

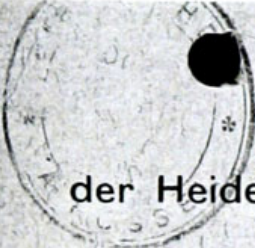
- Beispielhafter Auszug aus der digitalisierten Fassung im Format PDF -

Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen

Georg Klebs

Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib (www.BioLib.de).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie (ViFaBio) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](#) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.


Sitzungsberichte
der Heidelberger Akademie der Wissenschaften
Stiftung Heinrich Lanz
Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

==== Jahrgang 1911. 23. Abhandlung. ====

Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen

von

1857 - 1918
Georg Klebs
in Heidelberg

Eingegangen am 8. August 1911

Bibliothek
der
Kaiserl. Leopold.-Carolinisch
Deutschen
Akademie der Naturforsch



Bibliothek Plesse

-Geschichte Biologie-

Nr. 42 A

Heidelberg 1911

Carl Winter's Universitätsbuchhandlung



Carl Winter's Universitätsbuchhandlung in Heidelberg.

Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften

(Stiftung Heinrich Lanz)

Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse.

Veröffentlichte Arbeiten:

(Die hinter dem Titel in Klammern stehenden Zahlen bezeichnen Jahrgang und Nummer der Sitzungsberichte.)

ARNOLD, JULIUS. Über feinere Strukturen und die Anordnung des Glykogens in den Muskelfaserarten des Warmblüterherzens. (1909, 1.) 34 S. mit zwei kol. Tafeln. 2,— Mk.

— Über Nierenstruktur und Nierenglykogen. (1910, 10.) 24 S. mit einer Tafel. 1,20 Mk.

— Über die Resorption „vitaler“ Farbstoffe im Magen und Darmkanal. (1911, 14.) 20 S. mit 1 Tafel. 1,— Mk.

BECKER, A. Über die Abhängigkeit der Kathodenstrahlabsorption von der Strahlgeschwindigkeit. (1910, 19.) 16 S. —,60 Mk.

— Über die Diffusion leuchtender Metalldämpfe in Flammen und über die Lichtemissionszentren dieser Dämpfe. I. Teil. Meßmethode und deren Theorie. (1911, 7.) 20 S. mit 3 Abbildungen. —,75 Mk.

— und H. BAERWALD. Zur Kenntnis der Elektrizitätsträger in Gasen: Über die durch Kathodenstrahlen erzeugten Elektrizitätsträger. (1909, 4.) 27 S. mit 9 Abbildungen. 1,— Mk.

BEST, FRANZ, und O. COHNHEIM. Zur Physiologie und Pathologie der Magenverdauung. (1910, 23.) 12 S. —,50 Mk.

BOEHM, KARL. Axiome der Arithmetik. (1911, 13.) 11 S. —,40 Mk.

CAAN, ALBERT. Über Radioaktivität menschlicher Organe. (1911, 5.) 44 S. mit 5 Abbildungen und 1 Tafel. 1,50 Mk.

CANTOR, MORITZ. Karl Wilhelm Feuerbach. (1910, 25.) 18 S. —,75 Mk.

COHNHEIM, OTTO, und DIMITRI PLETNEW. Über den Gaswechsel der glatten Muskeln. (1910, 22.) 18 S. —,70 Mk.

— und GG. MODRAKOWSKI. Zur Wirkung von Morphinum und Opiumpräparaten (Pantopon) auf den Verdauungskanal. (1911, 6.) 18 S. —,75 Mk.

CURTIUS, THEODOR, und HARTWIG FRANZEN. Aldehyde aus grünen Pflanzenteilen. (1910, 20.) 13 S.

DECHEND, H. v., und W. HAMMER. Über Kanalstrahlen. (1910, 21.) 30 S. 1,20 Mk.

DITTRICH, M., u. W. EITEL. Über Verbesserungen der Ludwig-Sipöczschen Wasserbestimmungsmethode in Silikaten. (1911, 21.) 11 S. mit 1 Abbildung. —,50 Mk.

ENGLER, C., und W. BECKER. Die Bildung der Erdalkaliperoxyde. (1910, 15.) 11 S. —,50 Mk.

FRANZEN, HARTWIG. Über die Bildung der Aminosäuren in den Pflanzen und über die Einwirkung von Formaldehyd auf Cyankalium. [I. Theoretischer Teil.] (1910, 9.) 54 S. 1,80 Mk.

— — II. Teil. (1910, 29.) 38 S. 1,30 Mk.



Sitzungsberichte
der Heidelberger Akademie der Wissenschaften
Stiftung Heinrich Lanz
Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse
Jahrgang 1911. 23. Abhandlung.

Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen

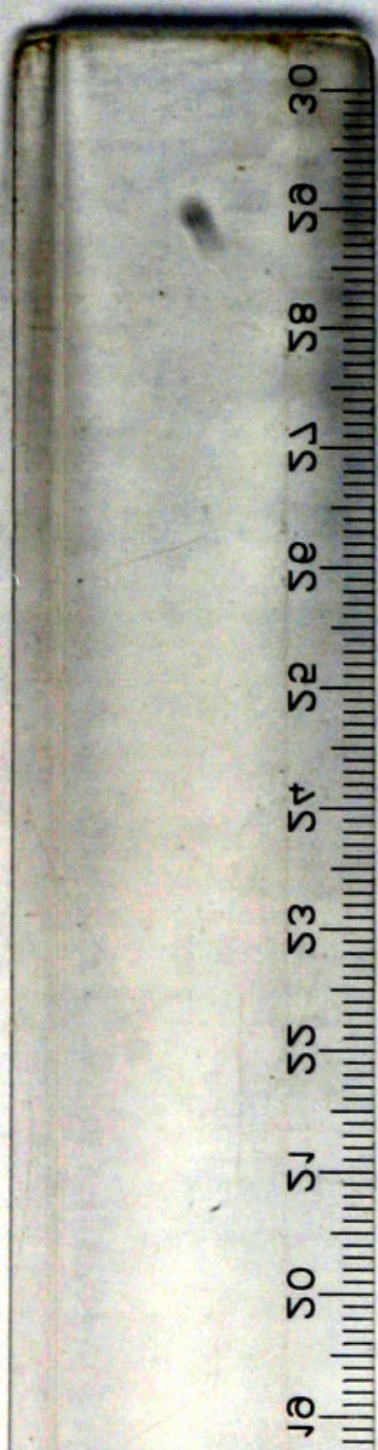
von

Georg Klebs
in Heidelberg

Eingegangen am 8. August 1911



Heidelberg 1911
Carl Winter's Universitätsbuchhandlung



In allen Gegenden der Erdoberfläche mit deutlich ausgeprägtem Wechsel des Klimas zeigt die Pflanzenwelt einen entsprechenden Wechsel der Entwicklung. In der kalten Zeit der temperierten Zonen oder in der trockenen Zeit tropischer Zonen geht die Pflanzenwelt in einen Ruhezustand über, während in der warmen bzw. feuchten Zeit das Wachstum lebhaft vor sich geht. Unter Ruhe wird hier der Stillstand der Entwicklung verstanden, während andere Lebensprozesse, wie die Atmung und dergleichen, niemals aufhören, solange die Pflanze überhaupt lebendig bleibt. Bei der Entwicklung selbst können wir unterscheiden: die erste Anlage der neuen Organe, die gewöhnlich sehr langsam und mit geringer Längenzunahme erfolgt, und die eigentliche Streckung, auf der die leicht sichtbare Vergrößerung beruht. Wenn ich im folgenden vom Wachstum rede, so meine ich in erster Linie die Streckung der vegetativen Organe.

Der Eintritt in den Ruhezustand ist in unserer Zone durch den Laubabfall gekennzeichnet. Nach GARCKES Flora von Deutschland gibt es, abgesehen von den Koniferen, 112 dikotyle Baumarten, die sämtlich im Herbst ihr Laub abwerfen; von den 108 größeren Sträuchern sind nur vier im Winter immergrün (*Ilex aquifolium*, *Buxus sempervirens*, *Hedera Helix*, *Ledum palustre*). Schon wesentlich verändert sind die Verhältnisse, wenn wir nach Japan gehen, einem Gebiet mit ausgesprochenem Wechsel von Sommer und Winter, aber mit allmählich steigender Wintertemperatur von der nördlichen Insel Hokkaido bis zur Südspitze von Kiushiu, wo bereits ein subtropisches Klima herrscht. Auf Hokkaido überwiegen noch die laubabwerfenden dikotylen Bäume, in den Wäldern des südlichen Kiushiu dagegen immergrüne Eichen, Lauraceen usw. Noch auffallender ist die Vorherrschaft der immergrünen Bäume in tropischen Gegenden. In Ceylon zeigt das Klima noch eine deutliche Periodizität, da in

den Monaten Februar, März trockne Hitze, April Mai feuchte Hitze vorwaltet, während in den übrigen acht Monaten reichlicher Regenfall erfolgt. Nach den gründlichen Untersuchungen von WRIGHT (1905, S. 463) sind von 650 einheimischen Baumarten 560 immergrün; die laubabwerfenden sind auf 14% reduziert. In Java sinkt die Zahl noch weiter, da nach den langjährigen Forschungen von KOORDERS (1908) unter 1200 einheimischen Baumarten nur noch 65 (also 5%) laubabwerfend sind. Diese 65 Spezies finden sich dabei fast ausschließlich in den niederen Regionen von Ost- und Mitteljava, wo eine deutliche Trockenzeit im Sommer herrscht. Die Baumvegetation von Westjava (ohne ausgesprochene Trockenzeit) setzt sich wesentlich nur aus immergrünen Pflanzen zusammen. Diese Tatsachen weisen deutlich genug darauf hin, daß der Laubabfall der Bäume in engstem Zusammenhang mit der Beschaffenheit des Klimas steht.

Merkwürdigerweise wurde dieser Zusammenhang bezweifelt auf Grund von Beobachtungen in den Tropen, besonders in dem botanischen Garten von Buitenzorg (Westjava). Der frühere Direktor, der ausgezeichnete Forscher TREUB (1887), machte zum ersten Male auf das Verhalten tropischer Bäume aufmerksam, die trotz des gleichmäßigen Klimas einen Wechsel von Ruhe und Wachstum zeigen. Solche Gewächse schienen eine Periodizität aus rein inneren Gründen zu besitzen. Diese Auffassung wurde auch durch HABERLANDT (1893, S. 121) lebhaft unterstützt und auf die Pflanzen der temperierten Zonen übertragen. Er spricht den Satz aus: „Nur solche Holzgewächse, welche von vornherein eine solche Periodizität aufweisen, konnten sich in unserem Klima dauernd erhalten.“ Am ausführlichsten hat sich SCHIMPER in seinem berühmten Werk über die Pflanzengeographie (1898) mit dem Problem beschäftigt. Er kommt zu dem allgemeinen Resultat (S. 262), daß das Pflanzenleben sich in einem notwendigen Rhythmus von Ruhe und Bewegung vollziehe, der im Wesen des Organismus und nicht in den äußeren Bedingungen begründet sei. SCHIMPER beruft sich auf folgende Erscheinungen des Tropenlebens:

1. In dem immer feuchten Tropengebiet finden sich Holzgewächse, die ohne jede Beziehung zur Jahreszeit in größeren oder geringeren Intervallen ihr Laub abwerfen.

2. Die einzelnen Individuen der gleichen Baumspezies können

sich zu ganz verschiedenen Jahreszeiten unter den gleichen äußeren Bedingungen entlauben und belauben.

3. Die Zweige bzw. Zweigsysteme des gleichen Baumes verhalten sich zu der gleichen Zeit ganz ungleichartig; die einen können ruhen, sogar entlaubt sein, während andere in lebhafter Wachstumstätigkeit begriffen sind.

4. Bäume aus temperierten Zonen zeigten in dem immer feuchten Berggarten von Tjibodas (Java) im Dezember und Januar mannigfache Stadien sommerlicher Belaubung und Fruchtbildung, andererseits winterlicher Ruhe und Kahlheit.

