

Ueber die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes.

Von
C. Correns.

Einleitende Bemerkungen.

So zahlreiche Untersuchungen auch über das Verhalten der höheren Pflanzen bei verminderter Partiaerpression des Sauerstoffes und im sauerstofffreien Raume vorliegen, sei es, dass dabei das Wachstum, sei es, dass die Keimung, die Kohlenstoffassimilation, die Plasmabewegung oder noch andere Funktionen in Betracht gezogen wurden, so gibt es doch bis jetzt über das Verhalten reizbarer Organe unter diesen abnormalen Verhältnissen nur eine eingehendere, sich über verschiedene Objecte erstreckende Untersuchung, die von Kabsch¹⁾ zu Anfang der 60er Jahre publicirt wurde. Ausserdem liegen noch verschiedene mit wenigen Ausnahmen rein beiläufig und nur für bestimmte Objecte gemachte Angaben in der Litteratur zerstreut vor. Das bis 1880 bekannt Gewordene hat Pfeffer²⁾ in seinem Handbuche zusammengestellt; seitdem ist nur eine Arbeit³⁾ von Bedeutung hinzugekommen.

Kabsch hatte bei seinen Versuchen ein ganz bestimmtes Ziel im Auge. Er glaubte, Thatsachen gefunden zu haben, die im Widerspruch ständen mit der herrschenden Theorie über das Zustandekommen der Reizbewegungen durch Turgorschwankungen. Von sehr unklaren und rohen, für die damalige Zeit jedoch entschuldbaren Vorstellungen über das Wesen des Turgor ausgehend, glaubte er verlangen zu dürfen, eine auf Turgoränderung beruhende Bewegung müsse im luftleeren Raume ebenso gut ausgeführt werden als in der atmosphärischen

1) Kabsch, Ueber die Einwirkung verschiedener Gase und des luftverdünnten Raumes auf die Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. *Botan. Ztg.* 1862 S. 341.

2) Pfeffer, *Pflanzenphysiologie* Bd. 1 S. 380, Bd. 2 S. 277.

3) Wortmann, Studien über geotropische Nachwirkungerscheinungen. *Botan. Ztg.* 1884 Sp. 705.

Luft. Nun stellte er seine Versuche mit der Luftpumpe an, und als er in allen Fällen bei genügender Luftverdünnung die Reizbarkeit erloschen fand, hielt er sich für berechtigt, mit der alten Theorie völlig zu brechen und eine neue Ansicht über das Zustandekommen der Reizbewegungen aufzustellen. Sie ist, wie bereits Sachs¹⁾ mit Recht hervorhob, höchst unklar; wir brauchen uns auch nicht mit ihr zu beschäftigen.

Aber Kabsch hat nicht nur aus den Versuchsergebnissen falsche Schlüsse gezogen, die Versuche selbst sind zum Theil sehr misstrauenerregend, sie werden aber immer wieder citirt, weil sie eben die einzigen vorhandenen sind. Auf den Vorschlag meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Geheimrathes Pfeffer, unternahm ich es daher, während eines mehrmonatlichen Aufenthaltes in Leipzig, diese und anderweitige einschlägige Angaben nachzuprüfen, sowie das Verhalten einer Reihe von noch nicht untersuchten Objecten im sauerstofffreien oder sauerstoffarmen Raume zu beobachten. Lag doch die Vermuthung nahe, es liesse sich am Ende doch noch im Pflanzenreiche ein Object auffinden, das, wie der Muskel, ohne Sauerstoff auf Reiz reagirt. Wenn ich auch nicht hoffen konnte, auf diesem Wege in die noch ungeklärten Geheimnisse des Reizungsvorganges einzudringen, so konnte ich doch Gesichtspunkte zur Charakterisirung der verschiedenen Bewegungen gewinnen. Ich habe jedoch nicht versucht, an der Hand dieser Ergebnisse die mannigfaltigen Erscheinungen zu classificiren, weil ich einen derartigen Versuch für ebenso einseitig halte, wie z. B. eine Classification nach rein äusserlichen Merkmalen.

