©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Tafel V.

(Sämtliche Figuren von *Ceratium hirundinella* sind vom Verfasser nach Material aus ein und derselben Planktonprobe aus dem Wigrysee vom 24. August 1916 mit einem ABBE.schen Zeichenapparat bei gleicher Körperlage der Zellen und 300facher Vergrößerung entworfen worden. Fräulein H. LIMPRICHT war so freundlich, die Tafel zu zeichnen.)

Fig. 1—6. Varietäten der *Carinthiacum*-Form mit 2 Antapikalhörnern.
Fig. 7—13. Solche der *Austriacum*-Form mit 2 Antapikalhörnern und einem dritten rudimentären, das bei Fig. 7 nur schwach angedeutet ist.
Fig. 14—16. Uebergangsformen zur *Gracile*-Form mit 3 normalen Antapikalhörnern.
Fig. 17. Die *Gracile*-Form.
Fig. 18. Die *Robustum*-Form.
Fig. 19. Die *Scotticum*-Form.
Fig. 20—22. Uebergangsformen.
Fig. 23 u. 24. Die *Piburgense*-Form.

---

27. Peter Stark: Über den Einfluß von Kontaktreizen und mechanischem Reiben auf das Wachstum und den Turgeszenzzustand von Keimstengeln.

(Mit 3 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 19. März 1917.)

In meiner früheren Arbeit über Kontaktreizbarkeit (12) habe ich die Frage offen gelassen, auf welche Weise die tropistische Krümmung an der Pflanze vollzogen wird. Es lag zwar die Vermutung nahe, daß sich die Keimstengel und sonstigen berührungsempfindlichen Pflanzenorgane im Prinzip ähnlich verhielten wie die Ranken. Sicher war dies aber keineswegs, und auf alle Fälle bedurfte die Frage einer Nachprüfung. Es zeigte sich nun sehr bald, daß es bei einer solchen Untersuchung besonderer Vorsichtsmaßregeln bedarf. Werden nämlich die Wachstumsmessungen in einem verhältnismäßig trockenen Raum — bei 40 % Luftfeuchtigkeit etwa — ausgeführt, dann verursacht einseitiges Reiben mitunter zwar eine leichte Beschleunigung, manchmal aber auch einen Wachstumsstillstand oder sogar eine Verkürzung der markierten Zone bis um 10 %. Trotzdem spielt sich auch in diesem Falle eine Krümmung ab, die aber offenbar bloß die Folge eines Erschlaffungsprozesses ist,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

denn mitunter sinken die Keimlinge vollständig welk zur Erde hernieder. Es hat sich dann im weiteren Verlaufe gezeigt, daß dieses Erschlaffen bedingt ist durch die oberflächliche Entfernung von Wachsschichten, daß wir es hier also keineswegs mit einer Reizerscheinung zu tun haben. Natürlich kann dieser Vorgang das haptotropische Reaktionsbild in all jenen Fällen beeinflussen, wo die Atmosphäre nicht vollständig wasserdampfgesättigt ist. Es ergab sich für uns also die doppelte Aufgabe: 1. die Kontaktkrümmungen in reiner Form — mit Ausschluß der Welkungsvorgänge — zur Darstellung zu bringen und 2. die auffälligen Erschlaffungserscheinungen in ihrer Genese und Bedingtheit näher zu verfolgen. Darnach gliedert sich die folgende Untersuchung in zwei selbständige Abschnitte.

Die Experimente fanden im botanischen Institut in Leipzig statt. Wiederum bin ich Herrn Geheimrat PFEFFER für mannigfache Anregungen, ferner Herrn cand. rer. nat. RÖBER für die Ueberlassung einiger Versuchsdaten zu Dank verpflichtet.

I. Untersuchungen über den haptotropischen Krümmungsvorgang unter Ausschluß der Transpiration.

Die später näher zu begründende Tatsache, daß einseitiges Reiben allein schon infolge mechanischer Umstände einen bestimmt gerichteten Krümmungsvorgang herbeizuführen vermag, könnte zu der Ansicht verleiten, daß der Haptotropismus in manchen Fällen überhaupt nur vorgetäuscht war. Allerdings boten sich schon in der früheren Arbeit Anhaltspunkte dafür, daß ein solcher Einwand keineswegs stichhaltig ist. Ich möchte nur einige der wichtigsten Daten ganz kurz anführen. Es sind dies

1. die Tatsache, daß sich die Krümmungen auch unter Wasser vollziehen (*Agrostemma, Cannabis*);
2. daß sie auch dann zutage treten, wenn bloß einmal mit einem feuchten Gelatinestäbchen gerieben oder der Keimling mit einem Gelatinepanzer überzogen worden ist;
3. daß bei *Panicum* schon einmaliges einseitiges Streichen eine Reaktion auslöst, während bei 100 maligem beiderseitigen Reiben keinerlei Erfolg erzielt wird.

Zu diesen Argumenten gesellen sich noch eine Reihe anderer, die den gesamten Krümmungsverlauf, insbesondere die Leitungsvorgänge betreffen. Trotzdem empfahl es sich, nochmals die ganze Fragestellung aufzugreifen, besonders um festzustellen, ob die Krümmungsvorgänge sich bei Ausschluß der Transpiration etwas anders gestalten. Darüber soll im folgenden kurz berichtet werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1. Kontaktreizung unter Wasser.

Zunächst wurden die Versuche mit Kontaktreizung unter Wasser auf etwas breiterer Grundlage angestellt. Die Keimlinge wurden in kleinen Glaskuvetten großgezogen und dann in ein größeres Wasserbecken untergetaucht; hierauf wurden sie einseitig mit einem Korkstäbchen gerieben. Über die Experimente gibt Tabelle I Auskunft; hier sind auf der rechten Seite die entsprechenden Serien in Luft (60 % Feuchtigkeit) beigefügt. Es ergibt sich, daß in allen Versuchsreihen auch unter Wasser Reaktionen auftreten, die also nicht durch einseitigen Transpirationsverlust bedingt sein können. Ein Vergleich zeigt allerdings, daß 1. die Zahl der auftretenden Krümmungen wesentlich geringer ist als in Luft, und daß 2. die Reaktionszeit eine ganz auffallende Verlängerung aufweist. Aber diese Erscheinungen könnten sehr wohl lediglich dadurch bedingt sein, daß die Keimlinge unter Wasser abnormen Verhältnissen ausgesetzt sind. Um diesen Punkt zu klären, wurden entsprechende Versuche nicht unter Wasser, sondern im dampfgesättigten Raum angestellt.

Tabelle I. Kontaktreizung unter Wasser (24° C dunkel).

Versuchspflanze	Zahl der Indiv.	Kork, 20 mal, Wasser: Es haben reagiert nach 30′	60′	90′	Zahl der Indiv.	Kork, 20 mal, Luft: Es haben reagiert nach 30′	60′	90′
Agrostemma Githago	26	2	8	18	30	24	28	30
Avena sativa	19	2	5	5	33	31	33	33
Cannabis sativa	20	4	6	7	18	16	18	18
Hordeum vulgare	11	2	3	3	42	20	29	32
Linum usitatissimum	10	1	2	4	11	10	11	11
Sinapis alba	10	7	7	7	20	16	20	20

2. Versuche im dampfgesättigten Raume.

Die Versuche im Dampfraum wurden in verschiedener Weise angestellt. In einer ersten Folge von Serien wurden die Pflanzen an der Luft herangezogen, dann mit Kork einseitig gerieben und sofort nach der Reizung in den dampfgesättigten Raum gestellt, d. h. unter eine Glasglocke, die mit Filtrierpapier ausgelegt war und auf einer mit Wasser gefüllten Kristallisierschale ruhte.

In einer zweiten Reihe von Experimenten wurden die Keimlinge schon einige Stunden zuvor unter den Dampfraum verbracht und bloß während der Reizung vorübergehend herausgenommen.

Um auch noch diesen Übelstand auszuschalten, wurde ein besonderer Apparat hergestellt, der es gestattete, die Keimlinge im Dampfraum selbst zu reizen. Vermittels einer Leinwandmanschette,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die mit feuchter Watte umwickelt war und den notwendigen Bewegungsspielraum gewährte, wurde ein Glasstab in die Öffnung einer tubulierten Glocke eingeführt. An der Basis dieses Stabes war ein Korkbügel, der zum Reiben diente, unter einem rechten Winkel befestigt. Den Ansatz der Manschette an den Glasstab vermittelte ein durchbohrter Kork, durch den der Stab vor und nach der Reizung emporgezogen werden konnte.

Die Versuche aller drei Kategorien sind in Tabelle II zusammengestellt. Ein Überblick zeigt, daß der Prozentsatz der Reaktionen in der Regel deutlich geringer ist als bei den Vergleichsexperimenten in der Luft (60 % Feuchtigkeit); das gilt aber keineswegs allgemein, und die Serien mit *Hordeum, Helianthus* und *Linum* machen eine Ausnahme. Trotzdem scheint aus diesen Versuchen

Tabelle II. Kontaktreizung im Dampfraum und in der Luft. (24 ° C dunkel.)

