

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Die Bewegungen der Primärblätter etiolierter Phaseolus-Keimpflanzen und über Versuche sie zu beeinflussen

Walde, Irmgard

[1926]

361

Int

Frl. Jungard

Wald Jungard



Die Bewegungen der Primärblätter
etioliierter Phaseolus-Keimpflanzen
und über Versuche sie zu
beeinflussen.

von

Immanuel Walde

Mit 10 Tafeln Abbildungen

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Innsbruck)

[1926]

UB INNSBRUCK



+C196960702

1. Einleitung

Die Erscheinung der Schlafbewegungen lässt sich nach dem heutigen Wissensstande in zwei Teilphänomene auflösen; es arbeiten an ihrem Zustandekommen als Glieder des ersten Teiles Licht- und Temperaturwechsel und in vielen Fällen auch die Schwerkraft; diese Gruppe von Faktoren wirkt als äusserer Reiz auf die Pflanze ein. Beseitigen wir nun eine dieser Reizquellen nach der anderen, indem wir die Pflanze bei konstanter Temperatur und Feuchtigkeit und im Dunkeln halten, so sehen wir, dass mit diesen einen Komplex von Faktoren, den auszuschalten und wieder einwirken zu lassen wir in der Hand haben, das Phänomen der Schlafbewegungen noch nicht analysiert ist; denn trotz vollkommen gleichmässiger Aussenbedingungen schwingt die Pflanze ihre Rythmen: Im Verlauf von 24 Stunden sind bald besser, bald schlechter ausgeprägt, zeitweise Hebungs-, zeitweise Senkungserscheinungen beobachtbar. Bei Tag sind in der lichtlosen Dunkelkammer die Blätter emporgehoben, in den Abendstunden senken sie sich; so haben wir, wenn wir die Erscheinung der Schlafbewegungen analysieren, letzten Endes einen von den bisher untersuchten Reizen unangreifbaren Kern.

Pfeffer (1909, 1915) war der Erste, der diese beiden Komponenten, die eng ineinandergreifen, erkannte; er wusste bereits auf Grund seines reichen Untersuchungsmateriales von diesen von äusseren Faktoren unabhängigen Teil des Phänomens den er seinen " autonomen " Vorgängen einordnete; sein Verdienst ist es, gezeigt zu haben, welcher Anteil bei der Erscheinung der Schlafbewegungen auf die aitionastische, welcher auf die autonome Komponente entfällt.

Als Versuchsobjekte dienten ihm im Licht aufgewachsene Pflanzen; diese wurden abwechselnd dem Licht und der Verdunkelung ausgesetzt in Intervallen, die abweichend waren vom normalen Wechsel von Tag und Nacht. Achtzehn, sechs und drei Stunden wurden die Objekte belichtet und wiederum verdunkelt; die Pflanze folgte in ihrer Bewegung dem neuen Rythmus, sie passte sich vollkommen dem neuen Belichtungs- und Verdunklungsintervallen an; der der Pflanze inhärente, zwölfstündige Rythmus konnte aber nicht ganz ausgelöscht werden; trotz anderer Versuchsbedingungen machte er sich neben dem inducierten Rythmen immer noch bemerkbar. Es trat das auf, was Pfeffer mit dem Namen "Nachschwingungen" bezeichnet; und diese Nachschwingungen zeigten deutlich den alten, der Pflanze gewohnten Rythmus von zwölf Stunden. Brachte Pfeffer, die in verschiedenen Rythmen gehaltenen Pflanzen wieder zurück ans Licht, so trat nicht im entferntesten ein Nachklingen der künstlich inducierten Rythmen ein; die Blätter zeigten ausschliesslich die normale Bewegungstätigkeit. Aus diesem Nachklingen des gewohnten zwölfstündigen Rythmus bei Pflanzen, die anderen Belichtungs- und Verdunklungsintervallen ausgesetzt sind, erkannte Pfeffer deutlich, dass mit dem aitionastischen Reizkomplex allein nicht auszukommen sei, sondern dass ein von äusseren Bedingungen unbeeinflussbarer Teilprozess, ein autonomer Anteil beim Zustandekommen der nyctinastischen Bewegungen mit im Spiele sei.

Nach Pfeffer und zum Teil gleichzeitig hat sich Rose Stöppel (1912, 1916, 1920) in mehreren Arbeiten mit den nyctinastischen Bewegungen beschäftigt. Ihr Bestreben ging dahin, den vom Pfeffer als autonom charakterisierten Kern seines autonomen Charakters zu berauben und auch diesen autonomen Rest als Wirkung eines uns noch unbekanntem Faktors hinstellen.

Stöppel war die erste, die mit etiolierten, dunkel adaptierten Pflanzen arbeitete, um das längere Experimentieren in der Dunkelkammer zu ermöglichen, das mit grünen Pflanzen ausgeschlossen ist.

Somit war zum ersten Male der Einfluss des Lichtes von der Keimung an vollkommen ausgeschaltet. Stoppel sah, dass diese etiolirten, in konstanter Dunkelheit beobachteten Pflanzen deutliche tagesrythmische Kurven schrieben. Welche Ursache äusserer Art konnte man für den bisher als autonom gekennzeichneten Rest verantwortlich machen? Um die Antwort auf diese Frage zu finden untersuchte Stoppel zuerst den Einfluss der Temperatur und fand, dass geringe Schwankungen ohne Wirkung auf die Bewegung seien; aber auch Schwankungen der Luftfeuchtigkeit, des Barometerdruckes sind vollkommen einflusslos. So lag der Gedanke nahe, dass man es hier mit einer erblich festgelegten Erscheinung zu tun habe. Bohnen aus Amerika und Asien, deren Schwingungsrythmus in ihrer Heimat um einige Stunden von dem unserer Bohnen abweicht, müssten dann nach Europa gebracht Bewegungen ausführen, die in ihrem Maximum um einige Stunden von dem der europäischen Bohnen differieren; Aber durch Stoppel's Versuche mit javanischen und amerikanischen Material trat klar zu Tage, dass von einer Ererbtheit des Rythmus keine Rede sein könnte, denn die Senkungsmaxima der Kurven, die die Bohnen der drei Kontinente schrieben verliefen alle ungefähr synchron; von einem amerikanischen und javanischen Rythmus kann nicht die Rede sein; somit fiel auch der Gedanke an einen erblich festgelegten Rythmus zusammen.

Die physikalischen Erfahrungen über die tagesrythmischen Aenderungen der elektrischen Leitfähigkeit der Atmosphäre veranlassten nun Stoppel zu prüfen, ob zwischen diesen und dem Blattbewegungen Zusammenhänge beständen. Die Leitfähigkeit der Atmosphäre zeigt in den frühen Morgenstunden gegen 4 Uhr ihr Maximum, in den Vormittagsstunden ihr Minimum. Die Zeit der grössten Leitfähigkeit fällt mit dem Senkungsmaximum der Bohnenblätter zusammen, das Stoppel fast ausnahmslos in den frühen Morgenstunden gefunden hat; so sah Stoppel, dass zwischen der Periode der Leitfähigkeit der Atmosphäre und dem Rythmus der Blattbewegung Übereinstimmung, zum mindest eine grosse Aehnlichkeit bestehe. Und sie

gewinnt zunächst die Ueberzeugung, dass wir in der sich rythmisch ändernden Leitfähigkeit der Atmosphäre den ausschlaggebenden Faktor für die Bewegungstätigkeit vor uns haben. Sie sucht ihre Anschauung durch eine grosse Zahl von Experimenten zu beweisen, in denen sie Pflanzen einem Luft ionisierenden Mittel aussetzt oder die Pflanze selbst in geänderte elektrische Verfassung zu bringen sucht. Und Stoppel will bei ihren Versuchen Störungen im Bilde der Bewegung gesehen haben. Schweidler und Sperlich (1922) die die Veränderungen der Luft im Versuchsraum mit gleichzeitig sich abspielenden Bewegungserscheinungen etiolierter Pflanzen von *Phaseolus coccineus* L. (*multiflorus* Lam.) verglichen, konnten aus ihren Resultaten kein Zusammentreffen feststellen. Zudem verliefen Versuche mit künstlich rythmischen, durch ein Mesotorpräparat erzielten, bedeutenden Veränderungen der Leitfähigkeit der Luft ohne Erfolg auf die tagesrythmischen Bewegungen. Die beiden Autoren sind der Meinung, es könnte für das regelmässige Senkungsmaximum, das Stoppel in den frühen Morgenstunden erhält, die gleichmässige Behandlung, die das Saatgut von der Quellung bis zur Epikotylstreckung erfuhr, verantwortlich gemacht werden.