Kabsch bediente sich bei seinen Versuchen einer zweistiefeligen Ventilluftpumpe und einer einstiefeligen Hahnenluftpumpe. Die Erschütterungen des Recipienten, die beim Pumpen unvermeidlich waren und zur Fehlerquelle werden konnten, wurden durch Trennung des den Recipienten tragenden Tellers von der Pumpe zu vermeiden gesucht, er kam auf einen seitlich stehenden Tisch, die Verbindung wurde durch einen über eine Drahtspirale gezogenen Kautschukschlauch hergestellt. Um den im Recipienten herrschenden Luftdruck zu finden, hat Kabsch einfach das Manometer abgelesen, ohne die Wasserdampftension in Anschlag zu bringen. Da er gewöhnlich nicht besonders für genügende Wassermengen im Recipienten sorgte, so lässt sich

1) Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie S. 265 Anm. 2.

lie Grösse des hiedurch bedingten Fehlers gar nicht bemessen, ganz abgesehen davon, dass keine Temperaturangaben vorliegen; aber aus demselben Grunde ist der Fehler wohl nicht sehr gross ausgefallen. Jedenfalls war der thatsächlich vorhandene Druck geringer als der angegebene, was bei der Beurtheilung seiner Angaben und der Vergleichung mit den meinen nicht ausser Acht gelassen werden darf.

Wegen der mit abnehmendem Luftdruck steigenden Verdampfung des im Recipienten vorhandenen Wassers konnte durch die Abwesenheit überschüssiger Wassermengen eine beträchtliche Fehlerquelle eingeführt worden sein, besonders wenn das Auspumpen lange Zeit dauerte. Die reizbaren Organe mussten Wasser abgeben und konnten so leicht in einen Zustand der Trockenstarre gerathen, vor allem die Mimosen. Dieser bereits von Dutrochet entdeckte Starrezustand war zu Kabsch's Zeiten freilich noch nicht allgemein bekannt. Und doch hatte er diese Möglichkeit in Rechnung gezogen und einschlägige Versuche mit Berberisblüthen angestellt. Da er aber die eigenthümliche, während des Auspumpens ohne äusseren Anstoss eintretende Reaction ebenso gut, nur bei einem um 5 mm niedrigeren Drucke vor sich gehen sah, wenn er die Blütenzweige ohne Wasser in den Recipienten hing, als wenn er sie in einem Glas mit Wasser in ihn stellte, so generalisirte er ohne Weiteres diese Ergebnisse und hielt die Transspiration für einflusslos.¹⁾ Wenn er aber seine Mimose bei genügender Temperatur und bei 2—3 mm Druck untersucht hat, so muss entweder sein Manometer falsch gezeigt haben oder die Wasserdampfension war sehr gering und die Mimose musste trockenstarr geworden sein, bevor sie vacuumstarr wurde. Wahrscheinlich war ersteres der Fall und das Manometer, voraussichtlich ein abgekürztes Barometer, wie gewöhnlich bei Luftpumpen, war unzuverlässig. — Für länger dauernde Versuche reichte nach seinen eigenen Angaben die Dichtigkeit der Verschlüsse des Apparates lange nicht aus, der Recipient musste von Zeit zu Zeit aufs Neue ausgepumpt werden.

Kabsch stellte auch Versuche über das Verhalten reizbarer Organe in verschiedenen Gasen an. Die Art und Weise, seine Objecte in die Atmosphäre zu bringen, deren Wirksamkeit geprüft werden

1) Später sagt er freilich bei Gelegenheit der Versuche über die Schlafbewegung, dass hier „wie bei den früheren Versuchen“ für Anwesenheit einer genügenden Menge Wasser gesorgt gewesen wäre, das widerspricht aber seinen früheren Angaben. Wenn es ihm möglich war, den Recipienten bis auf 2—3 mm Druck auszupumpen, so konnte keine Wasserdampfsättigung vorhanden sein. Die Versuche wurden im Sommer angestellt.

sollte, war so primitiv, dass die Resultate nicht den Anspruch auf strenge Beweiskraft machen können. Nachdem nämlich eine Glasflasche mit dem zu prüfenden Gase in gewöhnlicher Weise (unter Wasser) gefüllt und noch unter Wasser verkorkt worden war, wurde dieser Kork „so schnell als immer möglich“ mit einem zweiten, vorher ausgesuchten, genau passenden Korke vertauscht, von dem in einer Klemmpincette die Objecte herabhangen. „Es ist dies das Werk eines Augenblickes und die Menge von atmosphärischer Luft, welche während dieser Zeit mit dem Untersuchungsgase diffundiren kann, gewiss so gering, dass sie für diese Untersuchungen nicht in Betracht zu ziehen ist,“ sagt Kabsch, aber mit Unrecht. Einmal könnte das Vorsehgehen oder Ausbleiben einer Reaction gerade von ganz kleinen Sauerstoffmengen abhängen, und dann war es kein einfacher Diffusionsvorgang, der sich dabei abspielte, sondern das Herausziehen des ersten Korkes, das Einführen des zweiten mit dem daran befestigten Objecte, beides musste Strömungen hervorrufen; mit dem Object (z. B. mit den Berberisblüthen), ist sicher atmosphärische Luft direct mit eingeführt worden. Dass die Methode wirklich unrichtige Resultate lieferte, werden wir später sehen. Ausserdem scheint Kabsch auch auf die Reinheit der von ihm verwendeten Gase, vor allem auf die Beseitigung schädlicher Beimengungen, nicht die nöthige Sorgfalt verwandt zu haben.