	Streichzahl	gereizt, dann Dampfraum			Dampfraum, während des Reizes herausgenommen			im Dampfraum gereizt			Vergleichsserien in Luft		
		Ind.	Reakt.	%	Ind	Reakt.	%	Ind.	Reakt.	%	Ind.	Reakt.	%
Agrostemma Githago . .	20	6	4	67	20	14	70	21	15	71	30	30	**100**
Avena sativa .	20	—	—		10	5	50	—	—	—	33	33	**100**
Bidens tripartitus . . .	20	—	—	—	6	4	67	—	—	—	12	11	**92**
Cannabis sativa	20	8	5	63	—	—	—	6	6	**100**	18	18	**100**
Helianthus annuus . . .	20	—	—	—	—	—	—	12	11	**92**	14	12	86
Hordeum vulgare . . .	20	13	12	**92**	—	—	—	—	—	—	42	32	76
Linum usitatissimum . . .	10	4	4	**100**	—	—	—	9	8	89	21	19	90
Sinapis alba .	20	9	8	89	14	12	86	—	—	—	20	20	**100**
Vaccaria parviflora . . .	10	22	10	45	—	—	—	—	—	—	18	13	**72**

hervorzugehen, daß der Krümmungserfolg bei einseitigem Reiben an der Luft nicht vollständig auf Rechnung des Kontaktreizes zu setzen ist, sondern daß sich zwei fremdartige Vorgänge überlagern und steigern. Im übrigen bleiben aber alle früheren Ermittelungen über die haptotropischen Reaktionsvorgänge zu Recht bestehen. Die Empfindlichkeit für gedämpfte Reize ist, wie Versuche mit ganz leichtem, einmaligem Streichen ergeben, im Dampfraum keineswegs herabgesetzt (*Agrostemma, Linum*), und insbesondere spielen sich die auffälligen basipetalen und akropetalen Reizleitungsvorgänge unter der Glocke genau in derselben Form ab wie an der Luft (*Agrostemma, Linum, Helianthus*).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3. Versuche mit Kakaobutterstäbchen.

Zur Ergänzung wurde noch eine andere Methode angewendet, um den rein mechanischen Erfolg einseitigen Reibens und damit eine Beeinflussung der Transpirationsverhältnisse auszuschalten. Das Abreiben der Fettschicht wurde dadurch vermieden, daß der Kontaktreiz durch einen Glasstab vermittelt wurde, der mit einer Schicht von Kakaobutter überzogen war. Aus späteren Versuchen ist zu ersehen, daß unter diesen Umständen eine Steigerung der Transpiration tatsächlich unterbleibt. Zu allem Überfluß wurden auch hier die Keimlinge entweder sofort nach der Reizung unter die Dampfglocke verbracht oder bloß während des Streichens herausgenommen. Die Experimente sind — wiederum mit den erforderlichen Vergleichsdaten in Tabelle III zusammengestellt. Während

Tabelle III. Reizung mit Kakaobutterstäbchen (24° C; dunkel).

Versuchspflanze	Streichzahl	Kakaobutter (Dampfraum)					Kork (Luft)				
		Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach 30′	60′	90′	120′	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach 30′	60′	90′	120′
Agrostemma Githago . . .	50	8	5	7	7	7	27	22	25	27	27
Avena sativa . .	20	19	11	11	11	11	33	31	33	33	33
Cannabis sativa	20	10	4	5	5	5	18	16	18	18	18
Helianthus annuus	50	9	3	4	8	9	16	8	13	15	15
Linum usisatissimum . . .	20	15	12	12	12	12	11	10	11	11	11
Sorghum vulgare	20	11	6	6	6	6	26	25	26	26	26

in allen Vergleichsserien mit einziger Ausnahme von *Helianthus* sämtliche Keimlinge reagierten, krümmten sich in den Versuchen mit Kakaobutter bloß bei *Agrostemma, Helianthus* und *Linum* 80 bis 100 %, und bei *Cannabis* sinkt die Zahl der Reaktionen sogar auf 50 % herab. Dieser starke Abfall ist aber sicher zum größten Teil dadurch bedingt, daß Kakaobutter sich ähnlich wie Gelatine dem Objekt leicht anschmiegt und daher kein ausgeprägter Kitzelreiz zustande kommt. Uns genügt die Tatsache, daß unter diesen Bedingungen überhaupt ein Erfolg zu verzeichnen ist.

4. Das Wachstum haptotropisch gereizter Keimlinge.

Die bisherigen Versuche fanden alle unter solchen Bedingungen statt, die Welkungsvorgänge mechanischer Art ausschlossen. Trotzdem erfolgten ausgesprochene Krümmungen, die also mutmaßlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durch Wachstumsdifferenzen gegenüberliegender Flanken hervorgerufen waren. Da indes von vornherein eine regulatorische Änderung des Turgors seitens der Pflanze nicht völlig ausgeschlossen war, so bedurfte die Annahme einer näheren Nachprüfung. Zu diesem Zwecke wurden mit *Agrostemma*, dem geeignetsten Versuchsobjekte, im Dunkelzimmer Messungen mit dem Horizontalmikroskop angestellt.

Die Versuchsanordnung war folgende: die für die Markierung bestimmten Keimlinge wurden im Dampfraum aufgezogen. Hatten sie die gewünschte Höhe (1,5—2 cm erreicht), dann wurden nahe der Spitze des Hypokotyls zwei Tuschemarken angebracht. Hierauf wurde der Topf sofort unter einen oben geschlossenen, unten offenen Zinkblechkasten gebracht, der in einer Kristallisierschale ruhte und die Stelle der Dampfglocke vertrat. Er war entsprechend in Wasser eingetaucht und die Seitenwände waren mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegt. Auf der Vorder- und Rückseite befanden sich Glasfenster, welche die Beobachtung ermöglichen sollten. Der ganze Apparat war schütterfrei aufgestellt, und zwar im Dunkelzimmer. Beleuchtet wurde nur zum Zwecke der Ablesung. Senkrecht über dem Kasten, in ¾ m Abstand, befand sich eine weiße elektrische Birne, die ihr Licht gleichmäßig durch das vordere und hintere Fenster einfallen ließ. Um die Ablesungen zu erleichtern, wurde außerdem hinter dem Hinterfenster, dem Horizontalmikroskop gegenüber, eine rote Birne angebracht. Irgendwelche phototropische Störungen wurden niemals beobachtet, und auch von einer Alteration der Versuchsresultate durch den Wechsel von Licht und Dunkel kann nicht die Rede sein.

Wenn die Keimlinge im ungereizten Zustand beobachtet waren, wurden sie in einer ersten Folge von Versuchen rasch herausgenommen, einseitig gerieben und dann sofort wieder unter den Blechkasten verbracht. Diese Manipulationen müssen aber — wie auch zuvor das Markieren — in möglichst kurzer Zeit erfolgen, da sonst schon nach wenigen Minuten sehr mißliche Wachstumsstörungen auftreten. Dies ist der Punkt, an dem das ganze Verfahren scheitern kann. Doch erwirbt man bald die nötige Erfahrung, um sich vor solchen Nebenerfolgen zu schützen. Trotzdem wurde in einer zweiten Serie von Versuchen die Methode noch etwas verbessert. Der Zinkkasten wurde mit der oben geschilderten Vorrichtung versehen, die es ermöglicht, den Keimling zu reizen, ohne ihn aus dem Dampfraum zu entfernen.

Einen Überblick über die beiden Versuchsreihen gibt Tabelle IV. Die Zahlen bedeuten alle μ; die der Kolumnen I—IV geben jeweils

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den mittleren Zuwachs pro halbe Stunde wieder, und ferner liegen die Werte von I und II unmittelbar vor, die von III und IV unmittelbar nach der Reizung. Die Vergrößerungsverhältnisse wurden so gewählt, daß im Falle der Krümmung der Unterschied zwischen Bogen

Tabelle IV. Wachstum von *Agrostemma*keimlingen (1,5—2 cm) vor und nach der Kontaktreizung (Kork 20 mal; 24° C. dunkel).

	Zahl der Einzelpflanzen	Mittl. Länge d. Zone	Mittl. Zuwachs vor der Reizung			Mittl. Zuwachs nach der Reizung	
			I	II		III	IV
Reihe I	10	32,72	6,4	5,5	gereizt	9,6	10,5
„ II	15	33,17	6,8	6,8	„	10,5	10,9

und Sehne vernachlässigt werden konnte[1]). Ich bemerke noch, daß die Einzelversuche, die hier zu Mittelwerten verarbeitet werden, nicht etwa willkürlich herausgegriffen sind, und daß auch sie schon genau dieselbe Gesetzmäßigkeit zeigen. Diese Gesetzmäßigkeit besteht darin, daß schon die erste Ablesung nach der Reizung eine erhebliche Wachstumsbeschleunigung zeigt, die auch in der zweiten halben Stunde mit unverminderter Stärke anhält. In vielen Fällen macht sich die Wachstumsbeschleunigung schon vor dem Eintritt der Krümmung bemerkbar. Sie beträgt im Durchschnitt 70 %, in einzelnen Experimenten kann der Betrag wesentlich höher sein, während sich ausnahmsweise dann und wann die Krümmung abspielt, ohne daß das Wachstum in merkbarer Weise beeinflußt wäre, Aber solche Schwankungen um den mittleren Betrag sind ja bei allen physiologischen Prozessen zu erwarten. Wie die Tabelle IV erweist, zeigen auch die Experimente der Reihe I und II jede nur wünschenswerte Uebereinstimmung.