Die Versuche Stoppels, die Schweidler und Sperlich ungeprüft gelassen hatten, wurden von Cremer (1923) wiederholt. Auch er kommt zum Ergebnis : " Dass elektrischer Vorgänge auf der Grenze zwischen Pflanze - Atmosphäre und zwischen Wurzel - Erde stattfinden, soll nicht bezweifelt werden; für das Zustandekommen der Bewegung scheinen sie jedoch keine Bedeutung zu haben. " Er schreibt dem Emanationsgehalt der Luft in den einzelnen Städten, in denen experimentiert wurde, einen Einfluss auf das Bewegungsbild zu. Die Menge des Emanationsniederschlages auf Drähten und Käfigen in Würzburg ist anders, als die in Basel. Aus dieser Verschiedenheit will er die von einander abweichende Gestaltung des Bewegungsbildes in beiden Städten erklären.

Sehr bemerkenswert und interessant sind die Ergebnisse, die Cremer in einem Steinsalzbergwerk erhielt. Er brachte Pflanzen, die an der Erde im Dunkelraum eine rege nyctinastische Bewegung zeig-

ten unter die Erde, in das Bergwerk, wo die Bewegungen vollkommen aussetzten. Infolge technischer Schwierigkeiten beim Transport gelang es ihm nur zweimal Pflanzen im gesunden Zustande in seinen Dunkelraum auf der Erdoberfläche zurückzubringen; in beiden Fällen setzte die Bewegung wieder ein. Scheint sich also doch der autonome Kern in eine aitionstische Reaktion auf einen uns nur noch unbekanntem Faktor aufzulösen, der nur auf der Erdoberfläche wirksam ist, in den Tiefen der Erde aber zu walten aufhört? Einen kurzen Ueberblick über die Gesichtspunkte der verschiedenen Autoren findet man in der Elektrophysiologie von Stern (1925).

Jüngst hat sich Brouwer (1926) mit den periodischen Bewegungen von *Canavalia ensiformis* befasst. Er führt eine Periode von 24 Stunden Licht und 24 Stunden Dunkelheit ein, der sich die Pflanze ohne weiteres anpasst. Hält man die Pflanze hierauf in konstantem Licht, so treten die Nachschwingungen nicht im künstlich inducierten Rythmus von 24 Stunden auf, sondern im altgewohnten von 12 Stunden. Es ist dies eine neue Bestätigung der Pfeffer'schen Versuche.)

Ausserst interessant sind die Versuche, die Brouwer mit abgeschnittenen Blättern vornimmt. Nach den Angaben von Romell (zitiert nach Brouwer) hat der Wurzeldruck eine ausgesprochene Tagesperiode; um nun zu prüfen, ob der Rythmus des Wurzeldruckes für den Rythmus der Blattbewegung in Frage käme, unternahm Brouwer Versuche, bei denen er den Wurzeldruck ausschaltete, indem er das Blatt mit Stiel und Gelenk allein beobachtete; die Bewegungen setzten ununterbrochen fort. Ja man kann in der Reduktion noch weiter gehen; das Gelenk allein und ein Teil des Hauptnervs ist immer noch befähigt Bewegungen auszuführen. Aber nicht nur für die Bewegung auch für die Perception des Lichtes sind diese Rudimente völlig ausreichend. So sehen wir, dass die Lebensfunktionen, die namentlich im Blatt lokalisiert sind, eine geringe Wichtigkeit für das Zustandekommen der nyctinastischen Bewegungen besitzen. Die Versuche Brouwers sind mit grünen Pflanzen vorgenommen worden; so sind seine Experimente nicht geeignet, das Verhalten der Pflanzen bei ständiger Dunkel-

heit miterklären zu helfen, wobei doch gerade der autonome Kern der nyctinastischen Bewegungen ohne die aitionastischen Teilkomponenten zu Tage tritt.

Der letzte Beitrag zum Problem der Schlafbewegungen ist soeben von Rose Stoppel (1926) erschienen. Es ist das Ergebnis ihrer Versuche, die sie auf Island zur Zeit der Mitternachtsonne, also bei ständigem Licht und gleichzeitig in verschiedenen Kellern und Zimmern bei ständiger Dunkelheit vorgenommen hat; sie kommt zu sehr bemerkenswerten Ergebnissen.

Im Gegensatz zu den Resultaten mit konstanter künstlicher Belichtung, bei denen nach einigen Tagen völlige starre des Gelenkes und Bewegungslosigkeit eintritt, zeigt bei diesen natürlichen dauernden Licht das Blatt die schönsten tagesrythmischen Bewegungen. Das Bewegungsbild fällt so aus, wie im Versuchsraum bei ständiger Dunkelheit; auch das Senkungsmaximum ist konstant gegen 4 Uhr. Die Bewegungen zur Zeit der Mitternachtsonne im Dunkelraum wurden von den Blättern genau so ausgeführt, wie in Deutschland; auch in zeitlicher Beziehung, im Masstab der Ortszeit, ist kein Unterschied vorhanden.

Eigentümlich ist das Verhalten in den Kellern; in einem Keller, der unter dem Niveau der Strasse lag, zeigte das Bewegungsbild drei Schwingungen pro Tag; in den anderen Kellern, die auf gleicher Höhe mit der Strasse lagen, zeigten sich ganz unregelmässige Kurven, selten Tagesrythmen mit geringem Ausschlag. Es ist also nach Stoppel ein grosser Unterschied im Bewegungsbilde vorhanden, je nachdem die Pflanze im Keller oder im ersten Stock des gleichen Hauses ihre Bewegungen ausführt, was umso deutlicher zum Ausdruck kam, als die Pflanzen bei Uebertragung aus dem Keller in den Versuchsraum im ersten Stock normale tagesrythmische Bewegungen zeigten.

Durch diese Untersuchungen ist ein neuer Beweis erbracht, dass ein Aussenfaktor für die Rythmik der Bewegungen verantwortlich gemacht werden muss. Stoppel bleibt, ohne neue experimentelle Belege hiefür zu bringen, bei der ursprünglich gefassten Meinung, dass der

unbekannte Aussenfaktor elektrischer Natur sein müsse. Weitere Untersuchungen hätten erst zu entscheiden, ob er nur ausserhalb der Atmosphäre seine Kraft entfaltet, wie Cremer annimmt, oder ob er im inneren der Erde von konstanter Grösse ist, während er in der freien Atmosphäre tagesperiodischen Schwankungen unterliegt. Dieser unbekante Faktor elektrischer Natur, als den Stoppel früher die elektrische Leitfähigkeit der Atmosphäre selbst ansah, soll nach ihrer heutigen Anschauung ausserhalb der Leitfähigkeit liegen und diese gleichzeitig mit den Blattbewegungen beeinflussen. Die Blattbewegung sei ein viel empfindlicheres Reagens für die Veränderungen dieses unbekanntes Faktors, als die Leitfähigkeit der Luft.

Die Kurven, die Stoppel ihren Arbeiten beilegt, zeigen alle eine grosse Uebereinstimmung im Rythmus der Bewegung. Bei allen liegt das Senkungsmaximum fast ohne Ausnahme in dem frühen Morgenstunden gegen 4 Uhr. Im Gegensatz zu diesen gleichförmigen Ergebnissen stehen die von Schweidler und Sperlich. Es zeigen ihre Versuchsobjekte nicht durchgehend tagesperiodische Bewegungen; ferner liegt das Senkungsmaximum an aneinanderfolgenden Tagen nicht synchron. Es gründen sich aber die Schlussfolgerungen Stoppels in letzter Linie immer wieder auf einen mehr oder weniger gleichförmigen Tagesrythmus. Zwar fielen auch Stoppel Veränderungen des Tagesrythmus bei vielen Versuchen auf. Doch diese Versuche scheidet sie von vorneherein bei der Verwertung ihres Materiales aus und bezeichnet nur die gleichförmig laufenden Rythmen als normal.

Es soll nun auf Grund eines möglichst umfangreichen Materiales geprüft werden, ob und wie sich die tagesrythmische Bewegung der Blätter im Laufe der Entwicklung der etiolierten Pflanzen bei möglichst gleichbleibenden Aussenbedingungen ändert. Es soll weiter geprüft werden, ob die Verschiedenheiten im Lauf der Entwicklung und die stark hervortretenden individuellen Unterschiede auf experimentell leicht fassbare Faktoren zurückgeführt werden können, ohne Zuhilfenahme eines neuen unbekanntes Faktors.

