklung, Biolog. Zentralbl. 1904.
 — Über Variationen der Blüte, Jahr. f. wiss. Bot. 1905.
 — Alterations in the development and forms of plants as a result of environment; Roc. Roy. Soc. Vol. 82, 1910.
 — Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanze, Heidelb. Akad. 1911.
 — Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen, Biolog. Zentralbl. 1912.
 — Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen, Heidelb. Akad. 1913.
 — Über das Treiben der einheimischen Bäume speziell der Buche, Abhandl. Heidelb. Akad. 1915.

- Klebs, Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten, Jahr. f. wiss. Bot. 1915.
— Zur Entwicklungs-Physiologie der Farnprothallien, I. Teil Heidelb. Akad. 1916, II. Teil Heidelb. Akad. 1917.
- Kniep, H. Über rhythmische Lebensvorgänge bei den Pflanzen, Naturwiss. 1915.
- Kühn, O. Das Austreiben der Holzgewächse und seine Beeinflussung durch äußere Faktoren, Jahr. f. wiss. Bot. 1915, Bd. 57.
- Küster, E. Über Zonenbildung in kolloidalen Medien, Jena 1913.
- Lakon, G. Die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze, Zeit. f. Bot. IV, 1912.
— Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen, Biolog. Zentralbl. 1915.
- Mogk, W. Untersuchungen über Korrelationen von Knospen und Sprossen. Arch. f. Entw.-Mech. 1914.
- Molisch, H. Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen, Jena 1909.
- Müller-Thurgau, H. Beitrag zur Erklärung der Ruheperiode bei Pflanzen, Landw. Jahrb. 1885.
— und Schneider-Orelli, O. Beiträge zur Kenntnis der Lebensvorgänge in ruhenden Pflanzenteilen, I. Flora 1910, II. Flora 1912.
- Pfeffer, W. Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875.
— Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., I. Leipzig 1897, II. 1901—1904.
- Portheim, L. von und Kühn, O. Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse, Oestr. bot. Zeitschr. 1914.
- Raciborski. Über die Verzweigung, Ann. Jard. bot., Buitenzorg 1901.
- Sachs, J. Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., Leipzig 1874.
— Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882.
- Simon, S. Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume, Jahr. f. wiss. Bot. 1914.
- Späth, H. Der Johannistrieb, Berlin 1912.
- Stoppel, Rose und Kniep, H. Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten, Zeit. f. Bot. 1911.
- Stoppel, Rose. Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von verschiedenen Außenfaktoren, Zeit. f. Bot. 1916.
- Volkens, G. Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin 1912.
I. Weber, Friedl. Über das Treiben der Buche, Ber. bot. Gesellsch. 1916.
II. — Über ein neues Verfahren Pflanzen zu treiben: Acetylen-Methode, Sitz. Wiener Akad. I 125, 1916.
III. — Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse, Sitz. Wiener Akad. I 125, 1916.
— Frühreiben mit Acetylen, Möller's deutsche Gartenz. 1917.
- Winkler, H. Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg, Ann. Jard. bot., Buitenzorg 1906.
- Woodruff, L. Two thousand generations of *Paramaccium*, Arch. f. Protist, 1911.
— und Erdmann. A normal periodic reorganisation process without cell fusion in *Paramaccium*, Journ. of exp. Zool., 1911.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [37](#)

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

Artikel/Article: [Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen.
373-414](#)