Unsere Versuchsdaten besitzen allerdings eine Unvollkommenheit: sie erstrecken sich bloß auf die erste Stunde nach der Reizung, und wir erkennen nicht, wie der Prozeß ausläuft. Deshalb sei hier ein Einzelversuch angeführt, bei dem sich die Beobachtung über eine längere Zeitspanne hinauszog. Der Fall ist in Abb. 1 graphisch dargestellt. Wir sehen, wie hier die Wachstumsbeschleunigung nach einer Stunde mit **200** % ihren Höhepunkt erreicht, sich eine halbe Stunde auf diesem Niveau erhält und dann im Verlaufe einer Stunde wieder ausklingt. Wir erhalten dadurch eine vollständig

[1]) Die Marken befanden sich durchweg auf der Mittellinie, nicht etwa auf der gereizten Flanke.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

symmetrische Kurve. Die Reaktion setzte in der zweiten halben Stunde ein, und auch der gesamte Krümmungsausgleich fiel noch in die Phase des beschleunigten Wachstums. Daraus folgt, daß sich *Agrostemma* vollständig an das Verhalten der Ranken anschließt. Ob das für alle anderen Arten gilt, und ob nicht auch Fälle vorkommen, wo das mittlere Wachstum gleichbleibt oder gar verlangsamt wird, bedarf natürlich noch näherer Untersuchung.

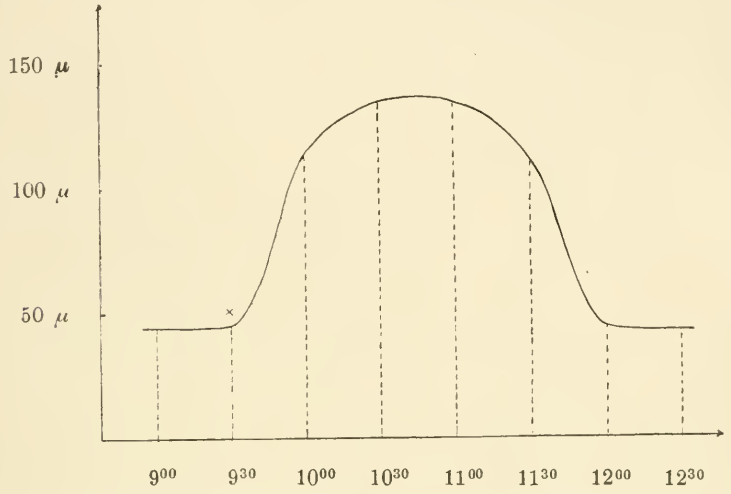

Abb. 1. Wachstumskurve von *Agrostemma* bei Kontaktreizung (×). Die Ordinaten bedeuten den Zuwachs pro halbe Stunde.

II. Ueber das Erschlaffen von Keimlingen bei einseitigem Reiben.

Es wurde eingangs erwähnt, daß sich die Verhältnisse komplizieren, wenn man die Versuche nicht im Dampfraum, sondern in trockener Luft anstellt. Bei 60 % Feuchtigkeit sind die Störungen noch so gering, daß sie bloß bei sehr starkem einseitigen Reiben in die Augen fallen. Bei 40 % Dampfsättigung jedoch — und ein solcher Betrag wurde bei den folgenden Experimenten sowohl im Hellen als auch im Dunkeln angewendet — schreitet die Erschlaffung vielfach derartig fort, daß die Keimlinge vollständig haltlos zu Boden sinken. Dieser Vorgang ist es, mit dem wir uns nun näher zu beschäftigen haben.

1. Der allgemeine Verlauf des Erschlaffungsvorganges.

Die Erschlaffungskrümmungen können ebensowohl durch einseitiges als auch durch beiderseitiges starkes Reiben erzielt werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Im ersten Falle wendet sich die Krümmung stets der gestrichenen Flanke zu. Bei leichteren Reaktionen, bei denen sich das Erschlaffen noch nicht stark bemerkbar macht, kann also der Eindruck einer haptotropischen Krümmung erweckt werden. Deshalb wurden im folgenden stets zwei opponierte Flanken mit Kork gerieben; das Überwiegen erfolgt dann in irgendeiner beliebigen Richtung und endet im extremen Fall mit einem vollständigen Niederlegen des Keimlings. Gegenüber den Kontaktkrümmungen ist zu bemerken, daß 1. die günstigste Phase für Welkungskrümmungen erst dann eintritt, wenn der beste Zeitpunkt für haptotropische Reaktionen vorüber ist, 2. daß die Welkungskrümmungen bloß durch sehr starkes Reiben erzielt werden können, und 3. daß keinerlei Beziehungen bestehen zwischen dem Grad der Kontaktempfindlichkeit und der Neigung zu Erschlaffungsprozessen. Die erste Tatsache wird illustriert durch Tabelle V. Die Kontaktkrümmungen bei *Helianthus* kommen am schärfsten bei einer Höhe der Keimlinge von 6 cm

Tabelle V. *Helianthus* beiderseits mit Kork gerieben (24° C; dunkel). — Die eingeklammerten Zahlen bedeuten die leicht erschlafften, die nicht eingeklammerten die vollständig überhängenden Keimlinge.

Höhe der Pflanzen	Streichzahl	Zahl der Indiv.	Reaktionsbild nach						Reakt. in %
			0,5 St.	1,0 St.	2 St.	8 St.	24 St.	48 St.	
ca 8 cm	100 : 100	11	0	0	0	0	0	—	0
ca. 10 cm	100 : 100	11	1 (2)	1 (2)	1 (2)	(1)	(1)	—	27
ca 12 cm	50 : 50	8	1 (2)	2 (4)	4 (1)	1 (1)	1	—	75
ca. 15 cm	50 : 50	7	4	4 (1)	5	6	5	1 (4)	86

Tabelle VI. Keimstengel beiderseits mit Kork gerieben (dunkel und hell).

Versuchspflanze	Höhe der Keiml.	Kultur und Versuch im Dunkeln					Kultur und Versuch im Hellen				
		Zahl der Ind.	Reaktionen nach ½ St.	1 St.	2 St.	Reakt. in %	Zahl der Ind.	Reaktionen nach ½ St.	1 St.	2 St.	Reakt in %
Agrostemma	ca. 6 cm	22	9 (2)	12 (4)	16	73	13	1	1	1	8
Linum . .	ca. 5 cm	12	5	6	6	50	26	3 (1)	3 (3)	4 (4)	31
Vaccaria .	„	11	7	7	7	64	17	0	0	1	6
Sorghum .	ca. 3 cm	22	11	14 (5)	19	86	—	—	—	—	—

zum Ausdruck. In diesem Alter lassen sich merkbare Welkungskrümmungen durch starkes Reiben überhaupt noch nicht erzielen. Diese setzen vielmehr erst bei einer Höhe von 10 cm ein. Je weiter

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nun das Wachstum fortschreitet, desto häufiger werden die Reaktionen, und desto länger dauert es, bis der Ausgleich eintritt.

Bei *Helianthus* kommt es gewöhnlich nur so weit, daß die Kotyledonen gerade die Erde berühren. Viel ausgeprägter sind die Reaktionen bei *Agrostemma*; hier sinken die Stengel oft vollständig um (Abb. 2), hängen schlaff über den Topfrand herunter, und manchmal beginnt sogar die Oberfläche zu schrumpfen und sich in Falten zu legen. Man würde es wirklich nicht für möglich halten, daß solche Keimlinge noch mit dem Leben davonkommen, und doch richten sich die meisten über Nacht auf, so daß sie am nächsten Morgen wieder vollständig straff dastehen. Ob das Umsinken eintritt, entscheidet sich meist in der ersten halben Stunde. Hat der Prozeß begonnen, dann schreitet er sehr rasch fort, so daß man die Bewegung

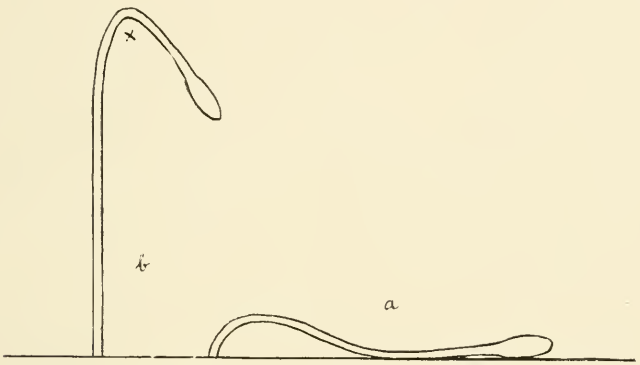

Abb. 2. Erschlaffungskrümmungen von *Agrostemma* nach starkem beiderseitigem Reiben; a total, b lokal gerieben.

oft mit dem Auge verfolgen kann. Je stärker die Erschlaffung ausgefallen ist, desto länger dauert es, bis ein Wiederausgleich einsetzt, und vollständig umgefallene Keimlinge bleiben gewöhnlich erst einige Stunden liegen, ehe sie ihre Turgeszenz wiedererlangen.

Ähnliche Versuchsergebnisse wie bei *Agrostemma* erhiel tich mit *Vaccaria, Linum, Sinapis, Sorghum* und *Cannabis* (Tabelle VI); dagegen verliefen die Experimente mit *Hordeum, Triticum, Avena* und *Bidens* negativ. Daß der derbe *Helianthus* reagiert, während der zarte *Bidens* straff bleibt, zeigt an, daß die Dicke des Objektes nicht unter allen Umständen den Ausschlag gibt; hier machen sich eben noch besondere Faktoren geltend.

