

## 5. G. Haberlandt: Über den Einfluss des Schüttelns auf die Perzeption des geotropischen Reizes.

(Eingegangen am 20. Januar 1908.)

In zwei früheren Arbeiten<sup>1)</sup> habe ich gezeigt, daß durch ein rasches Schütteln resp. Stoßen eines in der geotropischen Reizlage befindlichen Organs die Präsentations- und Reaktionszeit bedeutend verkürzt wird. Da dieser Einfluß des Schüttelns, soweit es sich um die Reaktionszeit handelt, nur dann zu beobachten ist, wenn sich das parallelotrope Organ in horizontaler Stellung d. i. in der Reizlage befindet, nicht aber dann, wenn es in der geotropischen Gleichgewichtslage geschüttelt wird, so kann der Erfolg des Schüttelns nur auf einer Steigerung der Reizintensität beruhen. Aus diesem Grunde stellt das Ergebnis der von mir angestellten Schüttelversuche eine bemerkenswerte Stütze der Statolithentheorie dar.

Unabhängig von mir hat auch FR. DARWIN<sup>2)</sup> derartige Versuche angestellt, wobei er als Schüttelapparat eine auf elektrischem Wege in Schwingungen versetzte Stimmgabel benützte. Er konstatierte gleichfalls eine sehr ansehnliche Beschleunigung der geotropischen Krümmung.

Im vorigen Jahre hat H. BACH<sup>3)</sup> die Schüttelversuche mit einem Apparate, der dem meinigen ähnlich ist, wiederholt; das Gesamtergebnis war aber ein negatives: BACH findet, „daß Schütteln mit oder ohne Stöße ohne jeglichen Einfluß auf die Länge der Präsentations- und Reaktionszeit ist“. Vorsichtigerweise fügt er aber hinzu (l. c. S. 113), daß dieser gegenteilige Ausfall seiner Versuche natürlich keinen Beweis gegen die Statolithentheorie bilden könne. Immerhin müssen aber die Versuchsergebnisse BACHs den Gegnern dieser Theorie willkommen sein. KNIEP

1) G. HABERLANDT, Zur Statolithentheorie des Geotropismus, Jahrb. f. wiss. Bot. 38, S. 489 ff.; Bemerkungen zur Statolithentheorie, ebenda, 42. B. S. 344 ff.

2) FR. DARWIN, The Statolith-theory of Geotropism, Proc. of the Roy. Soc. Vol. 71, 1903,

3) H. BACH, Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen äußeren Faktoren, Jahrb. f. wiss. Bot. 44. B. 1907, S. 95 ff.

begrüßt sie, ihre Exaktheit hervorhebend, in der Botanischen Zeitung (1907 S. 388) mit den Worten: „Damit ist eine wichtige experimentelle Stütze der Statolithentheorie gefallen“<sup>1)</sup>. In derselben Nummer der Bot. Ztg. (S. 389) behauptet auch FITTING, unter dessen Leitung BACH seine Arbeit ausgeführt hat, daß damit die Bedeutungslosigkeit des Schüttelns für die geotropische Perzeption „überzeugend“ dargetan wurde.

Wir wollen nun sehen, wie es mit der Beweiskraft der BACHschen Versuche bestellt ist.

In der Einleitung zur Besprechung seiner Schüttelversuche (l. c. S. 95) gibt BACH an, daß er mit einer vorgefaßten Meinung an die Versuche herantrat. Er zweifelte von vornherein an der Richtigkeit der von mir erzielten Resultate, da er bei Zentrifugalversuchen keine Abkürzung der Reaktionszeit beobachten konnte, wenn die Fliehkräfte größer waren als 1 *g*, und weil nach NOLL<sup>2)</sup> die stoßweise Reizung im Prinzip von der Zentrifugalwirkung nicht verschieden sei. Nun hat aber BACH bei seinen Zentrifugalversuchen nur Keimspresse von *Vicia faba* benützt; es ist natürlich unstatthaft, die so erhaltenen Resultate zu verallgemeinern und anzunehmen, daß sich auch die Stengel anderer Pflanzen, sowie auch die Wurzeln so verhalten müssen. Zur Widerlegung der gegenteiligen Versuchsergebnisse CZAPEKs wären ausgedehntere Versuche und zwar vor allem mit den von CZAPEK benützten Objekten notwendig gewesen.