Mit Rücksicht auf die Mechanik der Bewegung, bei der der Was-

serbewegung der Hauptenteil zufällt, war zunächst daran zu denken, ob nicht Aenderungen der Wasseraufnahmen und Wasserabgabe, mithin der Wassertranslokation für die zeitlich aufeinanderfolgenden und gleichzeitigen Unterschiede im Bewegungsbilde von Blättern verantwortlich gemacht werden können. Es erscheint diese Frage umso berechtigter, als auch Stoppel in ihrer letzten Abhandlung den Transpirationsverhältnissen einige Bedeutung beimisst und schon in früheren Veröffentlichungen auch ^{die} Notwendigkeit einer wohlabgemessenen Wasserversorgung der Töpfe für die Erzielung ihrer sogenannten Normalkurven hervorhebt. Es war weiter zu prüfen, ob die Normalkurven ein Produkt möglichst gleichmässiger Behandlung der Pflanzen von der Quellung ab seien, eine Tatsache, die nach den Untersuchungen Cfemers nicht bestätigt werden konnte. Auf alle Fälle ergibt sich die Notwendigkeit, möglichst viele ganz oder teilweise bekannte Faktoren in ihrer Auswirkung auf das Bewegungsbild zu prüfen, bevor ein neuer und zudem noch völlig unfassbarer Faktor hierfür verantwortlich gemacht werden kann.

2. Methode

Die Stoppel'sche Methodik gelangte auch bei meinen Versuchen zur Anwendung. Der Raum in dem ich arbeitete war der grosse, mit elektrischem Ventilator versehene Dunkelraum des Institutes, durch den und in dem keine Gasleitung führt und der sich auf gleichem Niveau mit dem Erdboden befindet. Im Winter wurde der Raum stets geheizt die Temperatur war aber nicht konstant, sie schwankte täglich 2 - 3 Grad und hielt sich innerhalb 16 - 19 Grad. In den Sommermonaten in denen nicht geheizt wurde, war die Temperatur viel beständiger, die täglichen Schwankungen betrug kaum mehr als 1/2 Grad; im Verlauf des Sommers vom April bis Oktober hielt sich die Temperatur zwischen 16 - 20 Grad. Um die Luft-

feuchtigkeit im Winter um 65 % herumzuhalten, musste im Versuchsraum täglich 2 mal gespritzt werden. Manchmal sank trotzdem die Feuchtigkeit unter diesem Betrag herab; im Sommer bewegte sich die Luftfeuchtigkeit um 75 % herum.

Als Registrierapparate dienten mir zwei Uhrwerkclinostaten, die Schweidler und Sperlich beschrieben^{haben}. Dadurch ist es auch bedingt, dass meine Kurven viel flacher ausgefallen sind, als die von Stoppel und Pfeffer und in gleicher Weise zu werten sind wie in der Arbeit von Schweidler und Sperlich.

Die Versuchspflanzen wurden zum Teil verschiedenlang vorgequollen, zum grössten Teil aber ohne Quellung Wurzelrecht einzeln in je einem Topf gegeben. Als Substrat verwendete ich Sand und Erde, hauptsächlich aber feuchtes Sägemehl, aus dem sich die Pflanzen am leichtesten ohne Schädigung zu nehmen herausbringen liessen, um mit ihnen anderweitig zu experimentieren. Das Gros der Samen wurde bis zum Durchbruch des Epikotyls^{ins} Thermostat bei einer Temperatur von 25 Grad belassen, andere wurden in verschiedenen temperierten Räumen bei Tageslicht aufgestellt und dann ohne Dunkelsturz zu beliebiger Tageszeit in den Dunkelraum des Institutes hinuntergetragen. In weiteren 2 bis 3 Wochen waren die Pflanzen zum Versuche verwendbar. Aus einer grossen Fülle von Exemplaren wählte ich stets die am kräftigsten aussehenden aus, die einige Stunden bevor sie ihre Kurven zu schreiten begannen am Galgen befestigt wurden.

Besondere Versuchsanordnungen werden bei der Besprechung der jeweiligen Versuche angegeben.

Das Samenmaterial bezog ich vom hiesigen Botanischen Garten und von einer Samenhandlung am Ort.

Im Ganzen wurden 111 Versuche vorgenommen, wovon 24 von Herrn A. Pöchhacker, der sich vor mir mit der Behandlung dieser Frage befasste, dann aber durch äussere Umstände an der Weiterführung verhindert wurde, durchgeführt wurden.

3. V e r s u c h e

Verlauf der Bewegungen des Blattes in der Entwick- lung der Pflanze und bei Anwendung verschiedener Substrate.

Bei der näheren Betrachtung und genauen Auswertung der Kurven treten sehr mannigfaltige Ergebnisse zu Tage. Von allen Autoren, ausser Schweidler und Sperlich, die bisher mit etiolierten Phaseoluspflanzen gearbeitet haben, wird bei der Schilderung der Kurven hervorgehoben, dass an allen Pflanzen ein Senken zur Nachtzeit mit ausgeprägtem Maximum um die frühen Morgenstunden eintritt und dass dieses Senkungsmaximum ein ungefähr konstantes ist; ein anderer Typ der Kurven wird von den Autoren nicht angegeben. Die anderslautenden Resultate, die oft einen grossen Umfang haben, werden als nicht normal und krankhaft von vorneherein ausgeschaltet und nicht in den Kreis der Betrachtungen eingezogen. Typisch für diese Art der Verwertung des Materiales ist die Stelle in der letzten Arbeit von Stoppel, wo die Verfasserin schreibt: "Es kamen bei diesen Versuchen keine einwandfreien Ergebnisse heraus; die Kurven können aber nicht mehr als normal gelten und werden bei der Besprechung ganz ausgeschaltet." Andererseits werden von der Norm abweichende Ergebnisse in anderen Räumen als für diese charakteristisch angesehen. Da meine Versuche in einem Raum gemacht wurden, kann für die Manigfaltigkeit meiner Ergebnisse nicht die Verschiedenheit der Lokalität verantwortlich gemacht werden.

Diese Ergebnisse sind ganz anderer Natur. Keine Rede kann sein von einer Einheitlichkeit der Bewegung, mit deutlichem Senkungsmaximum zu gleicher Stunde an aneinanderfolgenden Tagen;

wohl habe ich auch solche Pflanzen beobachten können, aber sie bilden nicht den Durchschnitt. In der weitaus grösseren Zahl der Fälle war zweierlei zu sehen : 1. die Tatsache, dass bei einem und demselben Blatt sich im Verlauf der Tage der Eintritt des Senkungsmaximums verspätete. 2. Dass beim Vergleich mehrerer Blätter das Eintreten und Verspäten des Senkungsmaximums durchaus nicht gleichzeitig erfolgte. Vielmehr trat das Senkungsmaximum zu den verschiedenen Stunden Abend und Morgens auf (Fig. 1) Bei Beobachtung des Bewegungsbildes eines und desselben Blattes gewinnt man den Eindruck, als ermüde das Blatt in den aufeinanderfolgenden Tagen. Von besonderer Bedeutung ist auch, dass die morphologische Ausgestaltung des Blattes nicht Hand in Hand geht mit dem physiologischen Verhalten; das Blatt kann lange bevor es seine definitive Stellung eingenommen hat, bereits Bewegungen ausführen; dabei ist es noch nicht ausgewachsen, die beiden Blathälften sind oft zusammengefaltet, die Spreite ist noch nicht eben ausgebreitet (Fig. 2). Wieder andere Blätter zeigen in diesem noch nicht voll entwickelten Stadium keine Bewegungsfähigkeit; bei ihnen setzt sie erst mit der vollen morphologischen Ausgestaltung ein (Fig. 3). Das Blatt arbeitet auch nicht während seiner ganzen Lebensdauer im Dunkelraum; beim älterwerden klingt die Bewegung aus, um nach längerer oder kürzerer Zeit auszusetzen. Sehr viele Blätter zeigen in ihrer ganzen Entwicklung nur unregelmässige Bewegungen mit keinerlei ausgeprägtem Rythmus, andere sind Zeit ihres Lebens vollkommen bewegungslos; in horizontaler Linie gleitet der Hebel über die Trommel; dabei ist das Blatt frisch und gesund, vollkommen turgeszent und zeigt keinerlei Schäden. Daraus ersieht man, dass das äussere morphologische Aussehen, das grösstenteils als Indicans für die Einleitung eines Versuches massgebend war, Individuen des verschiedensten physiologischen Verhaltens zusammenführt.

So ergibt sich bloss schon aus dem Studium der Kurven die Tatsache, dass gleiches Material bei grösstmöglicher Konstanz der Aussenbedingungen, im gleichen Substrat gehalten, oft völlig

Verschiedenes in seinem Bewegungsbild zutage fördert. daraus erkennt man wie vorsichtig^{man} in seinen Schlüssen sein muss, wenn man die Pflanze aus ihrem gewohnten Milieu unter andere experimentelle Bedingungen bringt. Mit absoluter Sicherheit weiss man nie, ob man verändertes Verhalten dem Einfluss der geänderten äusseren Bedingungen zuschreiben muss, oder ob die Pflanze nicht auch so, aus sich selbst heraus, abweichend von ihrem früheren Verhalten reagiert hätte.