Alle diese Tatsachen können nach SCHIMPER nur durch die Annahme erklärt werden, daß die Pflanzen eine von dem Klima unabhängige, notwendige innere Periodizität besitzen.

Von ganz anderen Gesichtspunkten aus bin ich zu demselben Problem der Ursachen periodischer Entwicklung geführt worden. Schon bald nach dem Erscheinen des SCHIMPER'schen Werkes habe ich (1903, S. 129) die allgemeine Gültigkeit seiner Anschauungen bestritten und — wie ich auch heute meine — widerlegt. Es handelt sich hier um sehr verwickelte Erscheinungen des Pflanzenlebens, die in sehr mannigfachen und vielfach noch unerforschten Beziehungen zur Außenwelt stehen. Bei Gelegenheit eines Winteraufenthaltes in Buitenzorg habe ich mich eingehender mit den hierhin gehörigen Fragen beschäftigt, und ich möchte an dieser Stelle meine Anschauungen über sie kurz darlegen.

Ich ergreife die Gelegenheit, um meinen wärmsten Dank allen den Herren auszusprechen, die bei der Verwaltung des Gartens von Buitenzorg beteiligt sind, und die mit größter Bereitwilligkeit und nie versagender Liebenswürdigkeit meine wissenschaftlichen Bestrebungen unterstützt und gefördert haben. Ganz besonders Dank schulde ich dem Direktor des Departements, Herrn LOVINCK, dem Direktor des Gartens, Herrn KONINGSBERGER, dem Vorsteher des Fremdenlaboratoriums, Herrn VON FABER. Nach dem Weggange von TREUB ist in Deutschland vielfach die Befürchtung laut geworden, daß der Garten von Buitenzorg wesentlich nur den Aufgaben der Praxis dienen werde. Ich möchte um so mehr hier hervorheben, daß die Verwaltung in allen Beziehungen bestrebt ist, die durch TREUB begründete Bedeutung des Buitenzorger Gartens als eines der wichtigsten wissenschaftlichen Tropeninstitute dauernd zu erhalten.

Für die Erörterung der Fragen nach dem Vorkommen und den Ursachen des rhythmischen Wechsels von Ruhe und Wachstum will ich unterscheiden:

- I. Das Verhalten krautartiger Pflanzen aus temperiertem periodischem Klima.
- II. Das Verhalten holziger Pflanzen aus temperiertem periodischem Klima.
- III. Das Verhalten tropischer Pflanzen.
- IV. Die Bedingungen der Ruhe und des Wachstums bei tropischen Bäumen.
- V. Über das Blühen tropischer Bäume.

I. Das Verhalten krautiger Pflanzen aus temperiertem periodischem Klima.

Die entscheidenden Tatsachen, die die allgemeine Gültigkeit des SCHIMPER'schen Satzes verneinten, entstammten zunächst meinen Untersuchungen über den Entwicklungsgang einiger Algen und Pilze. Die jahrelang fortgesetzten Kulturen lehrten unzweifelhaft, daß bei diesen Organismen irgend ein Wechsel von Ruhe und Bewegung nicht notwendig ist. Denn sobald man die Bedingungen für das vegetative Wachstum kennt und praktisch verwirklichen kann, muß der betreffende Organismus beständig weiter wachsen; er kann nicht zur Ruhe kommen, er fließt un-
aufhörlich dahin, gleichsam wie ein Strom mit konstantem Gefälle. Das ist nicht eine Eigentümlichkeit niederer Organismen. Vielmehr ließen sich auch höhere Pflanzen in gleicher Weise zu einem solchen jahrelang dauernden Wachstum bringen, wie z. B. *Glechoma hederacea*, *Fragaria lucida* u. a. (1903, S. 35). Folglich existiert keine allgemeine Regel, nach der der pflanzliche Organismus eine Zeitlang ruhen müßte.

In unserem Klima machen alle Gewächse mehr oder weniger im Winter eine Ruheperiode durch, und es war bekannt, daß gewisse Arten von Knollen- und Zwiebelpflanzen sich nicht durch höhere Temperatur im Herbst zum Treiben bringen lassen. Die Meinung, daß die Mehrzahl unserer Pflanzen eine solche einigermaßen fixierte Ruheperiode besitzt, erwies sich aber als irrig. In den Jahren 1901—1903 habe ich eine ganze Anzahl per-

ennierender und zweijähriger Gewächse während des Winters im warmen Gewächshaus kultiviert (1903, S. 129) und in beständigem Wachstum erhalten. Neue Versuche sind in den Wintern 1903/04, 1904/05, 1909/10 von mir ausgeführt worden; die Tabellen VI—IX am Schluß der Arbeit geben einen kurzen Bericht über die Resultate. Weitaus die Mehrzahl der untersuchten Gewächse treibt am Anfang des Winters bei höherer Temperatur aus; sie besitzen keine irgendwie fixierte Ruheperiode. Eine kleinere Anzahl treibt erst später im Januar oder Februar oder erst im März aus. Unter den Gewächsen, die sich in der ersten Winterhälfte in dieser Weise ruhend verhielten, hebe ich mit Rücksicht auf spätere Versuche folgende hervor: *Lysimachia vulgaris*, *Aspidium filix mas*, *Iris pumila*. Eine auffallend feste Ruheperiode besitzen die Rhizome von Polygonatumarten. Jeder Fall einer solchen ruhenden Pflanze verlangt eine spezielle Untersuchung, um die äußeren Mittel zu finden, durch die die Ruheperiode beseitigt oder verkürzt werden kann. Mehrfach habe ich mit Erfolg durch Verletzungen ein früheres Treiben veranlaßt. Wohl am auffallendsten ist das Verhalten der Winterknospen von *Hydrocharis Morsus ranae*, die durch Wärme am Anfang des Winters nicht aus ihrer Ruhe erweckt werden können. Sie keimen aber sofort (schon im Oktober) aus, sobald man die Knospe in zwei Hälften teilt; beide Teile können sogar zum Wachstum übergehen.

