

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

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

Walde, Irmgard

[1926]

1. Einleitung

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 wohl abgemessenen 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-