Wenn ferner BACH ohne weiteres die Annahme NOLLs akzeptiert, daß die stoßweise Reizung prinzipiell von der Zentrifugalwirkung nicht verschieden sei und wenn er auf S. 113 geradezu von den „durch das Schütteln erzeugten Zentrifugalkräften“ spricht, so ist das sowohl vom physikalischen wie vom physiologischen Standpunkte aus unrichtig. Bei der Zentrifugalwirkung handelt es sich um einen konstanten Zug resp. Druck, bei den Schüttelversuchen dagegen um intermittierende Stöße resp. Druckkräfte. Diese Verschiedenheit der mechanischen Inanspruchnahme zu ignorieren, wäre, wie schon die Ranken lehren, vollkommen unzulässig.

Der von BACH benutzte Schüttelapparat ist nur in der auf S. 104 beschriebenen Modifikation geeignet, eine unbedingt stoßweise Reizung der Versuchsobjekte herbeizuführen. Ob die auf

1) Daß BACH die Versuchsergebnisse von FR. DARWIN nur bemängelt, nicht aber wiederholt, geschweige denn widerlegt hat, wird von KNIEP mit Stillschweigen übergangen.

2) Bot. Ztg. 1903, S. 135.

S. 97 erwähnte federnde Schraube hinreicht, um scharfe Stöße zu erzielen, ist mir zweifelhaft.

Während in meinen Versuchen die Stoßhöhe meist nur Bruchteile eines Millimeters betrug (l. c. S. 491), kehren in fast allen Tabellen BACHs Stoßhöhen (Amplituden) von 1—15 *mm* wieder<sup>1)</sup>. Ja selbst solche von 20 und 40 *mm* wurden zuweilen angewendet. Wenn man die Versuchsobjekte so hoch emporschleudert, darf man sich nicht wundern, wenn Schockwirkungen eintreten. BACH gibt selbst zu, „daß die Versuchspflanzen während des Schüttelns bei den großen Amplituden ziemlich starke Schwingungen machten“. Um sie zu vermeiden, wurden die Reagenzgläschen mit den abgeschnittenen Sprossen in weitere Reagenzgläser eingeschoben und darin befestigt. Über die in Töpfen befindlichen Keimlinge von *Vicia faba* wurden Glasröhrchen geschoben, oder die abgeschnittenen Sprosse wurden „auf einem Brettchen so befestigt, daß sie mit der beim Schütteln nach unten gerichteten Seite einem festen Widerlager aus Kork anlagen.“ Daß auf diese Weise die Vermeidung starker Schwingungen mit einem fortwährenden Anprallen der Sprosse an die Glaswände und Korklager resp. mit einer starken Verbiegung der die Ausspreizung bewirkenden Blüten- und Fruchtstiele (*Capsella*, *Sisymbrium*) verbunden ist, hat BACH unberücksichtigt gelassen.

Die schädigende Wirkung zu großer Stoßhöhen ist in den BACHschen Versuchen noch dadurch verstärkt worden, daß er die Versuchspflanzen häufig zu lange, 15—20 Minuten lang, geschüttelt hat<sup>2)</sup>. Bei meinen Versuchen dauerte das Schütteln, wenn es rasch erfolgte, immer nur 3—10 Minuten. Zu bemängeln ist ferner, daß BACH in den meisten Tabellen keine Angaben über die Zahl der Stöße pro Sekunde mitteilt. Auf S. 100 sagt er ganz im allgemeinen, daß sie, wenn nichts besonderes angegeben, ca. 4 bis 8 betragen habe. Da es aber durchaus nicht alles eins sein kann, ob man die Versuchspflanzen das eine Mal doppelt so rasch schüttelt als ein anderes Mal, so leidet durch eine solche summarische Angabe die Vergleichbarkeit der Daten in hohem Grade.