Die manigfaltige Vorquellung der Samen ergab keine Beeinflussung des Bewegungsbildes, weder was Bewegungsgrösse, noch Rythmus anlangt. Hierin stimmen meine Ergebnisse mit denen Cremers überein, wobei allerdings darauf hinzuweisen ist, dass das vorhin mitgeteilte Fehlen einer Uebereinstimmung zwischen morphologischer Ausprägung und physiologischen Verhalten sichere Schlüsse in dieser Beziehung kaum zulässt. Die Vorquellung am Tageslicht hat sich gegenüber der Vorquellung im Dunkeln Thermostaten, die für die vorliegenden Versuche allein in Anwendung kam, nicht als vorteilhafter erwiesen. Mithin kann das Licht als^{ein} in diesem Zeitpunkt für das spätere Verhalten im Dunkeln begünstigendes Agens im Sinne Stoppels nicht verantwortlich gemacht werden.

Die im Vorigen dargelegten Erfahrungen beziehen sich auf Beobachtungen von Blättern im gleichen Substrat. Beim Vergleich der Bewegungsbilder von Pflanzen, die in Erde, Sand und feuchten Sägemehl wurzelten, ergab sich die Tatsache, dass die Bewegungsfreude im feuchten Sägemehl die grösste war. Darum wurden auch späterhin alle Versuche mit diesem Substrat ausgeführt. Es lag der Gedanke nahe, dass zunächst die Grösse der Bewegung von der leichteren und schwierigeren Aufnahme des Wassers durch die Wurzel abhängig sei. Und es wurde nun versucht durch weitere Aenderungen der Wasseraufnahme Aenderungen im Bewegungsbilde zu erzielen.

V e r s u c h e m i t L e i t u n g s w a s s e r

Die auffallend höhere Bewegungsfreudigkeit der Blätter von Keimlingen, die in feuchtem Sägemehl wurzelten, gegenüber denen von Blättern, die in Erde oder Sand wurzelten, konnte so gedeutet werden, dass die wasserbindenden Kräfte der Substrate die wasseraufnehmende Tätigkeit der Wurzel einigermaßen beeinträchtigen. Es sollte darum vor allem anderen geprüft werden, wie das Bewegungsbild ausfällt, wenn solche wasserbindenden Kräfte ganz aus dem Spiele sind. Daher wurden zunächst im Sägemehl normal bewurzelte Pflanzen, nachdem sie durch einige Tage ihre Bewegung geschrieben hatten, in reines Leitungswasser versetzt. Zum Versuche wurden die Pflanzen ausgetopft, die Wurzeln von dem nur leicht an ihnen hängenden Sägemehl reingewaschen und in Wasser gegeben, dessen Temperatur der Temperatur des ursprünglichen Substrates entsprach. Ich verwendete gewöhnliche ^{Nadel} Meerlösungsgefäße; den Verschluss bildete ein Kork, der 2 Löcher aufwies, eines für die Pflanze, das andere zur Befestigung des Galgens.

Die Veränderungen die das Bewegungsbild bei der Uebertragung von Sägemehl in Wasser erfährt, sind ziemlich auffälliger Art.

Fig. ⁴ 8 (Kurve 27)

Ein trotz morphologischer Ausbildung nicht arbeitendes Blatt, bei dem die Hemmung der Bewegung durch das Substrat deutlich zu Tage tritt, wird durch die Uebertragung in Wasser zu starken Bewegungen veranlasst; der Tagesrythmus prägt sich in besonders grosser Schwingungsamplitude aus, auch Oszillationen treten sehr in den Vordergrund, die in den übrigen Substraten eigentlich sehr selten und nie in so starker Ausprägung zur Geltung kamen. Die Bewegungsfreudigkeit ist durch die Beseitigung der Hemmung der Wasseraufnahme sehr erhöht worden. In diesem Sinne der Bewegungssteigerung sprechen diese Versuche und es ergibt sich daraus, dass den wasserbindenden Kräften des Substrates immerhin ein gewisser Anteil für den Charakter des Bewegungsbildes zukommt. Aber auch ^{der} Ergebnisse bei entgegengesetzter Art erhielt ich.

Fig.5 (Kurve 28)

Im Sägemehl sind schöne tagesrythmische Bewegungen vorhanden, deren Senkungsmaximum mit kleiner werdender Amplitude in den drei ersten Tagen von 23 auf 4 Uhr wandert, am 4. Tage aber wieder um 23 Uhr auftritt. Im Wasser treten die Tagesrythmen noch 2mal von Oscillationen begleitet um 1 Uhr und 22 Uhr auf, um sich dann ganz zu verlieren.

Schliesslich ergab der Vergleich auch keinen Unterschied des Bewegungsbildes im Sägemehl und Wasser. Unter Hinweis auf die Darlegungen des vorhergehenden Versuches kann der Ausfall dieser Versuche so erklärt werden, dass das Blatt sich ohnedies im Zustande des Ausklingens der Bewegung befand.

Trotzdem berechtigt die Mehrzahl der Versuche den Schluss zu ziehen, dass die Erleichterung der Wasseraufnahme die Bewegungsintensität erhöht.

V e r s u c h e m i t R e d u z i e r u n g d e s W u r z e l -
s y s t e m s

Es sollte der Einfluss der Verringerung der wasserabsorbierenden Oberfläche auf das Bewegungsbild geprüft werden. Hierbei war zu berücksichtigen, dass Huber (1924) bei seinen Transpirationsversuchen zum Ergebnis kommt, dass selbst eine stärkere Beschneidung des Wurzelsystems selten dauernd die Wasserbilanz zerstört, eine nicht zu radikale oft nicht einmal eine Transpirationseinschränkung zu ihrer Erhaltung notwendig macht. Huber zieht allerdings diesen Schluss aus Erfahrungen, die er mit an Licht gehaltenen Pflanzen gewonnen hat, sie sind daher auf Dunkel^{heits}verhältnisse nicht direkt übertragbar. Immerhin war es wünschenswert zu prüfen, wie sich das Bewegungsbild, das sich aus den vorhergehenden von der Wasseraufnahme weitgehend abhängig erwies, darstellt, wenn die wasseraufnehmende Fläche zunächst in bescheidendem Ausmasse, dann immer stärker reduziert wird.

Schwache Eingriffe, wie die Entfernung der Seitenwurzeln, anfänglich einer Orthostiche, wobei auf die relative Lage derselben zum

Versuchsblatte Rücksicht genommen wurde, dann von 2, 3, schliesslich aller Orthostichen führten zur keinerlei Veränderungen des Bewegungsbildes der vollbewurzelten Pflanze.¹⁾

Da die vorher erwähnten Eingriffe erfolglos waren, ging ich in der Reduktion des Wurzelsystems noch weiter.

Kurve 38.

Im Sägemehl waren die Tagesrythmen schwach angedeutet, mit dem Senkungsmaximum um 3, 7, 21^{an} aufeinanderfolgenden Tagen, flauten gegen Ende fast ganz ab; die Pflanze wird mit dem ganzen Wurzelsystem vorerst in Wasser gegeben, die Tagesrythmen treten stärker hervor, ohne dass eine Verschiebung des Senkungsmaximum eintritt. Schneide ich nun der Pflanze die Seitenwurzeln und den grössten Teil der Hauptwurzel ab, so klingt der gleichsinnige Rythmus noch 2mal schwächer werdend nach, um sich ganz in Oszillationen aufzulösen. Man sieht, dass auch dieser Eingriff keinen sichtlichen Erfolg hatte; die Oszillationen hätten sich auch so beim Aelterwerden einstellen können.

Um die Zeitdauer des Versuches abzukürzen, wurde bei folgenden Versuchen die Uebertragung des vollen Wurzelwerkes ins Wasser weggelassen und die Resection gleich nach dem Austopfen aus dem Sägemehl durchgeführt. Es konnte dies umsomehr geschehen, da ja die früheren Versuche im allgemeinen gezeigt hatten, dass Wasser gegenüber dem Sägemehl wohl die Bewegungsfreude und die Amplitude, nicht aber den rythmischen Charakter des Bewegungsbildes ändert. Trat also bei dem gleich zu beschreibenden Versuche eine Aenderung des Bewegungscharakters ein, so war immerhin die Wahrscheinlichkeit bedeutend gesteigert, dass diese Aenderung eine Folge der Resection war.

1)

Mit Rücksicht auf die bei Stoppel vielfach zur Erklärung abnormaler Verhältnisse herangezogene Berührung des Topfes und der Versuchspflanze ist bemerkenswert, dass die bedeutenden Berührungen bei den vorliegenden experimentellen Eingriffen vollkommen ohne Wirkung waren.