Die im Winter wachsenden Pflanzen zeigen mancherlei Abweichungen gegenüber dem sommerlichen Wachstum. Es erklärt sich dieser Unterschied aus der Kultur im warmen, feuchten, dabei lichtarmen Gewächshaus. Ein optimales Wachstum kann nur erfolgen, wenn alle notwendigen äußeren Bedingungen in einem gewissen Verhältnis ihrer Intensitäten stehen. Eine einseitige Steigerung eines einzelnen Faktors bewirkt weder bei dem Wachstum noch bei anderen Lebensvorgängen eine Förderung. Es ist seit den Untersuchungen LIEBIGS längst bekannt, daß eine einseitige Düngung mit einem notwendigen Nährsalz, z. B. einer Stickstoff- oder Phosphorverbindung, nicht immer Nutzen bringt. Vielmehr wird der Ertrag an Pflanzensubstanz durch jenes Nährsalz bestimmt, das in geringster Menge vorkommt. Nach den wichtigen Ausführungen von BLACKMAN (1905) gilt diese Regel des Minimums auch für andere Faktoren, wie Temperatur, Feuchtigkeit, Licht, CO₂-Gehalt der Luft. Der in geringster In-

tensität vorhandene Faktor bestimmt die Intensität des Lebensvorganges; er erscheint als einschränkende (limiting) Bedingung. Dazu kommt, daß, wenn gewisse Faktoren, z. B. die Temperatur oder der CO₂-Gehalt, über eine gewisse Grenze hinaus gesteigert werden, direkt schädliche Einflüsse ausgeübt werden.

Bei den im Winter wachsenden Pflanzen ist die Temperatur einseitig gesteigert; sie fördert neben dem Wachstum gerade die stoffzerstörenden Prozesse, in erster Linie die Atmung, während der stoffaufbauende Prozeß der Assimilation nur in relativ geringer Intensität stattfinden kann, und das macht sich selbst bei Pflanzen bemerkbar, die reichlich Reservestoffe gespeichert haben. Die Temperatur kann sich auch bei manchen Pflanzen unserer Zone der maximalen schädlichen Grenze nähern. Bei den Versuchen (Winter 1904/05) im Viktoriahaus, wo die Temperatur meist unter 20° blieb, wuchsen die Pflanzen besser als im Gewächshaus des Institutes, wo die Temperatur sich meist über 20° hielt. Auch die große Feuchtigkeit in den Gewächshäusern übt ihren Einfluß aus; denn sie bedingt einen hohen Wassergehalt, damit ganz veränderte Konzentrationsverhältnisse der gelösten Stoffe. Alles dieses wirkt zusammen, um die Wachstumsbedingungen während des Winters wesentlich gegenüber denen des Sommers zu verändern. Je nach ihrer spezifischen Natur reagieren die Pflanzen in verschiedener Weise auf solche Änderungen. Einige Hauptfälle will ich hier anführen.

1. Die Pflanzen wachsen während des Winters nur in Form kriechender Sprosse und kommen nicht zur Bildung aufrechter Stengel, so z. B. *Glechoma hederacea*, *Mimulus luteus*, *Ranunculus Lingua* u. a.

2. Die Pflanzen (besonders zweijährige) wachsen nur in Form von Rosetten; sie werden während des Winters so verändert, daß sie sich nicht einmal im kommenden Sommer zu aufrechten blütentragenden Sprossen erheben können: so bei der Zuckerrübe, *Cochlearia officinalis*, *Digitalis purpurea* u. a.

3. Die Pflanzen bilden aufrechte Sprosse, die aber nach einiger Zeit absterben und durch neue Sprosse aus der Basis des Stammes ersetzt werden: so *Veronica longifolia*, *Polygonum amphibium*.

Als ich den Plan faßte, nach Buitenzorg zu gehen, nahm ich mir vor, die Resultate meiner Versuche dadurch nachzuprüfen, daß ich einige mir wohl bekannte europäische Pflanzen

... und die nächsten 10 Seiten ...
... and the next 10 pages ...

SMITH daraus die Tatsache, daß die Produktion an Teeblättern in Ceylon abnimmt bei Eintritt der sonnenarmen, regenfeuchten Zeit im Juli und August. Es ist möglich, daß im immer feuchten Urwald von Tjibodas die namentlich im Schatten lebenden Gewächse zeitweise durch geringe Transpiration in ihrem Wachstum eingeschränkt werden. Für Buitenzorg, wo in den Vormittagsstunden doch meist direkte Sonne wirksam ist, würde man nur zugeben, daß Zweige innerhalb der schattigen Baumkrone und an der sonnigen Peripherie ungleich transpirieren und dadurch ungleiche Mengen von Nährsalzen erhalten.

In allen jenen Fällen, wo starke Trockenheit des Bodens herrscht, wird Mangel an Wasser und Schwierigkeit der Nährsalzaufnahme notwendig zusammenwirken. In meinen Versuchen mit Topfpflanzen ließ sich aber der Mangel des Wassers ausschalten, da sie in der ganzen Zeit reichlich Wasser erhielten. Um so deutlicher trat der Einfluß des Nährsalzmangels hervor, der eine Folge der kleinen Menge Erde und der Erschöpfung durch das schon über ein Jahr dauernde Wachstum der Pflanzen war.

Unter solchen Umständen konnten Pflanzen wie *Albizzia moluccana*, *stipulata*, *Pteroloma triquetrum* beständig fortwachsen. Wir müssen daraus schließen, daß ihre Ansprüche an den Nährsalzgehalt des Bodens nur gering sind. Dagegen zeigte sich der Einfluß in der Verringerung der Wachstumsgeschwindigkeit und vor allem in der Größe der Blätter (nach vergleichenden Messungen von Exemplaren im Topf sowie im Garten). Andere Arten, wie *Tectona grandis*, *Terminalia catappa*, *Schizolobium excelsum*, *Ficus elastica*, hätten unter den Bedingungen des Klimas ständig wachsen sollen; sie zeigten aber nach Entfaltung einiger Blätter auffallende Ruhepausen.