In allen Tabellen, welche sich auf die Reaktionszeit beziehen, wird diese bis auf eine Minute genau angegeben. Es handelt sich dabei immer um Durchschnittswerte, die auf Grund der Beobachtung einiger weniger (2—6, selten mehr) Versuchs-

1) So beträgt z. B. in der Tabelle 42 (S. 100) die Stoßhöhe einmal  $\frac{1}{2}$  *mm*, dreimal 2 *mm*, einmal 10 *mm* und siebenmal 15 *mm*.

2) Vgl. z. B. Tabelle 42, 43, 44, 45, 48, 49.

pflanzen berechnet wurden. Nun gibt BACH auf S. 99 an, daß „Eintritt und Verlauf der Krümmung in der kritischen Zeit immer von 10 zu 10 Minuten, in manchen Fällen auch von 5 zu 5 Minuten, kontrolliert wurden“. Es bedarf sonach keiner näheren Ausführung, daß es bei so langen Beobachtungsintervallen keinen Sinn hat, Reaktionszeiten von 41, 37, 28, 57 Minuten usw. in die Tabellen einzustellen. Es ist dies ein grober methodischer Fehler, der allein schon ausreicht, um die BACHschen Tabellen fast vollständig zu entwerten.

Besonders befremdend ist auch die Art und Weise, wie BACH seine Tabellen, die Reaktionszeit betreffend, zusammenstellt. In ein und derselben Tabelle werden behufs der Berechnung von Durchschnittszahlen die Ergebnisse von Einzelversuchen untergebracht, bei denen die Stoßhöhen (Amplituden) von 0,5—15 mm, 0,2—3 mm, 5—20 mm usw. schwankten und die Dauer des Schüttelns 5—20 Minuten betrug. So werden natürlich ganz ungleichwertige Versuchsergebnisse zusammengestellt, die Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchsreihen heben sich gegenseitig auf und das Endergebnis ist, daß im Mittel die Reaktionszeiten der geschüttelten und der nicht geschüttelten Pflanzen ungefähr gleich lang sind. Die Einflußlosigkeit des Schüttelns ist zahlenmäßig „bewiesen“.

Wenn man die BACHschen Tabellen genauer durchsieht, so kommt man immer wieder darauf, daß auch seine Versuche die Beeinflussung der Reaktionszeit durch das Schütteln mehr oder minder deutlich erkennen lassen. Als Beispiel will ich seine Tabelle 45 (S. 101), die sich auf die Keimsprosse von *Phaseolus multiflorus* bezieht, reproduzieren und besprechen.

Amplitude	Dauer des Schüttelns Min.	Reaktionszeit der Geschüttelten Min.	Reaktionszeit der Kontrollpflanzen Min.
3	5	41 (3)	48 (3)
3	20	36 (3)	33 (2)
15	5	41 (3)	41 (3)
15	5	37 (4)	54 (3)
20	5	28 (3)	41 (2)
15	10	56 (2)	56 (2)
15	20	57 (3)	46 (2)
		Mittel 41 (21)	46 (17)

In dieser Tabelle fällt sofort auf, daß jedesmal, wenn das Schütteln nur 5 Minuten lang dauerte, die Reaktionszeit der geschüttelten Pflanzen ansehnlich kürzer war, als die der Kontrollpflanzen. Nur beim dritten Versuch zeigte sich kein Unterschied.

Die Reaktionszeit betrug für die ersteren im Mittel 37, für die letzteren 46 Minuten. Wenn dagegen 20 Minuten lang geschüttelt wurde, verhielt sich die Sache umgekehrt. Die Reaktionszeit der geschüttelten Pflanzen betrug 46 Minuten, die der Kontrollpflanzen nur 39 Minuten. Bei 10 Minuten langem Schütteln war kein Unterschied bemerkbar. Statt nun der Sache näher nachzugehen und durch weitere Versuche den Einfluß der Dauer des Schüttelns festzustellen, werden alle Versuche kritiklos zusammengestellt und als Mittel der Reaktionszeit für die geschüttelten Pflanzen 41 Minuten, für die nicht geschüttelten 46 Minuten berechnet. Die kürzere Reaktionszeit der geschüttelten Pflanzen kommt also trotzdem noch immer zur Geltung. BACH hilft sich darüber mit der Bemerkung hinweg, daß *Phaseolus*-Keimlinge für derartige Versuche ein ungünstiges Material seien.