Fig.6 (Kurve 37)

Diese Kurve zeigt das häufigste Ergebnis dieser Versuche. Eine ziemliche Bewegungsfreudigkeit ist vorhanden, die sich aber hauptsächlich in Oszillationen, nicht im Vorhandensein des Tagesrythmus ausdrückt. Auch wenn ich mit der Reduzierung noch weiter gehe und bis zur Hälfte des Stengels wegschneide, bleibt der Typ des Bewegungsbildes der gleiche. Dass aber trotz alledem das veränderte Bewegungsbild nicht auf die Resektion und damit auf die Reduktion der wasseraufnehmenden Fläche zurückgeführt werden kann, zeigt der vorliegende Versuch.

Fig.7 (Kurve 47)

Die Bewegung bewahrt zunächst den Sägemehlrythmus; am nächsten Tage folgt der verstärkten bisherigen Senkungsamplitude nach einigen Stunden ein fast ebenso starkes Senkungsmaximum; am nächsten Tage setzen erneut regelmässige rythmische Bewegungen ein, die jedoch gegenüber den früheren 4 bis 5 Stunden verschoben erscheinen. Dieses Versuchsergebnis steht nicht vereinzelt da. Daraus ergibt sich, dass die Pflanzen auch ohne Wurzelsystem und nur auf die wasseraufnehmende Tätigkeit des saugenden Epikotyls angewiesen zu tagesrythmischen Bewegungen befähigt ist. Es ergibt sich aber weiter daraus, dass die veränderte Wasseraufnahme nicht ohne Einfluss auf das Bewegungsbild ist, dass diese Veränderung, wie aus der beigegebenen Kurve deutlich ersichtlich ist, nach einiger Zeit, allerdings nicht gleich, zu bedeutenden Störungen im Rythmus führt, als deren Folge der gegenüber den ersten Verhältnissen verschobene Rythmus aufzufassen ist.

V e r s u c h e m i t a b g e s c h n i t t e n e n

B l ä t t e r n

Die Ergebnisse der Wurzel und Stengelresektionsversuche führten naturgemäss zur Frage, wie sich das Blatt ohne Zusammenhang mit den tragenden Spross, ja sogar das zum Teil des Blattstils beraubte Blatt rücksichtlich seines Bewegungsbildes verhält.

Damals im Sommer 1925 war die Brouwer'sche Arbeit noch nicht

erschienen. Er konnte zeigen, dass auch isolierte Blätter Tagesrythmische Bewegungen ausführen, allerdings am Licht. Meine Untersuchung bestätigen die Tatsache auch rücksichtlich der etiolierten Blätter, wenn auch mit gewissen Einschränkungen.

Ich ging bei diesen Versuchen folgendermassen vor. Das Blatt der im Sägemehl wurzelnden Pflanze liess ich am Galgen befestigt, trennte es oberhalb des Blattstielgelenkes durch einen scharfen Schnitt vom Stengel ab und umwickelte die Schnittfläche mit einem Wattebauschen, der mehrmals im Tage mit einer Pipette befeuchtet wurde und der auch am Morgen, wenn ich den Dunkelraum betrat, noch nass war, mithin die Wasseraufnahme nicht sistiert wurde.

Die meisten dieser Versuche führten im Gegensatze zu den Brouwer'schen Ergebnissen mit Blättern von Canavalia am Licht zu einer auffälligen Reduktion der Blattbewegung. Wohl zeigten die Blätter noch schwache Oszillationen, keineswegs aber gesetzmässigen Tagesrythmus. Mit Berücksichtigung des in den eben vorhergehenden Abschnitten mitgetheilten Moments : Der Bedachtnahme auf das allmähliche Abklingen auch ohne experimentelle Eingriffe sind die nun zu besprechenden 2 Kurven von grosser Bedeutung.

Fig. 8 (Kurve 42)

Das Blatt zeigt im Sägemehl schöne Bewegungen, das Senkungsmaximum fällt in die Zeit von 3 und 6 Uhr; das abgeschnittene Blatt vergrössert die Amplitude der Bewegung, das Senkungsmaximum verschiebt sich zwischen 10 und 12 Uhr, am 3. Tage fällt es auf 7 Uhr.

Dieses in so charakteristischer Ausprägung allerdings nur ein einzigesmal gewonnene Ergebnis, zusammengehalten mit anderen gleichartigen Versuchen, in denen nach demselben experimentellen Eingriffe zumindest eine Andeutung des ursprünglichen Rythmus zu sehen war, berechtigt zum Schluss, dass die letzte Ursache für die charakteristischen rythmischen Bewegungen des Blattes in der Zone selbst liegen muss, in der die Bewegung ausgeführt wird. Das vorliegende Bewegungsbild, mit den mannigfaltigen Bildern in verschiedenen Substraten wurzelnder und in Wasser kultivierter Pflanzen zusammengehalten, zeigt aber ganz deutlich, wie sehr der Ablauf der Bewegung

von den wasseraufnehmenden Teil abhängig ist. Die veränderte Wasseraufnahme geht auch bei vorliegenden Versuche nicht spurlos am Blatte vorüber; wir sehen zunächst eine deutliche Verschiebung des Rythmus, dem allerdings nicht jene starke Unregelmässigkeiten vorangehen, wie sie Kurve 47 zeigt. Wenn Brouwer bei seinen abgeschnittenen Blättern in der Regel die Erhaltung des Tagesrythmus feststellen konnte, so ist das dem regulierenden Einfluss des Lichtes zuzuschreiben.

Fig. 9 (Kurve 59)

In zweifacher Hinsicht ist das Ergebnis des in Kurve 59 dargestellten Versuches beachtungswert; wir sehen neuerlich mit aller Deutlichkeit 1. bei Betrachtung der Veränderung des Bewegungsbildes der in Sägemehl wurzelnden Pflanze nach dem operativen Eingriff die Erhöhung der Beweglichkeit bei Befreiung von den hemmenden Einfluss des Substrates; nach Oszillationen äusserst kleiner Amplitude vom Beginn des Versuches bis zu dem um 11 Uhr erfolgten operativen Eingriff, setzen sofort nach erfolgter Trennung sehr ansehnliche Blattbewegungen ein. Diese sind 2.) 4 Tage hindurch unbeschadet ihrer Lebhaftigkeit ohne gesetzmässigen Rythmus und stellen auf längere Zeit ausgedehnt ein Seitenstück jener Störung dar, die wir schon in Kurve 47, dort nur kurz andauernd, beobachtet hatten. Auch nach Ablauf dieser längeren Störung scheint nun aber die übliche rythmische Bewegung einzusetzen (siehe 5.9.16 Uhr bis 6.9.9 Uhr), die aber leider vermutlich wegen allzulanger Ausdehnung der Störung vom Blatt nicht weiter beibehalten wird.

V e r s u c h e i n R o h r z u c k e r l ö s u n g

Da die bisherigen Versuche ergeben hatten, dass wohl die Lösung der Wurzel von den wasserbindenden Kräften des Substrates, nicht aber die Reduktion der wasseraufnehmenden Fläche von Einfluss auf die Beweglichkeit des Blattes ist, es mithin wesentlich auf jene Kräfte anzukommen scheint, die den Eintritt des Wasser in den pflanzlichen Organismus beeinflussen, sollte geprüft werden, welchen Erfolg die im gleichen Sinne wirkende Erschwerung der Wasseraufnahme

aus einer Umgebung höheren osmotischen Wertes hat.

Meine Versuche begann ich mit einer 0.5 Moligen Rohrzuckerlösung. Die Ergebnisse zeigten mit einer einzigen Ausnahme eine weitgehende Reduktion der Bewegung, nicht selten Bewegungslosigkeit, sowohl gegenüber dem Verhalten der in feuchtem Sägemehl wurzelnden, als auch in reinem Wasser kultivierten Pflanze. Die erwähnte Ausnahme sei nur kurz besprochen.

Fig. 10 (Kurve 69)

Wir sehen, wie das Blatt der in Sägemehl wurzelnden Pflanze zwar nicht starke, aber immerhin deutlich bemerkbar tagesrythmische Bewegungen schreibt. Nach Uebertragung in 0.5 Molige Rohrzuckerlösung treten lebhaftere Oszillationen auf, um nach Verlauf von 3 Tagen in einem ruhigen, eben noch wahrnehmbaren, Tagesrythmus überzugehen. Der Ausfall dieses Versuches lehrt, dass bei Anwendung niederer Konzentrationsgrade allmähliche Uebergänge zwischen den lebhaften Bewegungsbildern in reinem Wasser und der in unserem Versuche mit $1/2$ Moliger Rohrzuckerlösung grösstenteils auftretenden Bewegungslosigkeit gefunden werden könnten. Leider konnten zeitmangels derartige Versuche nicht mehr durchgeführt werden. Immerhin sprechen die gewonnenen Erfahrungen im Sinne der Ergebnisse der früheren Versuche.