Daß etiolierte Keimlinge bessere Resultate geben als solche, die im Lichte herangewachsen sind, ist nicht weiter verwunderlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(Tabelle VI). Bringt man etiolierte Keimlinge ans Licht, dann geht mit jedem weiteren Tag die Zahl der Welkungskrümmungen zurück. So erhielt ich bei einer Serie mit *Agrostemma* am ersten Tage 59 %, am zweiten 39 % und am fünften 8 % Reaktionen.

Ein paar Worte müssen noch über den Erfolg von lokalem Reiben gesagt werden. Auch hierbei tritt Erschlaffung ein, aber der Erschlaffungsprozeß bleibt unter allen Umständen streng lokalisiert, gleichgültig ob man an der Spitze oder an der Basis gerieben hat. Im ersten Falle hängt bloß der Spitzenteil unter scharfem Winkel über (Fig. 2b), im zweiten sinkt zwar oft der ganze Stengel zu Boden, aber schlaff wird nur die geriebene Zone und der obere Teil wird bloß passiv wie an einem Gelenk umgeklappt. Dies ist ein ganz wesentlicher Unterschied zu den Kontaktkrümmungen, die meist einen bis mehrere Zentimeter über den Angriffsort hinausgreifen. Solche Versuche mit lokaler Reibung wurden mit übereinstimmendem Erfolg bei *Agrostemma*, *Linum*, *Vaccaria* und *Sorghum* ausgeführt. Bei *Helianthus* jedoch war kein Erfolg zu verzeichnen.

2. Beobachtungen mit dem Horizontalmikroskop.

Es war zu erwarten, daß die geschilderten Welkungsvorgänge im Gegensatz zu den haptotropischen Krümmungen von einer Verkürzung der Keimstengel begleitet sind. Daß dem tatsächlich so ist, trat in entsprechenden Beobachtungen mit dem Horizontalmikroskop klar zutage. Darüber sollen im folgenden einige Daten gegeben werden, die ich Herrn cand. rer. nat. RÖBER verdanke. Keimlinge von *Agrostemma* wurden in einem hellen Versuchsraum großgezogen, jedoch unter schwarzen Pappzylindern, die nur zum Zwecke der Markierung, Reibung und Ablesung entfernt wurden, so daß das Material etioliert war; markiert wurden mehrere Zonen in verschiedener Stengelhöhe. In allen drei angeführten Beispielen ging die Erschlaffung so weit, daß die Keimlinge welk am Boden lagen.

Tabelle VII. 50 mal einseitig gerieben Höhe 4 cm, 25° C. (Die Zahlen geben die Länge der Zonen in den entsprechenden Zeitabschnitten wieder; ein Skalenteil = 0,0455 mm).

Zone	Entfernung von der Spitze	Länge der Marken in Skalenteilen										
		10^{30}	11^{30}	12^{30}	3^{30}		3^{50}	4^{30}	5^{30}	6^{30}	8^{15}	3^{20} (tags darauf)
I	5 mm	63	64,5	66,5	76	gerieben	74	67	69,5	71	71,5	79
II	8 mm	57	59	60,5	66		64	61	60	61	61,5	65
III	15 mm	65	66	66,5	67		66,5	64,5	65	65	66	66
							Erschlaffung		Aufrichtung			

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle VIII. 50 mal beiderseitig, Höhe 5 cm, 18° C.

Zone	Entfernung von der Spitze	Länge der Marken in Skalenteilen						
		11^{50}		12^{45}	3^{50}	5^{20}	8^{30}	10^{10} (tags darauf)
I	5 mm	39	gerieben	37,5	38,5	39	43	49
II	7 mm	37		35	35,5	36,5	37	43
III	15 mm	34		32	32,5	32,5	33,5	34
IV	17 mm	54		54	53	53,5	54,5	55
V	27 mm	44		—	39	39,5	42	44
VI	29 mm	42,5		—	38	39	41,5	42,5
				Erschlaffung	Aufrichtung			

Tabelle IX. 50 mal beiderseitig, Höhe 4,5 cm, 18° C.

Zone	Entfernung von der Spitze	Länge der Marken in Skalenteilen								
		11^{10}	11^{40}	12^{10}	12^{40}	5^{10}		5^{45}	6^{05}	11^{45} (tags darauf)
I	3 mm	44	44,5	44,5	44,5	49	gerieben	49	48	61
II	5 mm	39,5	40	40	40	43,5		43	42,5	50
III	13 mm	46	46	46	46	46		44,5	43	46
IV	15 mm	47	47	47	47	47		45	43,5	47
								Erschlaffung		aufrecht

Ein Blick auf die Tabellen zeigt, daß die Verkürzung den ganzen Stengel umfaßt, also auch in jenen Fällen, wo die Basis ausgewachsen ist. Im extremen Falle beträgt sie etwa 10 %. Das entspricht etwa dem Betrag, den die Kontraktion erreicht, wenn der Stengel künstlich abgetötet wird. Es besteht ein deutlicher Zusammenhang zwischen Verkürzung und Erschlaffung; die ersten Zeichen der Aufrichtung machen sich dann bemerkbar, wenn die Marken wieder anzuwachsen beginnen. Aber mitunter dauert es einen ganzen Tag, bis die ursprüngliche Länge wieder erreicht wird.

3. Versuche mit Schütteln, Biegen und Stoßen.

Die bisherigen Daten gestatten es noch nicht, sich ein festes Urteil über die Kausalität des Erschlaffens zu bilden. An sich bieten sich zunächst zwei Möglichkeiten. Entweder handelt es sich um einen Reizprozeß, der bedingt ist durch das aktive Auspressen von Wasser analog den Cynareenstaubfäden. Die Erscheinung des Erschlaffens würde sich dann an die seismonastischen Phänomene angliedern und auf einer Linie stehen mit den Krümmungen, die geschüttelte Sprosse ausführen (HOFMEISTER, KERNER; 6, 8). Oder aber es handelt sich lediglich darum, daß durch das Reiben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oberflächliche Wachsschichten entfernt werden, und daß das Welken also bloß die mechanische Folge eines zu heftigen Transpirationsverlustes ist. Träfe das erstere zu, dann müßten sich dieselben Erscheinungen auch mit solchen Eingriffen erzielen lassen, durch welche die Wachsschichten in keiner Weise angetastet werden. Um diese Frage aufzuhellen, wurden folgende Versuchsreihen angestellt:

1. Keimlinge wurden 1—2 Minuten heftig geschüttelt, so daß die Stengel vielfach regelrecht hin- und hergeschleudert wurden.
2. Keimlinge wurden 100 mal an den Kotyledonen gestoßen, so daß das Hypokotyl (bzw. die Koleoptile) in schwingende Bewegung geriet.
3. Keimlinge wurden vorsichtig an den Keimblättern gepackt und dann 50—100 mal kräftig hin und her gebogen.

Diese Versuche erstreckten sich auf *Agrostemma, Avena, Bidens, Cannabis, Helianthus, Linum, Sinapis, Triticum* und *Vaccaria*. — Obwohl zu diesen Experimenten, die im Hellen und im Dunkeln ausgeführt wurden, mehrere hundert Individuen verwendet wurden, verliefen sie vollständig ergebnislos. Nie kam es zu auffälligen Krümmungen (abgesehen natürlich von den durchs Biegen mechanisch aufgezwängten) und nicht ein einziger Keimling ist umgefallen. Daraus folgt, daß das Erschlaffungsphänomen nicht in der angegebenen Weise erklärt werden kann. Damit soll freilich nicht gesagt sein, daß das Schütteln und Stoßen gänzlich ohne jeden Einfluß auf den Turgeszenzzustand sind. Leichtere Schwankungen, die sich mit feineren Methoden vielleicht nachweisen ließen, die aber für die vorliegenden Erscheinungen bedeutungslos wären, sind keineswegs ausgeschlossen.

4. Versuche im dampfgesättigten Raume.

Ist die Erschlaffung tatsächlich bloß durch gesteigerte Transpiration bedingt, dann darf man erwarten, daß die Erscheinung im dampfgesättigten Raum ausbleibt. Dies ist nun tatsächlich auch der Fall. Ich führe hier nur einen Versuch an. 11 Keimlinge von *Agrostemma* wurden beiderseits mit Kork 50 mal gerieben und sofort unter die Dampfglocke gestellt. Nach zwei Stunden waren alle Individuen vollständig gerade. Nun wurde von sechs Keimlingen die Glocke abgenommen.— Schon nach kürzester Frist waren sie insgesamt erschlafft, sie richteten sich aber alle sechs über Nacht wieder auf, so daß sie am nächsten Morgen wieder vollständig straff dastanden. Die anderen fünf Keimlinge blieben über Nacht unter der Glocke stehen, und erst dann wurden sie aus dem Dampfraum ent-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fernt. Und nun bot sich der unerwartete Anblick, daß diese Keimlinge sehr rasch zu Boden sanken, obwohl sich ihre Leidensgenossen, bei denen die Glocke schon am Vortage entfernt worden war, längst wieder erholt hatten. Worauf dieser Unterschied beruht, wird später noch erklärt werden. Offenbar ist es für die Wiedererlangung der Turgeszenz nicht gleichgültig, in welchem Milieu sich die Versuchspflanzen befinden.