Unter diesen Umständen wird man begreifen, daß ich meine Angaben betreffs der Abkürzung der geotropischen Reaktionszeit durch das Schütteln in der Horizontallage auch ohne ausgedehntere neue Versuche vollkommen aufrecht erhalte. Nur mit den Keimwurzeln von *Vicia faba* und den Keimblattscheiden von *Avena sativa* habe ich in gleicher Weise wie früher neuerdings Schüttelversuche angestellt, die meine früheren Resultate vollkommen bestätigten. Ich halte es daher für überflüssig, näher darauf einzugehen.

Was die Beeinflussung der Präsentationszeit durch das Schütteln betrifft, so hat BACH gleichfalls keinen Unterschied im Verhalten der geschüttelten und der nicht geschüttelten Versuchsobjekte beobachtet. Da aber BACH Stoßhöhen bis zu 15 mm, ja 40 mm angewendet hat, so kann ich seinen Versuchen schon aus diesem Grunde keine Beweiskraft zuerkennen. Übrigens fällt auf, daß BACH für die geschüttelten Pflanzen ähnliche Präsentationszeiten gefunden hat wie ich, während er für die nicht geschüttelten Kontrollpflanzen viel kürzere Präsentationszeiten ermittelte. Das hängt wenigstens zum Teile wahrscheinlich damit zusammen, wie BACH die Präsentationszeit bestimmt hat. (Vgl. S. 61.) Er brachte die (nicht geschüttelten) Pflanzen in der Horizontallage auf den Klinostaten und ließ dann nach Ablauf der gewünschten Induktionszeit die kontinuierliche Drehung beginnen. Indem so die Pflanzen allmählich aus der ursprünglichen Reizlage herauskommen, wird die Induktionszeit unabsichtlich etwas verlängert; das kann aber zu einer Fehlerquelle werden, wenn die Präsentationszeit ohnehin schon kurz ist. Sie kann dann noch kürzer erscheinen, als sie es wirklich ist. Die geschüttelten Pflanzen aber kamen gewiß nicht in genau der gleichen Orientierung, die sie während

des Schüttelns einnahmen, auf den Klinostaten. Vielleicht ist es für den Reizerfolg überhaupt nicht gleichgültig, ob die Versuchsobjekte nach der Induktion allmählich oder plötzlich in eine andere Lage gebracht werden.

Um die Präsentationszeit ruhig in der Horizontallage aufgestellter Keimwurzeln von *Vicia faba* zu bestimmen, brachte ich die Keimlinge nach der Induktion in um  $180^\circ$  gedrehter Stellung auf den Klinostaten, wo sie in der Stunde vier Umdrehungen machten. Bei einer Temperatur von  $17-19^\circ\text{C}$  betrug die Präsentationszeit 15–20 Minuten, also mehr als BACH (6 Minuten) und viel weniger als seinerzeit CZAPEK (50 Minuten) gefunden haben. Die Präsentationszeit der geschüttelten Keimwurzeln bestimmte ich bei meinen früheren Versuchen zu ca. 5 Minuten. Der Unterschied zwischen den Präsentationszeiten geschüttelter und nicht geschüttelter Keimwurzeln ist also noch immer groß genug.

Unter den Tabellen BACHs, die sich auf die Präsentationszeit beziehen, befindet sich eine, die in sehr deutlicher Weise den begünstigenden Einfluß des Schüttelns auf den Eintritt der geotropischen Reaktion erkennen läßt. Es ist dies die Tabelle 52 (p. 109); die Versuchsobjekte waren Blütensprosse von *Capsella*.