V e r s u c h e m i t r e d u z i e r t e r B l a t t f l ä c h e

Die bisherigen Versuche sollten zeigen, wie die Erschwerung der Wasseraufnahme das Bewegungsbild beeinflusst. Naturgemäss musste sich die Aufmerksamkeit nun auch auf eine etwa vorhandene Beeinflussbarkeit des Bewegungsbildes durch die Wasserabgabe lenken. Zu diesem Zwecke experimentierte ich zunächst mit Blättern, denen nach Aufzeichnung tagesrythmischer Bewegungen Teile der transpirierenden Fläche genommen wurden. Die Pflanzen vertrugen diesen Eingriff im Allgemeinen sehr schlecht. Sie reagierten gewöhnlich mit der Einrollung der vorerst vollkommen ausgebreiteten Spreiten. Nur bei 2 Individuen trat diese Störung nicht ein und diese zeigten bei Reduzierung

der Blattfläche auf die Hälfte keinerlei Beeinflussung des Bewegungsbildes. Die reduzierten Blätter setzten den Rythmus der ganzen Blätter fort, wobei sich selbstverständlich die im ersten Kapitel dargelegte allmähliche Verschiebung und Verkleinerung der Bewegungsamplitude zeigte..

Da die Herabsetzung der Wasserabgabe auf den eben beschriebenen Wege entweder zu gar keinem Resultate führt oder in den herangezogenen zwei Fällen ihre Belanglosigkeit dartat, sollte die Herabsetzung der Wasserabgabe auf einem zweiten Wege erzielt werden.

V e r s u c h e i n d e r f e u c h t e n K a m m e r

Für diese Versuchsreihe, bei der ich mit künstlicher Herabsetzung der Wasserabgabe arbeitete, wählte ich eine feuchte Kammer. Die relative Feuchtigkeit hielt sich hier zwischen 85 - 90 %.

Zum Versuche diente mir ein grosser Kasten aus Pappendeckel in Zylinderform gezimmert, der aus Boden und Deckel bestand; in beiden Teilen befand sich seitlich ein 8 cm langer Schlitz, in dem der Glashebel genügend Bewegungsfreiheit besass. Der Topf mit der Pflanze wurde am Boden auf einer Schale mit Wasser auf Holzleisten aufgestellt. An den Seiten hingen feuchte Fliesspapierstreifen, die für eine reichliche Feuchtigkeitsanreicherung der Kammer sorgten. Die Feuchtigkeitsdifferenz zwischen dem Versuchsraum und dem Pappendeckelkasten betrug durchschnittlich 20 %, was an zwei Haarhygrometern, wovon das eine innerhalb, das andere ausserhalb der erwähnten Kammer aufgestellt war, abgelesen werden konnte.

Während der 2jährigen Zeit meines Experimentierens war mir aufgefallen, dass die Bewegungstätigkeit in den Wintermonaten in jedem Substrate eher eine intensivere ist, als in den Sommermonaten. In den Wintermonaten ist die Luft im Versuchsraum trotz Spritzen trockener, sie beträgt gegen 65 % hingegen in den Sommermonaten, da nicht geheizt wird 75 % und darüber. Ich glaubte bestimmt annehmen zu können, dass man in der grossen Feuchtigkeitsdifferenz

die Ursache für die Unterschiede der Bewegung in den beiden Jahreszeiten zu suchen habe. Aus dieser Ueberlegung heraus versprach ich mir von den Versuchen, die in einem fast mit Feuchtigkeit gesättigtem Raume stattfanden, sehr viel. Aber anstatt gegenüber dem Bewegungsbild, dass das Blatt im freien Versuchsraum zeigte nun anders, im Sinne grösserer Bewegungsträgheit zu reagieren, konnte ich so gut wie keinen Unterschied in den Bewegungsbildern feststellen.

Aus den Versuchen ergab sich, dass von einem Träger werden der Bewegung unter den obwaltenden Bedingungen nicht die Rede sein kann, obwohl die Wasserabgabe zweifellos herabgesetzt ist. Es galt noch zu prüfen, ob nicht die Wasserabgabe in Dampfform durch Guttation ersetzt werde. Wiederholt betrachtete ich die Blätter mit einer 10 mal vergrössernden Lupe, aber es gelang mir nicht Wasser in Tröpfchenform zu beobachten.

So sehen wir denn, dass im Gegensatz zu dem offenkundigen Einflusse erschwerter Wasseraufnahme, die Wasserabgabe für den Charakter des Bewegungsbildes von keinerlei Bedeutung ist. Mit der Wasseraufnahme und Abgabe ändern sich aber zweifellos die Wassertranslokationsverhältnisse im Organismus. Es sollte nun untersucht werden, ob zur Erzielung der Blattbewegung eine Wassertranslokation überhaupt notwendig ist, oder ob die Bewegung auch bei Ausschaltung des normalen Wasserstromes oder zum mindesten weitgehender Herabsetzung desselben, noch ausgeführt werden kann und wie.

V e r s u c h e m i t K a k a o b u t t e r v e r s c h l u s s

Diese wurden mit Blättern durchgeführt, die nach Art der auf Seite 17 mitgeteilten Versuche von einer in Sägemehl wurzelnden Pflanze abgetrennt wurden. Es wurde das Blatt an Ober- und Unterseite, Stiel und Stielschnittfläche mit einer dünnen Schichte Kakaobutter bestrichen. So war Wasseraufnahme und Wasserabgabe unterbunden. Die Versuche fielen alle negativ aus; innerhalb weniger Stunden rollten sich die Blätter ein. Durch die Keulenhaare, die

nicht ganz von der Kakaobutter überstrichen waren, schien doch ein Teil des im Blatte vorhandenen Wassers zu verdünsten. Auch die Schädigungen, die das Blatt durch das Fehlen der Durchlüftung erfuhr, machte es nicht mehr lebensfähig. So liess sich mit Rücksicht auf diese weitgehenden Schädigungen die gestellte Frage leider nicht beantworten,

V e r s u c h e m i t e r w ä r m t e n W a s s e r .

Nachdem die bisherigen Versuche gezeigt hatten, dass die vom Wasser umspülte Wurzel zu einem viel lebhafteren Bewegungsbilde führt, als es unter den gegebenen Verhältnissen die in einem festen Substrate wurzelnde Pflanze zu bieten im Stande ist, sollte schliesslich noch versucht werden, ob und in welchem Sinne sich das Bewegungsbild verändern lässt, wenn die Wasserversorgung durch Erhöhung der Gesamtlebenstätigkeit der Wurzel gesteigert wird. Diese Versuche sollten zeigen, ob dem Temperaturfaktor, dem auf die umgebende Luft bezogen, für die Ausführung der Bewegung keine Bedeutung beigemessen wurde, nicht doch hierfür einige Bedeutung zukomme. Was die umgebende Luft anlangt, hatte schon Stoppel gefunden und bestätigt es in ihrer letzten Arbeit in noch grösserem Umfange, dass kein Zusammenhang zwischen Schwankung der Lufttemperatur und dem Bewegungsrythmus der Pflanzen bestehe. Dies konnte auch durch Aufnahme von 12 Temperaturkurven von uns bestätigt werden.

Was macht aber die Pflanze, wenn die erhöhte Temperatur nur auf ihre Wurzel einwirkt ?

Zur Prüfung dieser Frage liess ich mir ein Gefäss aus Zinkblech herstellen, an dessen Unterseite eine Einbauchung angebracht war, gross genug um eine elektrische Birne auf kleinem Holzfuss zu fassen. Ich benützte eine 32 kerzige Birne, die das Wasser auf konstanter Temperatur hielt. Je nach der Menge des Wassers, das man in das Gefäss füllte, hatte man es in der Hand, für die einzelnen Versuche die Temperatur zwischen 30 und 36 Grad zu halten. Durch häufiges Umrühren sorgte ich für eine gründliche Durchmischung der einzelnen Wasserschichten. Verschluss war das Gefäss durch einen aus 2 Teilen bestehenden Holz-

deckel, der eine Oeffnung für die Pflanze, eine 2. für den Galgen und eine 3. für das Thermometer enthielt. (Schematische Darstellung der Versuchsanordnung gibt Fig. 11)

Der Ausfall dieser Versuche, die mit verschiedenen Temperaturen von 27 bis 36 Grad durchgeführt wurden, ist besonders bei Temperaturen von 30 Grad aufwärts ausserordentlich übereinstimmend. Er wird durch beiliegende Kurve Fig 12 (Kurve 80 II), die als für diese Experimente typisch bezeichnet werden kann, gut charakterisiert. Wir sehen wie nach Uebertragung der Pflanze aus dem Sägemehl in welchem das Blatt tagesrythmische Bewegungen schrieb, in das warme Wasser (30 Grad), das Bewegungsbild eine ganz auffällig Veränderung ^{erhält} erfährt. An dieser ist zunächst das Auftreten namhafter Oscillationen und in der Folgezeit die ansehnliche Vergrösserung der rythmischen Bewegungsamplitude beteiligt. Zudem ist der Rythmus gegenüber dem Verhalten im Sägemehl sehr wesentlich verändert: Von einem Tagesrythmus ist keine Rede mehr, er wird mehr oder weniger durch einen Halbtagsrythmus ersetzt, in dem vom 9. l. angefangen ungefähr um Mitternacht und um die Mittagszeit Senkungsmaxima aufeinanderfolgen. Dieser Halbtagsrythmus kommt aber nur ausnahmsweise zustande und es finden sich zwischen diesem Rythmus und dem üblichen Ganztagsrythmus verschiedene Uebergänge.