Der erste Weg, diese Ruhe zu beseitigen, bestand, wie wir gesehen haben, darin, die Pflanzen zu entblättern. Durch diesen mit Verletzungen verbundenen Vorgang, der zugleich auch die Korrelationen der Organe stets ändert (siehe JOST, 1908, S. 396), wurde ein neuer Wachstumsreiz ausgeübt, und wir können uns wenigstens vorstellen, daß die durch die Verwundung erregten Stoffwechselprozesse (vgl. PFEFFER, II, S. 155) einen lebhaften Strom von löslichen Substanzen, darunter auch Nährsalzen, aus den älteren Teilen nach den jüngeren veranlaßt haben, bis wieder eine gewisse Erschöpfung eintrat. Die Nährsalze aus dem Boden

konnten wegen ihrer geringen Menge nur langsam aufgenommen werden und sammelten sich dann wieder allmählich an. Einen direkteren Beweis für die Wirkung der Nährsalze lieferten die Versuche, in denen den Topfpflanzen neue Salze zugeführt wurden. Ich habe mit einigen Arten solche Versuche angestellt. Die Töpfe standen in einer vor Regen geschützten Veranda und sie wurden mehrere Wochen mit 0,1 % Knoplösung, dann mit 0,05 %, schließlich wieder mit Wasser begossen. Einige Beispiele will ich anführen:

Tectona grandis.

Nicht mehr wachsend; 6./XII. 0,1 Knoplösung; 14./XII. neu treibend; 21./XII. 0,05 Knoplösung; Blätter lebhaft wachsend, viel größer als vorher (alte Blätter 8—11 cm, neue 16—17 cm). Am 9./XII. wieder Stillstand des Wachstums; Entblätterung, in den nächsten Tagen neues Treiben bis 14./II. (Ende des Versuches).

Sterculia macrophylla.

Nicht treibend; 27./X. entblättert; 4./XI. die ersten Blättchen; am 2./XII. Blattschub ausgewachsen; 6./XII. 0,1 Knoplösung; 14./XII. neues Treiben; am 25./XII. 0,05 Knoplösung; Wachstum bis 4./I.; 11./I. entblättert; 22./I. Wasser; bis 5./II. ein dritter neuer Blattschub.

Petraea volubilis.

Nicht treibend; 14./XII. 0,1 Knoplösung; 25./XII. 0,05; 25./XII. junge Blätter (größer werdend als bei den anderen Topfexemplaren); 11./I. ausgewachsen; 11./I. entblättert; 19./I. neue Blätter; 5./II. noch einmal entblättert; 14./II. neue Blätter.

Hevea brasiliensis.

Nicht treibend; 14./XII. 0,1 Knoplösung; 22./XII. 0,05 Knoplösung; 9./I. neues Treiben; Wachstum bis 5./II.

Der Zusatz von Nährsalzlösung wirkt also wie die Entblätterung, nur sehr viel günstiger, weil die Blätter stärkeres Wachstum zeigen. Auch die darauffolgenden Entblätterungsversuche gelangen besser; so konnte ein Exemplar von *Petraea* in dem Zeitraum von zwei Monaten dreimal zur Entwicklung neuer

Triebe veranlaßt werden (vgl. auch den Versuch 1, S. 36). Der Nachteil dieser Versuche lag darin, daß die kleine Menge Erde doch nur einen kleinen Teil der zugefügten Nährsalze festhalten konnte. Viel aussichtsreicher erschienen Versuche, die ruhenden Individuen in freies Gartenland auszupflanzen. In der Tat waren die Resultate sehr überzeugend.

Tectona grandis.

Nicht mehr wachsend; 2./XII. ausgepflanzt; 14./XII. junge Blätter (2,6 cm), relativ rasch wachsend; sie erreichten am 20./I. eine Länge von 29—35 cm, am 8./II. eine solche von 56,5; das Wachstum neuer Blätter ging noch fort bis Ende des Versuches (8./II.).

Sterculia macrophylla.

Nicht treibend; 28./XI. ausgepflanzt; 14./XII. Treiben des neuen Blattschubes; große Blätter; Ende des Wachstums 4./I.; dann entblättert; 11./I. neuer Blattschub, wachsend bis 8./II.; wieder entblättert 15./II.; Beginn des dritten Blattschubes.

Petraca volubilis.

Nicht treibend; 28./XI. entblättert; 2./XII. erster neuer Trieb mit Blättern; 18./XII. ausgewachsen, entblättert; 3./I. zweiter neuer Trieb; 11./I. Exemplar in Erde ausgepflanzt; 16./I. ausgewachsen; 20./I. entblättert; dritter neuer Trieb Ende Januar; 8./II. entblättert; 15./II. vierter neuer Trieb.

Hevea brasiliensis.

Nicht treibend; 2./XII. in Erde ausgepflanzt; 22./XII. junge Blätter; 11./I. ausgewachsen; entblättert; 8./II. ein neuer Blattschub von vier großen Blättern ausgebildet.

Die Versuche zeigen den wesentlichen Einfluß der Nährsalze nicht bloß auf das Blattwachstum, sondern auch auf die Fähigkeit, nach dem Anwachsen auf Entblätterungsversuche sicher zu reagieren. Bei *Petraca* gelang es in 2½ Monaten viermal die Bildung neuer Triebe anzuregen.

Die vollste Bestätigung dieser Resultate lieferten meine Beobachtungen an den Versuchspflanzen, die aus Buitenzorg im

April nach Heidelberg gebracht und Anfang Mai in Töpfe mit frischer Erde gesetzt wurden. Ein Teil wurde dann im Juni in Erdhügeln frei in ein geheiztes Gewächshaus gepflanzt und wuchs bei dem ungewöhnlich sonnigen und heißen Sommer unter ganz tropischen Bedingungen. Ich habe bereits an früheren Stellen auf das Verhalten der Pflanzen aufmerksam gemacht. *Tectona grandis*, *Terminalia catappa* wuchsen ohne jede Ruheperiode weiter. Pflanzen, die unter den Bedingungen in Buitenzorg (in kleinen Töpfen) wochen- und monatelang ohne Entblätterung ruhen mußten und auch selbst unter normaleren Bedingungen zeitweise ruhen, bildeten, wie *Sterculia*, *Hevea*, ohne jede Ruhepause zwei Blattschübe hintereinander. *Hevea*, *Petraea* reagierten auf Entblätterung sofort mit der Neubildung von Blättern.