In einem reziproken Experiment wurden acht *Agrostemma*-Keimlinge an der Luft beiderseits 100 mal gestrichen. Nach einer halben Stunde waren sie alle erschlafft. — Nun gelangten sie sämtlich in den Dampfraum. In einer Stunde standen alle gerade. Tags darauf wurde die Glocke wieder entfernt. Nun sank die ganze Serie wieder um. Bis zum nächsten Tage hatten sich an der Luft wieder 6 aufgerichtet, 2 Keimlinge waren tot.

Man hat es also in der Hand, durch den Wechsel der Luftfeuchtigkeit je nachdem Aufstehen oder Umsinken der Keimlinge zu veranlassen und kann sich das köstliche Schauspiel bereiten, einer ganzen Serie von Versuchspflanzen einen beliebigen Rhythmus von Auf und Nieder zu diktieren. Bei einem Keimling von *Vaccaria* wurde dieses Verfahren 4 mal nach der einen und der anderen Richtung wiederholt; dann wurde der Versuch abgebrochen. Aber ich zweifle nicht daran, daß das Experiment noch mehrmals geglückt wäre. Man muß nur Sorge tragen, daß der Aufenthalt in der Luft nicht zu lange andauert, weil sonst die Vorgänge zum Siege gelangen, die den Transpirationsverlust rückgängig machen.

Ich erwähne noch, daß *Cannabis* und *Sinapis* sich ähnlich verhalten.

5. Einfluß des Gießens auf den Erschlaffungsprozeß.

Man kann den Transpirationsverlust noch in ganz anderer Weise entgegenarbeiten, als es bisher geschehen ist, und zwar durch reichliches Begießen. Daß die Bodenfeuchtigkeit tatsächlich von hohem Einfluß auf die Erschlaffungsvorgänge ist, erkennt man sehr bald, wenn man Vergleichsserien mit trockener und feuchter Erde ansetzt. Im ersteren Falle lassen sich die Welkungserscheinungen durch beiderseitiges Reiben viel rascher und ausgiebiger erzielen.

Es verdiente aber noch die Frage Beachtung, wie nachträgliches Begießen auf erschlafft niederliegende Keimlinge wirkt. Wie aus den früheren Angaben zu ersehen ist, erheben sich solche Individuen, wenn man sie sich selbst überläßt, erst nach mehreren Stunden. Diese Zeit kann man nun ganz erheblich abkürzen. Zwei Keimlinge

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von *Agrostemma*, die durch starkes Reiben zu Boden gesunken waren, wurden nun stark gegossen. Schon nach 10 Minuten begannen sich beide mit sichtbarer Geschwindigkeit zu erheben, und nach einer halben Stunde standen sie wieder aufrecht. Ein ähnlicher, wenn auch nicht immer so ausgeprägter Erfolg wurde auch in anderen Fällen erzielt. Auffallend ist dabei die Kürze der Zeit, die eine sehr hohe Steiggeschwindigkeit in den Wasserleitungsbahnen voraussetzt.

Um zu ermitteln, ob dieselben Erscheinungen auch bei normal gewelkten Keimlingen auftreten, wurden Kulturen von *Agrostemma*, *Vaccaria*, *Bidens* und *Sinapis* (etwa 4—6 cm) absichtlich längere Zeit nicht gegossen, bis die Pflanzen umsanken; dann wurden sie reichlich mit Wasser versehen. Der Erfolg ist aus Tabelle X zu erkennen. Eingeklammerte Zahlen bedeuten die Individuen, bei denen das Aufrichten noch im Gange ist. Abgesehen von *Sinapis*, das etwas träger reagiert, erfolgt die Wiedererlangung der Turgeszenz so rasch, daß die überwiegende Mehrzahl nach einer halben Stunde schon wieder gerade steht. Daraus können wir den Schluß ableiten, daß die Pflanze imstande ist, ihre Transpirationsverluste unter geeigneten Bedingungen sehr rasch wieder zu decken.

Tabelle X. Aufrichten niederliegender Keimlinge beim Begießen (dunkel).

Versuchspflanze	Zahl der Indiv.	Es haben sich erhoben nach				
		10′	20′	30′	60′	120′
Agrostemma Githago	32	(19)	6 (19)	25 (2)	28	28
Bidens tripartitus	5	1 (1)	1 (3)	1 (4)	4 (1)	4 (1)
Vaccaria parviflora	10	(6)	2 (6)	3 (5)	9 (1)	9 (1)
Sinapis alba . .	19	(1)	(3)	(5)	4 (4)	6 (3)

6. Der Einfluß des Wachsüberzuges auf die Welkungskrümmungen.

Alle bisherigen Feststellungen drängen zu der Annahme, daß die Erschlaffungserscheinungen bloß die Folge einer plötzlichen Transpirationssteigerung sind, und zwar müssen wir uns die Sache so vorstellen: Durch das mechanische Reiben wird die Wachsschicht, welche die Keimstengel oberflächlich überzieht, abgekratzt und dadurch wird die Durchlässigkeit für Wasser in hohem Maße erhöht. Erfolgte das Streichen bloß einseitig, dann kommt natürlich eine Krümmung nach der von dem Eingriff betroffenen Flanke zustande; andernfalls bestimmen zufällige Momente die Richtung des Umsinkens. Diese Deutung sollte nun in verschiedener Weise geprüft werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zunächst wurde das Korkstäbchen durch einen Glasstab ersetzt, der mit Kakaobutter überzogen war. Es war ja anzunehmen, daß in diesem Falle die Wachsschicht geschont oder sogar eine dünne Fettlage aufgetragen wurde. Versuche mit *Agrostemma*, *Linum* und *Helianthus* ergaben denn auch, daß trotz sehr heftigen beiderseitigen Reibens keinerlei Erschlaffungskrümmungen auftreten.

Übereinstimmende Ergebnisse wurden mit einer anderen Versuchsmethode erzielt. Keimlinge von *Agrostemma*, *Helianthus*, *Linum* und *Sorghum* wurden beiderseits stark mit Kork gerieben und dann sofort mit einer dünnen Schicht von Vaseline überstrichen, um das entfernte Wachs zu ersetzen. Auch hier blieb jeder Erfolg aus.

Aber es erwies sich als wünschenswert, noch greifbarere Beweise für das Abkratzen des Wachsüberzuges zu erbringen. Sehr schöne Resultate erzielte ich hier mit der Kobaltprobe. Dabei ging ich so vor: die Keimlinge wurden an einer Flanke stark gerieben, und dann wurde mit der Hand ein kleines Streifchen Kobaltpapier möglichst fest angelegt. Natürlich empfahl es sich für diese Methode, mit derben Objekten zu arbeiten. Es ergab sich, daß in vielen Fällen schon nach Bruchteilen einer Minute sehr auffällige Reaktionen zutage traten, und zwar in Form eines deutlichen scharf umschriebenen roten Strichs, der die geriebene Stelle kennzeichnete. Es wurde nun zunächst die Streichzahl bestimmt, die erforderlich ist, um nach 30 " eine sichere Reaktion hervorzurufen. Als Stufen wurden 20-, 50-, 100- und 150-maliges Streichen gewählt. Die Resultate gibt Tabelle X wieder. Wie man erkennt, genügt bei *Vicia Faba* schon

Tabelle X. Reaktion mit Kobaltpapier nach einseitigem Reiben. (Die Zahlen in Klammern bedeuten schwache Reaktion.)

Versuchspflanze	Art der Aufzucht	Zahl der Indiv.	In 30 ' reagierten nach der Streichzahl			
			150	100	50	20
Helianthus annuus	hell	13	—	1	4	8
Lupinus albus . .	dunkel	13	3	4	5	1
Phaseolus vulgaris	hell	1	—	—	1	—
„ *multiflorus*	dunkel	7	1	2	2	2
Ricinus communis	„	2	—	—	—	2
Vicia Faba . . .	„	11	—	—	—	11
„ „ . . .	hell	11	—	—	—	11

die Streichzahl 20, um bei allen Individuen den gewünschten Erfolg zu erreichen. Etwas träger sind die Reaktionen bei *Helianthus*, und am Ende der Linie stehen *Phaseolus multiflorus* und *Lupinus albus*. Immerhin verdient Beachtung, daß die Kobaltprobe bei

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

allen daraufhin geprüften Arten zu einem Ergebnis führte. Daß die Rötung in einem Falle schon bei geringem, im anderen erst bei sehr häufig wiederholtem Streichen zutage tritt, bereitet dem Verständnis keine Schwierigkeit, denn es ist sehr wahrscheinlich hier die Wachsschicht nur ganz oberflächlich aufgelagert, während sie dort auch die Zellwand selbst in ausgiebigerem Maße imprägniert.[1]) Eine nähere Untersuchung würde hier vielleicht einen engeren Zusammenhang zwischen der Ausbildung der Wachsschichten und der Neigung zu Erschlaffungskrümmungen aufdecken. Möglicherweise versagen manche Arten bloß infolge ihrer weitgehenden Wachsimprägnation.