Die Erwärmung des Wassers nur bis 27 - 28 Grad steigert die Bewegung nicht dermassen.

Auch die Kurven, die die Pflanze im Wasser schreibt sind typische Wasserkurven wesentlich erleichterter Beweglichkeit, reich mit Oscillationen durchsetzt. Letzteres Merkmal ist besonders charakteristisch für die Art der Bewegung, sowohl im kalten, als in noch gesteigertem Masse im warmen Wasser.

Haben die Versuche, die den Versuchen mit warmen Wasser vorangehen gezeigt, dass die letzten Ursachen der Blattbewegung in der Bewegungszone selbst liegen, aber in starkem Masse von der Wasseraufnahme abhängig sind, so haben die Versuche mit warmen Wasser gezeigt, dass sie in noch höherem Masse von der Gesamtlebenstätigkeit der Wurzel beeinflusst werden. Rücksichtlich der Einwirkung auf das

Bewegungsbild von Seiten der Temperatur, die, wie wir aus den bisherigen Versuchen sahen, ohne Einfluss ist, zeigen diese Versuche, dass ein solcher Einfluss wohl möglich wäre, wenn das wasserhältige Substrat (Erde, Sand, Sägemehl) und schliesslich das Wasser selbst, ebenso rasch auf die Aenderungen der Wärmezufuhr reagierte, wie die Luft.

4. A l l g e m e i n e B e t r a c h t u n g e n .

Zu welcher Stellungnahme berechtigen nun die geschilderten Versuche ? Wir haben gesehen, dass die letzten Ursachen der rythmischen Bewegung in der Bewegungszone selbst liegen, dass aber diese Bewegungen im hohen Masse von der leichteren oder schwereren Wasseraufnahme und von der Veränderung der Lebenstätigkeit der Wurzel beeinflusst werden können. Wir haben ferner gesehen, dass auch bei den Kurven im gleichen Substrate (Erde, Sand, Sägemehl) und bei gleichbleibenden sonstigen Aussenbedingungen von einer Einheitlichkeit der Bewegung, von einem konstanten Senkungsmaximum nicht die Rede sein kann. Ein ständiges Maximum um 4 Uhr morgens wie es Stoppel fand, konnte von mir ebensowenig, wie von Schweidler und Sperlich festgestellt werden. Wohl aber konnte festgestellt werden, dass im Laufe der Entwicklung der Pflanze eine Verschiebung des Senungsmaximum, eine Verkleinerung der Schwinungsamplitude, kurzum Veränderung des Bewegungsbildes wahrgenommen werden können. Zudem stellte es sich heraus, dass diese Veränderungen durchaus nicht mit der morphologischen Ausgestaltung des Blattes parallel zu laufen brauchen, derart, dass in vielen Fällen wohl ausgebildete Blätter nicht am Anfange ihrer Bewegungstätigkeit stehen, sondern damit schon in noch nicht entwickelten Zustand begonnen haben.

Kann man aber überhaupt für diese, wenn auch grösstenteils rythmischen, aber im Grossen und Ganzen unregelmässigen Bewegungen

einen äusseren, sich rythmisch ändernden Faktor als Ursache annehmen? Das Senkungsmaximum des Blattes liegt bald hier, bald da, sogar am Vormittag vermag es aufzutreten, eine strenge Gesetzmässigkeit tritt nicht zu Tage. So kommen wir unabweichbar zum Schluss, dass wir in diesem Rest der nyctinastischen Bewegungen einen von inneren Faktoren geregeltes Geschehen vor uns haben. Das Schwingen des Blattes innerhalb 24 Stunden ist zweifellos vorhanden, wenn auch vielfach durch äussere Faktoren, die zum Teile durch die gegenwärtige Arbeit charakterisiert erscheinen, mehr oder weniger verdeckt. Das Schwingen ist vorhanden, aber ohne Fixierung auf einen bestimmten Zeitpunkt. Es äussert sich auch im Dunkeln, aber erst durch das Hinzutreten des Lichtes tritt die gesetzmässige, nicht nur zeitliche, sondern auch gestaltliche Regelung ein.

Um den Unterschied zwischen der Bewegung am Lichte und der bei Wechsel von Tag und Nacht deutlich hervortreten zu sehen, wurden wiederholt Beobachtungen an Pflanzen, die dem täglichen Lichtwechsel ausgesetzt waren, vorgenommen. Das Nordhaus, in dem die Versuchspflanzen beobachtet wurden, lag im gleichen Stockwerk, wie die Dunkelkammer und war nur ganz geringfügigen Schwankungen von Temperatur und Feuchtigkeit ausgesetzt. Die Unterschiede dieser Kurven im Vergleich zu den in der Dunkelkammer beschriebenen sind ungemein auffällig. Hier ist eine strenge zeitliche Regelmässigkeit vorhanden, die Höhe der Amplitude ist so gross, dass der Hebel stets über die beruste Trommel hinausarbeitete; der Ausschlag übertrifft den der Wasserkurve. Ferner haben wir ein ungemein reiches Auftreten von Oscillationen in demselben und noch gesteigertem Masse, wie wir es an den Kurven im Wasser beobachten konnten. X

In den nyctinastischen Bewegungen der Blätter und Blüten (Stoppel 1910) haben wir nicht die einzige Erscheinung mit unauflösbaren Kern. Er ist fast bei allen rythmischen Erscheinungen vorhanden. Aber auch bei den heute im Vordergrund des Interesses

stehenden Bewegungen des windenden Sprosses und der Ranken, an denen geotropische und autotrope Reaktionen in wechselnder Wirkung und aufeinanderfolgend nachgewiesen werden, fehlt die Fassbarkeit dieses Wechsels. Was das Winden, die kreisförmige Bewegung für den radiär gebauten Spross ist, das ist das Schwingen in annähernd einer Ebene für das dorssiventrale Organ, das Blatt. Der einzige Unterschied liegt bei den Bewegungen des Blattes im annähernd 24 stündigem Wechsel von Hebung und Senkung.

Wir haben in den nyctinastischen Bewegungen, wie die vorliegenden Versuche gezeigt haben, ein äusserst komplexes Phänomen vor uns. Die letzten Ursachen für die rythmische Bewegung des Blattes müssen, wie meine Versuche und -allerdings unter dem regulierenden Einfluss von Tag und Nacht - schon früher Brouwer gezeigt hat, im Blattgelenk selbst liegen. Daneben kommt aber für das endgültige Bewegungsbild die Wurzeltätigkeit in förderndem oder hemmendem Sinn in Betracht. So erscheint die Bewegung als resultierende vieler Teilprozesse im Organismus, von denen die geschilderten 2 festgestellt werden konnten. Arbeiten die einzelnen Teilprozesse miteinander so tritt als Ergebnis eine schöne Bewegungskurve auf. Arbeiten sie nicht gleichsinnig, so interferieren sie gewissermassen und der Ausdruck ihres harmonischen Zusammenwirkens, die Bewegung, wird abgeflaut oder sistiert. Nur aus einem gegenaneinanderwirken der in den einzelnen Organen sich abspielenden Prozesse kann man wohl das ständige Fehlen von Tagesrythmen bei manchen Versuchen erklären. Auch Goebel (1916) erklärt den öfteren Bewegungsstillstand durch das antagonistische Verhalten von Entfaltungsbewegung und Tagesrythmik. So kann man Brouwer in einer Behauptung nicht Recht geben; er sagt: " so sehen wir, dass die Schlafbewegungen im Blatt lokalisiert sind und dass die Prozesse, die sich in Wurzel und Stengel abspielen wenig Einfluss auf die nyctinastischen Bewegungen haben."

Wohl vermag das Blatt und Gelenk losgelöst von den anderen Organsystemen Bewegungen auszuführen, aber eine Regelung, eine Gesetzmässigkeit tritt erst durch das Zusammenarbeiten der einzelnen Teile ein.