Aus allem folgt, daß der Nährsalzgehalt einen sehr großen Einfluß auf die Ruhe bzw. das Wachstum der Pflanzen hat. Diese Beobachtungen bestätigen die von BERTHOLD (1904, S. 242) zuerst ausgesprochene Vermutung, daß ein Mangel an Salzen für das Aufhören des Wachstums an der Spitze in vielen Fällen entscheidend sein kann.

Aus der ganzen Darlegung ergibt sich, daß drei Hauptfaktoren die Ruhe einer an und für sich wachstumsfähigen Knospe herbeiführen können: niedere Temperatur, niederer Wassergehalt, niederer Nährsalzgehalt. Je nach der Natur der Spezies kann der eine oder der andere oder mehrere miteinander kombiniert die Ruhe bewirken. Entsprechend wird durch die Erhöhung der Faktoren das Wachstum erweckt. Es gibt zahlreiche Pflanzen, namentlich auch in unserer Zone, die direkt durch Schwächung eines der Faktoren in Ruhe, durch Erhöhung in Wachstum übergeführt werden. Aber hier interessieren mehr jene Gewächse, die eine festere Ruheperiode besitzen. Für sie ist wesentlich, daß durch langsame Abnahme eines der Faktoren das Wachstum eingeschränkt, schließlich ganz gehemmt wird, während gleichzeitig die Blätter noch in ihrer Produktion organischer Substanzen fortfahren. Das Resultat ist die charakteristische Eigentümlichkeit aller ruhenden Organe, die Aufspeicherung von festen oder schwer diffusionsfähigen Substanzen (Stärke, Fett, wohl auch Eiweißstoffe).

Um nun zu verstehen wie die Ruhe zustande kommen kann, können wir uns der Hypothese von SACHS (1882, S. 425) be-

dienen, nach welcher die Aufhebung der Ruheperiode auf einer langsamen Entstehung von Fermenten beruht. Diese Hypothese wurde durch die wichtigen Arbeiten von MÜLLER-THURGAU (1885) wesentlich gestützt, der dem entstehenden löslichen Zucker eine Hauptrolle für das neue Erwachen des Wachstums zuschreibt. Allerdings haben zahlreiche Forscher, wie PFEFFER, JOHANNSEN, MOLISCH, diese Auffassung ganz abgelehnt — wie mir scheint — ohne zwingenden Grund.

Nach PFEFFER (1904, S. 273) beruht die Ruheperiode auf einer internen (selbstregulatorischen) Modifikation der Wachstumsfähigkeit und nicht auf einem Mangel an geeigneter Nahrung, einer Art Hungerzustand. Es handelt sich aber nicht um einen Mangel an Nahrung, sondern eher um ein Zuviel; die Nährstoffe sind in fester oder schwer diffusionsfähiger Form oder nicht in der geeigneten Konzentration vorhanden. Wenn JOHANNSEN (1906, S. 44) einwirft, daß auch die Zwiebel mit großem Glycosegehalt ruhe, so beweist das gegen die Hypothese nichts, weil gerade die Konzentration zu hoch sein kann.

Die moderne Fermentlehre hat die unbestreitbare Tatsache aufgedeckt, daß die Ansammlung seiner Produkte die Tätigkeit des Fermentes hemmt. Wir können es daher sehr gut verstehen, daß die Aufspeicherung so vieler organischer Stoffe die Fermente inaktiv macht. Ich möchte nach dem augenblicklichen Stande unseres Wissens die Sache so formulieren:

Eine relativ feste Ruheperiode tritt ein, wenn durch Verminderung eines oder mehrerer wesentlicher Faktoren, Temperatur, Feuchtigkeit, Nährsalzgehalt, die Wachstumstätigkeit allmählich eingeschränkt wird und bei anfangs noch fortgehender Assimilationstätigkeit die Speicherung organischen Materials die Fermente inaktiv macht.

Von diesem Standpunkt aus können wir folgern, daß eigentlich jede Ruheperiode aufgehoben werden muß, da es wesentlich darauf ankommt, die fermentative Tätigkeit wieder anzuregen. Wir wissen auch, daß schon heute die Ruhe durch viele verschiedene Mittel tatsächlich verkürzt oder ganz beseitigt werden kann. Kombinierte Wirkungen von höherer Temperatur und Feuchtigkeit (Gewächshauskultur, Warmwassermethode von MOLISCH) befördern die fermentative Tätigkeit. Ebenso kann vielleicht auch der Einfluß des Äthers darauf zurückgeführt werden.

In noch höherem Grade wirkt eine Zufuhr von Nährsalzen. Dafür ist gerade das Verhalten einfacher grüner Algen sehr beweisend. Wenn diese, z. B. *Oedogonium*arten, in reinem Wasser hell kultiviert werden, so hört sehr bald jede Wachstumstätigkeit auf, und es speichern sich in den Zellen große Mengen von Stärke u. dergl. auf. Sowie man solche Zellen in eine Nährsalzlösung bringt, so erfolgt in wenigen Tagen eine Auflösung der Speicherstoffe, die Zellen beginnen zu wachsen.

Ebenso versteht man den großen Einfluß der Verletzungen (Entblätterungsversuche, WEBERS Injektionsmethode), durch die die Atmung erhöht, neue Stoffwechselprozesse angeregt werden, durch die eine Lösung der Speicherstoffe herbeigeführt wird. Selbst das ruhende Kambium unserer Bäume hat JOST (1893) durch Verwundung zu Wachstumsprozessen veranlaßt. Da die Inaktivierung der Fermente allmählich mit Zunahme der Speicherung erfolgt, so wird auch begreiflich, daß die Knospen bei Beginn der Ruheperiode (Vorruhe, JOHANNSEN) leichter zu treiben sind als später, wo die Inaktivität einen hohen Grad erreicht hat. Auf der andern Seite versteht man auch die Selbstregulation der ruhenden Organe, d. h. die in ihnen allmählich auftretenden Änderungen, durch welche sie fähig werden, immer leichter durch höhere Temperatur zum Treiben gebracht zu werden (Nachruhe, JOHANNSEN). Denn in den ruhenden Organen gehen die Atmungs- und Spaltungsvorgänge langsam, aber unaufhörlich weiter (vgl. SIMON 1906), sie bereiten den Weg vor für ein allmähliches Erwachen der fermentativen Tätigkeit.