Es lag nun nahe, zu untersuchen, ob die Kobaltreaktion im Laufe der Zeit wieder verschwindet. Daß eine Regeneration der Wachsschichten stattfindet, wird ja durch die Tatsache wahrscheinlich gemacht, daß die Keimlinge sich bis zum nächsten Tage aufzurichten pflegen. Deshalb wurden Keimlinge, die nach einseitigem Reiben eine sichere Reaktion gegeben hatten, in längeren Intervallen wiederum der Kobaltprobe unterzogen. Es erwies sich, daß tatsächlich bei einem Teil der Individuen die Rötung im Laufe der Zeit ausklingt. (Tabelle XI.) Allerdings bedarf es hierzu meistens mehrerer Tage. Die Keimlinge richten sich also auf, ehe die Reaktion verschwunden ist. Aber es ist ja wohl zu verstehen, daß schon ein unvollständiger Ersatz der Wachsschicht genügen kann, die zum Vollzug des Aufrichtens notwendige Turgorerhöhung herbeizuführen. Dafür spricht

Tabelle XI. Rückgang der Kobaltprobe bei längerer Beobachtung.
(Die Zahlen in Klammern bedeuten schwache Reaktion.)

Versuchspflanze	Art der Aufzucht	Zahl der Indiv.	Zahl der positiven Reaktionen nach				
			1 Tg.	2 Tgn.	3 Tgn.	4 Tgn.	8 Tgn.
Helianthus annuus	hell	8	5 (2)	3 (4)	1 (5)	1 (4)	—
„ „	dunkel	8	3 (2)	2 (3)	—	1 (1)	—
Lupinus albus	hell	9	—	—	2	0	—
„ „	dunkel	4	—	(3)	—	0	—
Vicia Faba	hell	11	4 (6)	4 (6)	—	5	(4)
„ „	dunkel	11	8 (2)	8 (2)	8 (2)	8 (2)	8 (2)

auch die Tatsache, daß die Kobaltreaktion häufig bei Streichzahlen gelingt, die noch lange kein Erschlaffen zur Folge haben. Erwähnt mag noch werden, daß bei *Vicia Faba* die Regeneration im Dunkeln viel schwerer erfolgt als am Tageslicht.

Noch eine weitere Frage war der Untersuchung mit der Kobaltreaktion zugänglich. Wir sind früher der eigentümlichen Tatsache

[1]) So liegen die Verhältnisse bei den Versuchen GARREAU's mit Blättern. (5, vgl. auch 3a).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

begegnet, daß Keimlinge, die in trockener Atmosphäre gerieben wurden und umgesunken sind, sich über Nacht wieder aufrichten. Beugt man dagegen dem Erschlaffen dadurch vor, daß man die Versuchspflanzen sofort in den dampfgesättigten Raum bringt, dann kann man den Welkungsvorgang noch nach 24 oder 48 Stunden nachträglich auslösen, wenn man die Glocke abnimmt. Das legt die Vermutung nahe, daß im Dampfraum die Regeenration des Wachsüberzuges unterbleibt. Daß dem wirklich so ist, geht aus den Vergleichsexperimenten der Tabelle XII hervor. Keimlinge von *Helianthus*, die im Hellen herangezogen waren, wurden solange gerieben, bis die Kobaltreaktion deutlich zutage trat; dann wurden die einen an trockener Luft (40 %) stehen gelassen, die anderen in den Dampfraum gestellt. Hierauf wurde in 24-stündigen Intervallen die Kobaltprobe erneut vorgenommen. Bei der Serie an trockener Luft ergab sich ein ständiger Rückgang, bis am siebenten Tage die letzte Reaktion verschwand. Bei den Keimlingen im dampfgesättigten Raume bot die Untersuchung einige Schwierigkeit, da der Stengel mit Feuchtigkeit beschlagen war. Deshalb wurden die Pflanzen nach dem Herausnehmen oberflächlich mit der notwendigen Vorsicht abgetupft und dann erst mit Kobaltpapier behandelt. Daß nicht etwa durch das Abwischen Wachs entfernt worden war, ging aus dem Umstand hervor, daß auch hier die Reaktion als sehr scharfer Strich zutage trat. Und das war, was für uns wesentlich ist, bei allen Individuen

Tabelle XII. Ausfall der Kobaltreaktion in trockene Luft und im Dampfraum.

Versuchspflanze	Medium nach dem Reiben	Zahl der Indiv.	anfängl. pos. Reakt.	Zahl d. posit. Reaktionen nach				
				2 Tg.	3 Tg.	4 Tg.	5 Tg.	6 Tg.
Helianthus	trock. Luft	13	13	4 (9)	2 (7)	2 (5)	(3)	0
„	Dampfraum	16	16	16	16	16	16	16

noch am letzten Versuchstage der Fall. Von einer Regeneration war also gar nichts zu bemerken.

Der Ausfall dieses Versuches legt die Frage nahe, ob im Dampfraum die Bildung von Wachsüberzügen überhaupt gedämpft wird. Ein Transpirationsschutz ist hier ja nicht erforderlich, und so wäre es verständlich wenn die Pflanze vom Standpunkt der Materialersparnis aus mit der Wachsproduktion haushälterisch zurückhielte. Solche Keimlinge mußten allerdings beim Übergang in trockene Luft ebenso erschlaffen, wie solche, deren Wachsschicht durch Reiben ± weitgehend entfernt wurde. Um dies zu ermitteln, wurden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Keimpflanzen verschiedener Arten im Dampfraum großgezogen und, nachdem sie die erforderliche Höhe erreicht haben, in trockene Luft gestellt. Nun traten bei einer Reihe von Individuen ganz dieselben Erschlaffungserscheinungen auf, denen wir auch bei einseitigem Reiben begegnet sind. Davon legt Tabelle XIII Zeugnis ab. Einige Besonderheiten verdienen indessen Beachtung. Daß *Bidens* und *Avena* nicht welkten, entspricht dem Verhalten gegenüber einseitigem Reiben; dagegen fällt auf, daß *Hordeum*, welches durch Streichen mit Kork nicht zum Umsinken gebracht werden kann, ein positives, *Sinapis* und *Vaccaria* dagegen ein fast völlig negatives Ergebnis liefern. Das mag an den offenbar nicht ganz vergleichbaren Versuchsbedingungen liegen, denn im einen Falle haben wir es mit einer mechanischen Verletzung der Wachsschichten, im anderen mit einer regulatorischen Unterdrückung zu tun, die in ganz anderer Weise verlaufen kann, wie das grobe Abreiben. Daß aber tatsächlich im Dampfraum die Wachsbildung gehemmt wird, läßt sich aus der Tatsache ersehen, daß die Kobaltprobe nach einseitigem Reiben viel leichter gelingt, wenn man zu dem Versuche Keimlinge, die im Dampfraum aufwuchsen, verwendet.

Tabelle XIII. Erschlaffungskrümmungen beim Übergang in trockene Luft.

Versuchspflanze	Art der Aufzucht	Zahl der Individ.	Zahl der Erschlaffungskrümmungen nach			
			30'	60'	90'	120'
Agrostemma Githago	hell	12	1 (4)	6 (1)	7	7
„ „	dunkel	20	5	6	6	7
Avena sativa	„	20	0	0	0	0
Bidens tripartitus	„	15	0	0	0	0
Cannabis sativa	„	12	5 (1)	6 (1)	6 (1)	6 (1)
Helianthus annuus	hell	8	3	6	6	6
„ „	dunkel	20	7 (3)	8 (2)	9 (1)	9 (1)
Hordeum vulgare	„	4	4	4	4	4
Linum usitatissimum	„	16	3 (3)	4 (2)	4 (2)	4 (2)
Sinapis alba	„	20	0	0	0	0
Vaccaria parviflora	„	32	1	1	1	1

Es sei noch ganz kurz darauf hingewiesen, 1. daß Lichtkulturen ebenso reagieren wie dunkel gehaltene, 2. daß diejenigen Keimlinge, die bei dem Übergang in trockene Luft nicht spontan erschlaffen, sehr leicht durch Streichen dazu veranlaßt werden können (sowohl im Hellen als auch im Dunkeln), und 3. daß das spontane Umsinken genau denselben Gesetzen folgt wie das durch Reiben hervorgerufene. Es wird bei längerem Aufenthalt in trockener Atmosphäre von selbst rückgängig gemacht, und man kann auch hier durch periodischen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wechsel der Luftfeuchtigkeit ein wiederholtes Pendeln zwischen Steigen und Fallen hervorrufen. (Abb. 3.)