Stoßhöhe 2–15 mm. Zahl der Stöße pro Sekunde 6–10.									
Dauer der Induktionszeit		20	15	5	4	3	2	$1\frac{1}{2}$	Min.
Zahl der geprüften geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen . . . . .		8 (12)	9 (10)	44 (46)	5 (6)	15 (28)	4 (30)		(5)
Zahl der gekümmten geschüttelten (Kontroll-) Pflanzen . . . . .		8 (12)	9 (10)	41 (36)	5 (4)	13 (22)	4 (21)		(2)

Präsentationszeit der geschüttelten (Kontroll-)Pflanzen: unter 3 Minuten.

Vergleicht man diese Zahlen, so findet man folgendes: Nach einer Induktionszeit von 20 und 15 Minuten krümmten sich alle geschüttelten und Kontrollpflanzen. Nach einer Induktionszeit von nur 5, 4, 3 und 2 Minuten krümmte sich immer eine relativ größere Anzahl der geschüttelten Pflanzen. Nach 5 Minuten langer Induktion krümmten sich von 44 geschüttelten 41, von 46 nicht geschüttelten nur 36. Nach 4 Minuten langer Induktion krümmten sich alle 5 geschüttelten, von den 6 nicht geschüttelten nur 4. Ähnliches gilt für die 3 und 2 Minuten lange Induktionszeit. Der begünstigende Einfluß des Schüttelns ist also unverkennbar; BACH ist er allerdings vollständig entgangen.

Zum Schluß will ich noch in Kürze auf ein theoretisches Be-

denken eingehen, das K. LINSBAUER<sup>1)</sup> gegen die Verwertung der Schüttelversuche geäußert hat. Er sagt: „Diese Experimente beweisen höchstens, daß das sensible Plasma den von den Stärkekörnern ausgeübten Stoß perzipiert, daß aber auch der statische Druck dieser Körner perzipiert wird, folgt daraus keineswegs.“ Er meint offenbar, daß, weil „die auf Stoß- oder Tastreizung reagierenden Pflanzenorgane durch statischen Druck nicht gereizt werden,“ die geotropischen Organe sich ebenso verhalten müßten. Er übersieht dabei, daß ich bereits in einer früheren Arbeit<sup>2)</sup> gezeigt habe, daß die geotropische Reizung resp. Krümmung auch bei zitterfreier Aufstellung in gewohnter Weise vor sich geht, daß also, wenn überhaupt die geotropische Reizung auf Druckwirkungen beruht, ein statischer, oder besser gesagt konstanter Druck als Reiz empfunden wird. Das ist keine „unbewiesene Hypothese,“ sondern eine experimentell festgestellte Tatsache. Ein Gegensatz zwischen Reizung durch Stoß und Reizung durch konstanten Druck, den LINSBAUER mißverständlicherweise aufstellt, existiert für die Statolithentheorie gar nicht; es handelt sich dabei vielmehr nur um graduelle Unterschiede: sinken die Stärkekörner, wie das bei gleichmäßig konstantem Druck der Fall ist, langsam in die sensible Plasmahaut ein, gehen also die lokalen Deformationen derselben allmählich vor sich, so ist die Reizintensität eine geringere, als wenn beim Schütteln die Stärkekörner rascher in die sensiblen Plasmahäute getrieben werden (vgl. l. c. S. 498), die Deformationen also schneller vor sich gehen und wohl auch ausgiebiger sind. Es handelt sich aber dabei durchaus nur um einerlei Art von Reizung.

Nach all dem muß ich sowohl das Tatsachenergebnis meiner Schüttelversuche, wie auch seine Interpretation in vollem Umfange aufrecht erhalten.

---

1) K. LINSBAUER, Über Wachstum und Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln, Flora, 97. B. 1907, S. 295.

2) Jahrb. f. wiss. Bot., 38. B. S. 486.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [26a](#)

Autor(en)/Author(s): Haberlandt Gottlieb Johann Friedrich

Artikel/Article: [Über den Einfluss des Schüttelns auf die Perzeption des geotropischen Reizes. 22-28](#)