Für alle diese Fälle gehen wir von der Voraussetzung aus, daß eine Ruheperiode eingetreten ist. Aber wir haben früher Tatsachen kennen gelernt, die beweisen, daß Pflanzen, aus periodischem Klima in ein relativ gleichmäßiges versetzt, so verändert werden, daß sie überhaupt keine feste Ruheperiode mehr besitzen, wie die Kartoffel, die Hyazinthe. Das ist dann möglich, wenn die äußeren Bedingungen Jahre und Jahrzehnte hindurch so gleichmäßig und günstig sind, daß jeder Grund für eine Hemmung des Wachstums wegfällt. Aber durchaus nicht alle Gewächse zeigen dieses völlige Verschwinden der Ruhe in den Tropen, vor allem nicht jene Baumarten, mit denen der nächste Abschnitt sich beschäftigen wird.

2. Die Beziehungen der Teile eines Baumes, die sogenannten Korrelationen.

Eine der wichtigsten Tatsachen, auf die SCHIMPER seine Ansicht von dem notwendigen inneren Rhythmus begründete, war das merkwürdige Verhalten mancher Tropenbäume, an einzelnen Zweigen zu ruhen, während andere neu austrieben. Wenn der ganze Baum auch keine Ruhe hatte, so sollte jeder einzelne Zweig nicht beständig fortwachsen können, sondern er mußte auch bei möglichst günstigen Wachstumsbedingungen ruhen. Mir ist immer dieser Beweis sehr wenig überzeugend erschienen, meine Untersuchungen in den Tropen bestärkten mich darin. Es handelt sich um ein sehr interessantes Problem, das aber durch diese Annahme eines inneren Rhythmus nur verdeckt und in keiner Weise geklärt wird.

Es ist doch sehr auffällig, daß Sträucher von *Hibiscus*, *Acalypha*, *Duranta*, *Sanchezia* u. a., die alle in dem Klima von Buitenzorg sehr günstige Bedingungen treffen, sich nicht anders verhalten als Sträucher bei uns im Sommer. Sie treiben mehr oder weniger an allen Zweigen. Allerdings beobachtet man bei uns wie in den Tropen, daß einzelne Zweige zurückbleiben, wenig wachsen, sogar absterben, während andere gleichzeitig im lebhaftesten Treiben begriffen sind — das sind kleine individuelle Differenzen, die ohne weiteres verständlich sind. Wirklich auffallende Unterschiede in dem Verhalten der Zweige eines Baumes treten uns zunächst bei allen jenen Baumarten entgegen, die aus temperierten Zonen nach Buitenzorg oder Tjibodas versetzt worden sind (vgl. S. 20). In oft noch höherem Grade beobachten wir die gleiche Erscheinung an Bäumen, die zwar aus einem warmen, aber periodisch trocknen Klima stammen. Hierhin gehören gerade die von SCHIMPER (1898, S. 278) u. a. beschriebenen Cäsalpiniaceen Amerikas. Da nun alle solche Pflanzen, sei es aus Europa, Japan, China, Nord- und Südamerika, in Buitenzorg das gleiche Verhalten aufweisen, das sie in ihrer Heimat nicht zeigen, so müssen doch eben die Bedingungen des gleichmäßigen Klimas den Grund für das Benehmen abgeben.

Den überzeugendsten Beweis für die Richtigkeit dieses Schlusses liefern die Bäume, die aus Java selbst stammen. Einer der bekanntesten Bäume, *Tectona grandis*, der große Wälder in Ost- und Mitteljava bildet, ist mehrere Monate, zur Zeit des

Ostmonsuns, völlig kahl und ruht anscheinend, während er zur Zeit des Westmonsuns beblättert ist. Wandert man im Januar durch diese wundervollen domartigen Wälder, so wird man alle Zweige gleichmäßig beblättert finden. Basale Sprosse, die am bequemsten sich untersuchen lassen, sind in intensivstem Treiben⁶⁾ begriffen. Es ist längst bekannt, daß *Tectona* in Buitenzorg auch während des Sommers nicht kahl ist und wahrscheinlich auch wächst (Ursprung 1904). Was aber nicht bekannt scheint, ist sein Verhalten in Buitenzorg während des Winters. Trotzdem die Regenzeit doch die Zeit seines Wachstums bedeutet, verhält sich der Baum wie andere aus periodischem Klima stammende Arten. Zwei Bäume im Garten zeigten ganz kahle, wirklich ruhende Äste, andere eben frisch treibende, während die Mehrzahl ganz beblättert war. Genau so verhielten sich zwei Bäume, ein kleiner und ein größerer von *Butea frondosa*, einer Art, die regelmäßig in den Tectonawäldern vorkommt und ebenfalls im Sommer monatelang kahl steht. Es hat doch keinen rechten Sinn zu sagen, jeder Ast müsse sich nach einiger Zeit von selbst zur Ruhe setzen. Außerdem wies ich früher schon darauf hin, daß die jungen Bäumchen von *Tectona* ebensowohl im Winter wie im Sommer wachsen. Als ich mit Prof. SENN unter der liebenswürdigen Führung des Herrn Oberförster LOS die Tectonawälder von Pasar-sore (Ostjava) besuchte, teilte dieser mir mit, daß die kräftigen Sprosse aus abgehauenen Baumstümpfen auch zur Trockenzeit frisch beblättert sind (wahrscheinlich auch wachsen).

Wir können also sagen, daß die auffallende Ungleichheit im Verhalten einzelner Zweige aller der besprochenen Bäume durch die Wirkung des gleichmäßigen Klimas irgendwie hervorgerufen wird. Das Klima von Westjava unterscheidet sich von dem Ostjawas wesentlich nur durch die relativ gleichmäßig im ganzen Jahr verteilte Feuchtigkeit. Bei den aus temperierten Zonen stammenden Bäumen kommt noch die gleichmäßig hohe Temperatur hinzu. So unzweifelhaft hier eine Wirkung des Klimas vorliegt, so schwierig ist es heute, eine richtige Erklärung zu geben. Man muß sich hypothetischen Vorstellungen hingeben, die zunächst dazu dienen können, das Problem schärfer zu formulieren.