7. Bestimmung des Transpirationsverlustes.

Es ergab sich als letzte Aufgabe, den Transpirationsverlust nach dem Reiben womöglich quantitativ zu fassen. Zu dem Zwecke wurden Keimlinge von *Helianthus* in kleinen Präparatengläschen von etwa 4 cm Höhe und 1,5 cm Durchmesser kultiviert. Hatten die Versuchspflanzen die gewünschte Höhe erreicht, dann wurde die Erdoberfläche mit einer Schicht Kakaobutter abgedichtet, und dann das Ganze auf die Wage verbracht. Durch Vorversuche

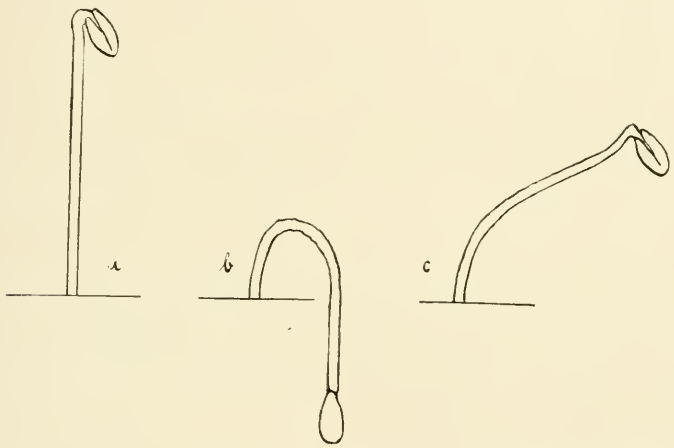

Abb. 3. Keimling von *Helianthus*: a unmittelbar nach der Entfernung aus dem Dampfraum; b eine Stunde in trockener Luft; c Rückgang der Krümmung bei erneutem Aufenthalt im Dampfraum.

wurde ermittelt, daß die Transpiration unter normalen Verhältnissen äußerst regelmäßig abläuft. Das ist aus der obersten Zeile der Tabelle XIV zu ersehen. Pro halbe Stunde erhält man einen Mittelwert von 11,3 bis 11,4 mg. In den Einzelversuchen kann dieser Betrag beträchtlich höher oder niedriger sein, für uns ist aber wesentlich, daß bei ein und demselben Keimlinge die Schwankungen meistens bloß $\pm$ 1 mg betragen. Um eine Vorstellung davon zu geben, in welchem Verhältnis der Transpirationsverlust zu dem Keimlingsgewicht steht, bemerke ich noch, daß das mittlere Gewicht von 11 Keimlingen 0,8005 g betrug. Nach diesen vorläufigen Feststellungen wurden nun die Keimlinge einer verschiedenen Behandlung ausgesetzt;

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sie wurden ± stark mit Kork gerieben, ferner mit Kakaobutter stark gerieben, geschüttelt oder gestoßen, aber immer erst, nachdem zuvor in zwei halbstündigen Ablesungsintervallen der normale Transpirationsverlust bestimmt war. All diese Versuchsreihen sind in Tabelle XIV zusammengestellt. Das Ergebnis ist folgendes: Beiderseitiges starkes Reiben mit Kork zieht eine sofortige Steigerung der Transpiration um etwa 80 % nach sich; bei 50maligem einseitigen

Tabelle XIV. *Helianthus*, Transpirationsverlust. 15° C, 40 % Feuchtigkeit.

Zahl der Indiv.	Mittlerer Transpirationsverlust pro halbe Stunde (in Milligr.)				
	I	II	Art der Behandlung	III	IV
9	11,4	11,3	kein Eingriff	11,3	11,4
9	10,4	10,4	Kork 50mal gerieben beiderseits	18,9	17,2
6	10,7	10,0	„ „ „ „ einseitig	13,9	14,0
6	11,5	11,5	„ 10 „ „ „	12,0	11,0
9	11,1	11,2	Kakaobutter 50mal gerieben beiderseits	11,3	11,6
6	13,0	13,5	2 Minuten geschüttelt	13,5	13,5
7	11,3	11,4	100mal gestoßen (Kotyledonen)	10,9	11,4

Reiben ist dieser Betrag etwa halb so groß, und bei der Streichzahl 10 ist ein Erfolg nicht mehr wahrzunehmen. Die Serien mit Stoßen, Schütteln und Streichen mit Kakaobutter wurden bloß ausgeführt, um unsere früheren Beobachtungen zu kontrollieren. Ein Einfluß auf die Transpiration war nicht zu erwarten und ist auch tatsächlich in keinem Falle zutage getreten.

Es wäre natürlich von Interesse gewesen, zu ermitteln, wie rasch die durch Reiben erzielte Transpirationssteigerung wieder zurückgeht. Die Wägung hätte also über einen oder mehrere Tage ausgedehnt werden müssen. Da sich aber bei längerer Dauer des Versuchs auch bei nicht behandelten Keimlingen Schwankungen einstellen, die wohl gleichzeitig durch das Wachstum, das Abfallen der Samenschale und das Trockenwerden der Erde bedingt sind, so habe ich von einer Entscheidung dieser Frage abgesehen. Dagegen wurden die Versuche nach einer anderen Richtung ausgedehnt. Nach dem Verhalten von Keimlingen, die im Dampfraum aufgewachsen sind und in trockene Luft gestellt werden, war zu erwarten, daß solche Individuen in der trockenen Atmosphäre einen stärkeren Transpirationsverlust erleiden als solche, die in wasserdampfarmer Luft groß geworden sind. Die Wägungen haben diese Vermutung auch durchaus bestätigt (Tabelle XV); in der ersten halben Stunde ist die Wasserabgabe bei den dem Dampfraum entnommenen Keimlingen etwa doppelt so groß als bei den Vergleichspflanzen. Allerdings setzt dann ein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle XV. Transpirationsverlust in trockener und in dampfgesättigter Luft aufgezogener Keimlinge.

Art der Behandlung	Zahl der Indiv.	Mittl. Transpirationsverlust pro halbe Stunde				
		I	II	III	IV	V
Dauernd in trockener Luft	14	11,4 mg	11,3 mg	11,3 mg	11,4 mg	—
Aus Dampfraum in trockene Luft . .	9	21,8 „	17,7 „	15.8 „	14,2 „	13,5 mg

sehr schneller Rückgang ein, und schon nach 2,5 Stunden ist das Übergewicht nur noch unbedeutend. Diese sich in so kurzer Zeit abspielende Dämpfung ist wohl eine Folge davon, daß die meisten Keimlinge sehr rasch welken: der osmotische Druck steigt in entsprechendem Tempo an und arbeitet der Transpiration immer stärker entgegen. Das anfängliche Plus hingegen ist nach den früheren Feststellungen so zu deuten, daß die im Dampfraum nur mäßig entwickelte Wachsschicht beim Übergang in trockene Atmosphäre soviel Wasserdampf durchläßt, daß die Turgeszenz nicht mehr aufrecht erhalten werden kann.

III. Zusammenfassende Bemerkungen.

Die vorstehenden Untersuchungen haben zu dem Ergebnis geführt, daß durch Streichen von Keimstengeln zweierlei durchaus verschiedene Erscheinungen ausgelöst werden können: 1. Kontaktkrümmungen und 2. Welkungskrümmungen.

Die Kontaktkrümmungen gelangen rein zum Ausdruck, wenn man im dampfgesättigten Raume arbeitet. Im Gegensatz zu den Welkungskrümmungen können sie auch durch Reiben mit einem Kakaobutterstäbchen hervorgerufen werden. Unterscheidend ist dann ferner, daß sich die haptotropischen Reaktionen in der schon früher geschilderten Weise (12) über die Angriffsstelle hinaus ausbreiten. Und daß wir es hier mit einem typischen Reizvorgang zu tun haben, geht aus der Tatsache hervor, daß sich der Krümmungsprozeß unter einer sehr erheblichen Wachstumsbeschleunigung abspielt. Als mittleren Betrag erhielten wir 70 %, doch kann in extremen Fällen die Steigerung 200 % betragen. Im einzelnen herrschen hier dieselben Verhältnisse, die FITTING für die Ranken nachgewiesen hat. (4.) Erwähnung verdient in diesem Zusammenhang, daß neuerdings auch bei *Drosera*tentakeln eine Wachstumsbeschleunigung als Folge des Berührungsreizes ermittelt worden ist. (7.) Es besteht also bei den verschiedenartigsten Organen in dieser Hinsicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Übereinstimmung Jedoch liegt es gar nicht außer dem Bereich der Wahrscheinlichkeit, daß sich bei weiterem Suchen auch Fälle finden werden, wo die haptotropische Krümmung bei gleichbleibender oder gar gedämpfter mittlerer Wachstumsgeschwindigkeit erfolgt. Ein solches Verhalten wäre vor allem dort zu erwarten, wo der Haptotropismus noch keinem ökologischen Prozeß nutzbar gemacht ist. Unsere Feststellungen beziehen sich ja vorläufig bloß auf *Agrostemma*.

Im Gegensatz zu den haptotropischen Reaktionen vollziehen sich die Erschlaffungskrümmungen bloß in trockener Luft. Sie werden auch nur bei älteren Keimlingen und nur durch sehr starkes Reiben erzeugt. Erfolgt das Streichen bloß auf einer Flanke, dann wendet sich die Krümmung dem Angriffsorte zu, sonst erfolgt sie regellos. Häufig endet der Vorgang damit, daß die Keimlinge vollständig welk zu Boden sinken, mitunter sogar schrumpfen. Trotzdem beginnen sie sich nach einigen Stunden oder einem Tag ohne äußere Einwirkung zu erheben.