Mit der Veränderung des Wasserhaushaltes haben wir die Möglichkeit, das Bewegungsbild zu fördern oder zu hemmen in der Hand. Bei Goebel (1920) finden wir eine Reihe von Angaben die in diesem Sinne sprechen. "Wenn bei manchen Pflanzen die Keimlinge keine Schlafbewegungen zeigen, während ältere Pflanzen sie aufweisen, so kann dies von der Wasserzufuhr abhängen, die durch die Bewurzelung bedingt wird. Stecklinge von *Calliandra tetragona* zeigen keine Schlafbewegung bis das Wurzelsystem kräftig war "oder : " wird *Caesalpinia Sappan* abgeschnitten und werden die Zweige ohne Wasser gelassen, so treten keine Schlafbewegungen ein."

In diesem Sinne spricht auch die Tatsache, dass wir bei xerophilen Pflanzen Schlafbewegungen selten, bei Wasser und Sumpfpflanzen sie häufig treffen.

Stoppel fand in ihrer letzten Arbeit, dass eine Temperatursteigerung öfters tagesrythmische Bewegungen auslöse. Auch sie hält es nicht für ausgeschlossen, dass es sich um einen Einfluss der Temperatur auf die Transpiration handle; die vermehrte Transpiration könne in dem Sinne wirken, dass sie einen Hemmungsfaktor für die tagesrythmische Bewegung beseitige. Dazu ist zu sagen, dass meine Versuche keine besondere Beeinflussung des Bewegungsbildes durch Aenderung der Transpiration zu Tage gefördert habe, dass diese Beeinflussung vielmehr bei jenen Faktoren zu suchen ist, die die Wasseraufnahme regulieren, insbesondere die Wasserbindenden Kräfte des Substrates, daneben auch die Wassertranspiration^{loc}, soferne dieselbe von der Gesamtlebentätigkeit der Wurzel abhängig ist.

Dadurch Stoppel (1916) die elektrische Leitfähigkeit der Atmosphäre als massgebender Faktor in die Literatur eingeführt wurde, bemühte ich mich, nichts, was in diesem Sinne sprechen könnte, ausser Acht zu lassen. In Innsbruck ist durch das nur allzuhäufige Auftreten des Föhn oft elektrisch veränderte Luft, mit stark erhöhter Leitfähigkeit; ich konnte aber an Föhntagen keiner-

lei Störungen der Bewegungskurven gegenüber föhnlosen Tagen feststellen.

Auch die Versuche mit Blatt und Gelenk allein sind, soweit es sich um Aenderungen von Strömungsverhältnissen in der Pflanze handelt, ein Beweis mehr gegen die Anschauung, dass elektrische Einflüsse für die Bewegung massgebend seien. Der elektrische Strom, der eine gewöhnlich in Erde getopfte Pflanze durchfliesst, ist nach Schweidler und Sperlich so gering, dass er physiologisch fast sicher unwirksam ist. Wievielmehr muss das noch bei Versuchen der Fall sein, in denen nur Blatt und Gelenk, isoliert von Erdboden und Topf, verwendet wurden.

Z u s a m m e n f a s s u n g d e r E r g e b n i s s e .

1.) Trotz gleichmässiger Temperatur und Feuchtigkeit verändert die im gleichen Raum beobachtete Pflanze ihr Bewegungsbild im Lauf der Entwicklung. Beim Aelterwerden tritt das Senkungsmaximum später ein, mit kleiner werdender Amplitude, bis die Bewegungstätigkeit allmählich vollkommen erlischt. Die Bewegungsbilder der einzelnen Pflanzen miteinander verglichen zeigen hinsichtlich der Zeit ihres Senkungsmaximums und der Amplitude die grösste Verschiedenheit.

2.) Ein Parallelismus zwischen morphologischer Ausprägung des Blattes und seinem physiologischen Verhalten ist nicht vorhanden. Noch nicht fertig entwickelte Blätter zeigen oft schon eine rege Bewegungstätigkeit; ein vollkommen ausgestaltetes Blatt kann dagegen schon die Periode seiner Schwingungsfähigkeit hinter sich haben. Häufig gehen aber morphologische Ausprägung und physiologisches Verhalten Hand in Hand.

3.) Versuche in denen die Pflanze mit ihrem gesamten Wurzelwerk in Leitungswasser gegeben wurde, haben durch ihre gesteigerte Bewegungsfreudigkeit gezeigt, dass die Loslösung der Wurzeln von

den wasserbindenden Kräften des Substrates von günstigem Einfluss auf die Bewegungstätigkeit ist.

4.) Aus den Versuchen mit reduziertem Wurzelwerk, in denen der Ausschlag der Bewegung beibehalten wird, sehen wir, dass die Bewegung unabhängig ist von der Grösse der Wasseraufnehmenden Oberfläche.

5.) Auch das von der Pflanze isolierte, im Dunkeln beobachtete Blatt, behält die Fähigkeit zur Bewegung bei.

6.) In den Versuchen mit Rohrzucker setzt die Bewegung aus. Diese Versuche bestätigen die Ansicht, dass durch die wasserbindenden Kräfte des Substrates das Bewegungsbild weitgehend beeinflusst wird.

7.) Die Transpirationsverhältnisse üben keinen nachweisbaren Einfluss auf die Bewegungstätigkeit aus, was aus den Versuchen in der feuchten Kammer, bei denen trotz bedeutender Herabsetzung der Transpiration die Bewegungstätigkeit fort dauerte, hervorgeht.

8.) Steigern wir durch Temperaturerhöhung die Gesamtlebend-
tätigkeit der Wurzel und fördern wir somit die Wasseraufnahme und Wasser-
translokation, so tritt ein ungemein reges Bewegungsbild zu Tage.

9.) Mit Rücksicht auf die Versuche, die ergeben haben, dass von einer gesetzmässigen zeitlichen Fixierung des Rythmus nicht die Rede sein kann, dass das Maximum der Senkung im Lauf der Entwicklung einer und derselben Pflanze und im Vergleich mit anderen Pflanz-
^{bei} ^{mehreren} zu den verschiedensten Tages- und Nachtstunden fallen kann, mit Rücksicht darauf kann von einem Unbekannten äusseren, die Bewegung verursachenden Faktor X, nicht die Rede sein.



Zum Schluss freue ich mich, Herrn Prof. Sperlich, der mich zur vorliegenden Arbeit angeregt und sie in ihrem ganzen Verlauf mit grossem Interesse verfolgt hat, meinen herzlichsten Dank ausdrücken zu können. Ebenso danke ich dem Herrn Institutsvorstand, Hofrat Heinricher für die Bereitwilligkeit, mit welcher mir die Mittel des Institutes zur Verfügung gestellt wurden.

L i t e r a t u r v e r z e i c h n i s

- Brouwer G. 1925 : *On the periodical movements of the primary leaves of d. ens.*
Köninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. (P.C.)
- Brouwer G. 1926 : De periodieke Bewegingen vande primaire Bladeren.
bij canavalia ensiformis. Diss. Utrecht.
- Cremer H. 1923 : Untersuchungen über die periodische Bewegungen
der Laubblätter. Zeitschr. f. Bot. Bd. 15
- Goebel K. 1916 : Das Rumphiusphänomen und die primäre Bedeutung
der Blattgelenke. Biolog Zentralblatt Bd. 26.
- Goebel K. 1920 : Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren
teleogische Deutung. G. Fischer
- Huber B. 1924 : Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze.
Jahrbücher für Wiss. Bot. Bd. 64
- Pfeffer W. 1909 : Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbe-
wegungen der Blattoorgane. Abhandl. d. math. phys. Klasse
der kg. sächs. Ges. der Wiss. Bd. 30.
- Pfeffer W. 1915 : Beiträge zur Erkenntnis der Entstehung der Blatt-
bewegungen. Ebenda Bd. 34.
- Schweidler-Sperlich : Die Bewegungen der Primärblätter bei etiolierten
1922 : Keimpflanzen von Phas. mult. Zeitschr. f. Bot. Bd. 14
- Stern K. 1924 : Elektrophysiologie der Pflanzen.
- Stoppel R. 1910 : Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Oeffnen und
Schliessen einiger Blüten Zeitschr. f. Bot. Bd. 2.
- " " 1912 : Ueber die Bewegung der Blätter bei Konstanz der Aus-
senbedingungen. Ber. der d. bot. Ges. Bd. 30.
- " " 1916 : Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von Phas. mult.
von verschiedenen Aussenbedingungen. Zeitschr. f. Bot.
Bd. 8.
- " " 1920 : Die Pflanze in ihrer Beziehung zur atmosphärischen
Elektrizität. Zeitschr. f. Bot. Bd. 12.
- " " 1926 : Die Schlafbewegungen der Blätter von Phas. mult. in Island
zur Zeit der Mitternachtsonne. Planta Bd. 2 Heft 2/3