⁶⁾ An solchen Sprossen beobachtete ich auffallend große Blätter: Länge bis 97 cm, Breite 60 cm; es gibt nur wenige dikotyle Bäume mit ungeteilten Blättern, die solch eine Größe erreichen.

Jeder Baum ist ein aus vielen Teilen, den Zweigen, zusammengesetztes Ganze, das einen gemeinsamen Stamm und ein gemeinsames Wurzelsystem besitzt. Alle Zweige müßten sich gleichmäßig entwickeln, wenn ihre nächste Umwelt überall gleichmäßig günstig wäre und Stamm und Wurzel für alle genügendes Wasser mit den Nährsalzen herbeischaffen würden. Es gibt in den Tropen Bäume, die an der Mehrzahl ihrer Äste fortwachsen. Aber auch bei ihnen zeigt sich, daß die Außenwelt in keiner Weise genügt, auch nur den größeren Teil der angelegten Knospen zur Entfaltung zu bringen. Zahlreiche Knospen kommen nie zur Entwicklung, andere, kaum entwickelt, werden durch ihre Genossen unterdrückt. WIESNER (1895, S. 684), der am genauesten die Ursachen der Sproßreduktion und schließlich Sproßvernichtung einheimischer und tropischer Bäume untersucht hat, führt diese Reduktion wohl mit Recht auf ungenügende Beleuchtung zurück. Bei den hier in Frage kommenden Bäumen handelt es sich nicht um ein Wachsen oder Absterben, sondern um Wachsen und Ruhe. Außerdem spielen dabei Lichtdifferenzen anscheinend eine untergeordnete Rolle; nur daß für den Übergang in Ruhe wegen der Speicherung organischer Stoffe eine genügende Lichtintensität die notwendige Voraussetzung ist. Die Ungleichheit der Zweige muß demnach auf Unterschieden der anderen, für die Ruhe wesentlichen Faktoren beruhen, d. h. der Temperatur, Feuchtigkeit und dem Nährsalzgehalt.

Wir wollen zunächst von der gewiß nicht richtigen Annahme ausgehen, auf die die früheren Forscher sich stets berufen haben, nämlich, daß in dem Tropenklima Temperatur und Feuchtigkeit stets für alle Zweige eines Baumes in gleich hohem Grade günstig sind. Aber einer der wesentlichsten Faktoren, der Nährsalzgehalt des Bodens, ist dabei ganz vergessen worden. Allerdings sind wir leider über diesen Punkt in den Tropen wenig orientiert. Doch berechtigt diese Unkenntnis nicht gerade zu der stillschweigend gemachten Voraussetzung, daß die Nährsalze in den Tropen in unerschöpflicher Menge zu jeder Zeit vorhanden seien. Für den Urwald von Tjibodas könnte man am ehesten eine solche Annahme machen; hier aber kann der ungeheure Konkurrenzkampf der Pflanzen beschränkend einwirken.

Der Boden des Gartens von Buitenzorg ist ein relativ nährstoffarmer Lateritboden und entspricht jedenfalls nicht dieser Voraussetzung. Allerdings könnte man einwerfen, daß auf einem ganz

ähnlichen Boden die Malayen seit undenklicher Zeit ihren Reis ohne Düngung kultivieren. Aber das erklärt sich nach den wichtigen Ausführungen von BERGER (1910) durch die Wasserberieselung. Das von den Bergen stammende Wasser ist reich an Nährsalzen, und der Boden besitzt, wie quantitativ nachgewiesen wurde, die Fähigkeit, einen Teil dieser Nährsalze zu absorbieren. Das kommt aber für den Garten weniger in Betracht, in welchem die Verwitterung und die Zersetzung der Blätter u. dergl. eine jedenfalls nicht unbegrenzte Menge von Nährsalzen liefert. Es fragt sich überhaupt, ob nicht in den Tropen eine gewisse Periodizität des Nährsalzgehaltes im Boden herrsche. Als ich mit Herrn BERGER über die Frage sprach, meinte er, daß es sogar wahrscheinlich, wenn auch bisher nicht nachgewiesen sei. Wie das sich auch verhalte, wir können annehmen, daß jeder Baum nur eine begrenzte Nährstoffmenge im Boden findet. Auf der andern Seite ist die Assimilationstätigkeit im ganzen Jahr relativ gefördert und es kann daher sehr leicht bei einzelnen Zweigen ein Mißverhältnis zwischen den fort und fort erzeugten organischen Substanzen, wie Stärke usw., und der relativ zu geringen Nährstoffzufuhr erfolgen. In einem gegebenen Augenblick genügt sie für eine Anzahl Zweige, die lebhaft wachsen und dann in noch höherem Grade die Nährsalze anderen Zweigen entziehen, so daß diese in den Ruhezustand übergehen müssen. Die Ungleichheit kann dann noch gesteigert werden durch die früher (S. 40 und 42) erwähnten Ungleichheiten der Temperatur und Feuchtigkeit und auch des Lichtes, schon deshalb, weil dieses wieder die beiden ersten Faktoren beeinflußt.

Das relativ gleichmäßige Tropenklima bewirkt nach meiner Auffassung durch andauernde Förderung der Assimilationstätigkeit bei nicht entsprechender Nährsalzzufuhr aus dem Boden die Ungleichheit der Zweige ein und desselben Baumes. Eine Stütze für die Auffassung liegt in den Experimenten an *Brownea* und *Plumiera* (s. S. 32—33), in welchen durch Entblätterung die ruhenden Zweige zu relativ schnell aufeinanderfolgendem Treiben, oder überhaupt zu beständigem Treiben veranlaßt werden konnten. Entblätterung wirkt, wie wir gesehen haben, in gleichem Sinne wie Nährsalzzufuhr.

Ich will aber durchaus nicht behaupten, daß solche Gründe für alle Fälle ausreichen. Sicherlich spielen noch andere Dinge eine Rolle dabei. Wenn man den kümmerlichen Pflaumenbaum