Durch mannigfache Versuchsvariationen konnte der Nachweis erbracht werden, daß wir es hier nicht etwa mit einem seismonastischen Prozeß zu tun haben, und daß auch keine Übereinstimmung mit den Krümmungen besteht, die bei vielen Sprossen durch Schütteln erzeugt werden können und wohl als primitive Fälle von Seismonastie anzusehen sind. Denn längeres Schütteln, Biegen und Stoßen an den Kotyledonen ist wirkungslos, ebenso starkes Reiben mit einem Kakaobutterstäbchen. Ein Erfolg tritt bloß dann zutage, wenn der Keimstengel mit einem rauhen Gegenstand gestrichen wird. Es konnte gezeigt werden, daß das wirksame Agens hierbei die oberflächliche Entfernung von Wachsschichten ist. Dadurch wird die Kutikula für Wasserdampf durchlässiger, und die Pflanze transpiriert so stark, daß sie zu welken beginnt. Daß dem tatsächlich so ist, läßt sich durch die Kobaltreaktion (fast sofortige Rötung an der geriebenen Stelle) und durch Wägungen feststellen. Die Wasserabgabe wird durch starkes Reiben um beinahe 100 % gesteigert, dagegen war ein Einfluß von Schütteln, Biegen und Stoßen auf die transpiration mit der Wage nicht zu ermitteln. Diese Tatsache steht im Widerspruch zu den Angaben verschiedener Forscher (BARANETZKY, BURGERSTEIN, EBERDT, KOHL, WIESNER), die bei den verschiedensten erwachsenen Pflanzenteilen eine oft sehr starke Steigerung der Transpiration bei Erschütterungen fanden. (1, 2, 3, 9, 17.) Doch handelt es sich hierbei durchweg um Organe, die entweder Spaltöffnungen besitzen oder einen schützenden Wachsüberzug entbehren. Dagegen stimmt die Beobachtung, daß das Abschaben des Wachsüberzuges die Wasserabgabe befördert, in schönster Weise

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit Messungen, die GARREAU und TSCHIRCH an Blättern angestellt haben, überein (5, 14).

Natürlich stehen die geschilderten Erschlaffungsreaktionen in engster Abhängigkeit von dem Wasserdampfgehalt der Luft. Sie können durch das Verbringen der Keimlinge in den Dampfraum in kürzester Frist wieder rückgängig gemacht werden, und man kann der Pflanze durch entsprechendes Abnehmen und Aufsetzen der Glocke einen festen Rhythmus von Umsinken und Geradstrecken aufprägen. Das erinnert an die durch Turgorschwankungen bedingten Erschlaffungskrümmungen, die SHREVE neuerdings bei verschiedenen Kakteen beobachtet hat. (11.) Wie schon erwähnt, erfolgen bei einseitigem Reiben die Erschlaffungskrümmungen in einer bestimmt festgelegten Ebene. Wir haben es hier mit einem künstlich geschaffenen Mechanismus, und zwar mit einem ausschließlichen Transpirationsphänomen zu tun. Aber es liegt gar nicht außer dem Bereiche der Möglichkeit, daß einmal in der freien Natur hygronastische Reaktionen aufgedeckt werden, die auf derselben Mechanik, d. h. Unterdrückung der Wachsbildung auf der einen Flanke, beruhen.

Der Ausgleich der Erschlaffungsreaktionen, der durch Verbringung in den Dampfraum sofort herbeigeführt werden kann, erfolgt gewöhnlich auch spontan in der trockenen Atmosphäre, aber erst nach viel längerer Zeit. Dieser Rückgang steht zweifellos, mit der Regeneration der Wachsschichten im Zusammenhang. Daß eine solche wirklich stattfindet, läßt sich mit der Kobaltreaktion erweisen. Die Kobaltreaktion einer lokal geriebenen Stelle geht bei *Helianthus* sehr bald zurück und ist nach wenigen Tagen bei allen Individuen erloschen. Die Pflanze vermag also dem schädlichen Eingriff in wirksamer Weise entgegenzuarbeiten. Übereinstimmende Beobachtungen hat übrigens auch TITTMANN an Stengeln von *Ricinus communis, Rubus biflorus* und *Macleya cordata* gemacht (13). Bei den letzteren beiden Objekten ist sogar ein wiederholter Ersatz der Wachsschichten zu erreichen. Weitere Angaben über entsprechende Vorgänge bei Blättern und Früchten finden sich bei DE BARY (1 a).

Die soeben gelieferten Daten über Regeneration beziehen sich indes nur auf Keimlinge, die an trockener Luft weilen. Daß im Dampfraum besondere Verhältnisse obwalten, ergab sich aus Versuchen, bei denen geriebene Keimlinge zur Verhütung des Welkens in die dampfgesättigte Atmosphäre gestellt wurden. Bei der Wegnahme der Glocke nach 1 oder 2 Tagen sanken sie noch nachträglich um, zu einer Zeit also, wo sich entsprechend behandelte Individuen in trockener Luft längst wieder aufgerichtet haben. Die Kobalt-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

probe ergab nun, daß bei *Helianthus* auch noch nach viel längerem Verweilen im Dampfraum kein Wiederersatz des Wachsüberzugs stattfindet. Das gilt jedoch nicht bloß von der Regeneration, sondern auch von der erstmaligen Bildung der Wachsschichten, die im Dampfraum eine starke Dämpfung erleidet. Hier ist die Tatsache anzuführen, daß Keimlinge, die im Dampfraum aufwuchsen und in trockene Luft übertragen werden, vielfach spontan umsinken, und daß sich bei ihnen durch Reiben Kobaltreaktionen und Welkungskrümmungen viel leichter erzielen lassen, als bei Vergleichsindividuen, die in trockener Luft groß gezogen wurden; damit im Einklang steht der beim Wechsel des Milieus anfänglich zutage tretende, quantitativ sehr bedeutende Wasserverlust. Die Wachsbildung wird also im Dampfraum, wo die Pflanze keinen Nutzen aus ihr zieht, unterdrückt. Diese Erscheinung ist vom biologischen Standpunkt aus leicht verständlich und stimmt mit einigen Beobachtungen von VOLKENS (15, 16) überein, nach denen die Kutikularisierung und Wachsbildung bei verschiedenen Pflanzen (*Polygonum amphibium, Capparis spinosa*) von den Standortsbedingungen abhängig ist. Es wäre eine dankenswerte Aufgabe, zu untersuchen, wie weit solche Anpassungsvorgänge, die sich leicht experimentell fassen lassen, in der Natur verbreitet sind.

Literatur.

1. BARANETZKY: Über den Einfluß einiger Bedingungen auf die Transpiration der Pflanzen. Bot. Zeitg. 30. 1872.
1a. DE BARY: Über die Wachsüberzüge der Epidermis. Bot. Zeitg. 30. 1872.
2. BURGERSTEIN, A.: Die Transpiration der Pflanzen. Jena. 1904.
3. EBERDT, O. Die Transpiration der Pflanzen. Marburg. 1889.
3a. EDER: Untersuchungen über die Ausscheidung von Wasserdampf bei den Pflanzen. Sitzb. d. K. K. Ak. d. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. 72. 1875.
4. FITTING, H. Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot. 38. 1902.
5. GARREAU: Recherches sur l'absorption et l'exhalation des surfares aéririennes des plantes. Ann. d. scienc. nat. Bot. 3 sér. 13. 1849.
6. HOFMEISTER: Über die Beugungen saftreicher Pflanzenteile nach Erschütterung. Jahrb. f. wiss. Bot. 2. 1860.
7. HOOKER, H.: Physiological observations on *Drosera rotundifolia*. Bull. Torrey Bot. Club. 43. 1916.
8. A. v. KERNER: Pflanzenleben. 2. Bd. Leipzig. 1891.
9. KOHL: Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig. 1886.
10. PFEFFER: Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 2. Bd. Leipzig. 1904.
11. SHREVE, ED.: An investigation of the causes of autonomic movements in succulent plants. The plant world. 18 1915.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

12. STARK, P.: Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. 57. 1916.
13. TITTMANN: Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms der Epidermis, des Wachsüberzugs und der Cuticula einiger Gewächse, Jahrb. f. wiss. Bot. 30. 1897.
14. A. TSCHIRCH, A.: Über einige Beziehungen des anatomischen Baus der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Linnaea. 43. 1880/2.
15. VOLKENS: Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. Jahresb. des K. bot. Gartens zu Berlin. 3. 1884.
16. VOLKENS: Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.
17. WIESNER: Grundversuche über den Einfluß der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen. Sitzb. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. 96. 1888.

28. Clara Zollikofer: Über die Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität.

(Eingegangen am 23. März 1917).

(Vorläufige Mitteilung.)

(Mit 1 Abbildung im Text.)

In einer kürzlich erschienenen Arbeit[1]) behandelten G. und F. WEBER die Frage einer Einwirkung der Schwerkraft auf die Viskosität des Protoplasmas. Ihre Befunde und weiteren Schlüsse ließen eine Nachprüfung wünschenswert erscheinen, die ich auf Anregung von Herrn Geheimrat HABERLANDT und mit seiner liebenswürdigen Unterstützung ausführte.

G. und F. WEBER bedienten sich der HEILBRONNschen Methode[2]), die zur Bestimmung der Plasmaviskosität die Messung der Sinkgeschwindigkeit beweglicher Stärkekörner in der lebenden Zelle benutzt. An geotropisch gereizten Schnitten aus Epikotylen von *Phaseolus multiflorus* untersuchten sie die Statolithenzellen auf eine Änderung ihrer Plasmazähigkeit hin.[3]) Sie fanden in den

1) Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. LVII, 1916.

2) HEILBRONN, A., Ueber Plasmaströmungen und deren Beziehung zur Bewegung umlagerungsfähiger Stärke. Diese Ber. Bd. XXX, 1912. — Zustand des Plasmas und Reizbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. LIV, 1914.

3) Bezüglich Einzelheiten ihrer Methodik muß ich auf die Originalarbeit verweisen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: 35

Autor(en)/Author(s): Stark Peter

Artikel/Article: Über den Einfluß von Kontaktreizen und mechanischem Reiben auf das Wachstum und den Turgeszenzzustand von Keimstengeln. 266-291