Für meine Versuche verwendete ich eine Wasserstrahlluftpumpe, die eine sehr weitgehende Evacuation ermöglichte. Die Hauptvortheile bei der Benützung gerade dieser Pumpe lagen, ausser in ihrer Bequemheit, in der Leichtigkeit, mit der die Schnelligkeit des Evacuirens geregelt werden konnte, und in dem Ausbleiben irgend welcher Erschütterungen, während die Evacuation im Gang war.

Der von mir benutzte Apparat schloss sich ganz an den von Wieler¹⁾ für seine Versuche über das Wachsthum bei vermindertem Partiaerdruck des Sauerstoffs zusammengestellten an. Er wurde seiner Zeit beschrieben und abgebildet, ich versage es mir daher, ihn nochmals zu schildern. Dass auf jede Weise für Dichtigkeit der Verschlüsse gesorgt wurde, versteht sich von selbst.

Als Manometer diente, wie bei den Versuchen Wieler's, ein offenes Gefässbarometer.

War der Apparat dicht, so konnte bei Abzug der der Temperatur entprechenden Wasserdampftension bis 1,5 mm Druck evacuirt werden.

1) Wieler, Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiair-
 pression des Sauerstoffs, Untersuch. a. d. bot. Inst. zu Tübingen Bd. 1 S. 195.

Um den Sauerstoffgehalt im Recipienten noch weiter herabzudrücken, verwandte ich, wie Wieler, Wasserstoff: der Recipient wurde mit diesem Gase gefüllt und nachdem dasselbe einige Zeit in ihm gestanden hatte, um durch Diffusion den noch in den Pflanzengeweben etc. enthaltenen Sauerstoff möglichst aufzunehmen, aufs Neue evacuirt. Diese Procedur wurde nöthigenfalls mehrere Male hintereinander wiederholt. Freilich konnte ich nicht, wie es Wieler gethan hatte, das Gas stundenlang im Apparate stehen lassen, ich hätte fehlerhafte Resultate erhalten, weil der Sauerstoffzug über kurz oder lang auf alle Organismen, die nicht facultative Anaerobien sind, schädlich wirken muss. Blieb die Reaction aus, wenn der Aufenthalt des Objectes im schon sehr sauerstoffarmen Raume bereits einige Zeit gedauert hatte, so brauchte das nicht direct die Folge des Sauerstoffzuges zu sein.

Der Wasserstoff wurde in einem, dem Döbereiner'schen Feuerzeug nachgeahmten Apparat¹⁾ entwickelt, der mittels eines Zweiweghahnes zwischen Recipient und Pumpe eingeschaltet werden konnte. Das Gas wurde erst mit Kaliumpermanganat, dann mit verdünnter Kalilauge gewaschen, der in vielen Fällen, wo es darauf ankam, den Wasserstoff möglichst frei von Sauerstoff zu bekommen, noch Pyrogallussäure zugesetzt wurde. Um der atmosphärischen Luft die Diffusion in die zur Gasentwicklung dienende Säure und aus dieser in das Gas zu verwehren, gab ich bei einer Reihe von Versuchen auf die Säure eine Schicht Olivenöl.

Die Zulässigkeit dieser Methode, den Sauerstoffgehalt eines gegebenen Raumes auf ein Minimum zu reduciren, geht aus allem hervor, was wir über den Einfluss des Wasserstoffes einerseits und den des Vacuum andererseits auf die höheren Pflanzen wissen; zahlreiche Versuche, die im Laufe dieser Untersuchung angestellt wurden, haben mir ihre Berechtigung noch besonders gezeigt.

Wo es anging, wurde durch passende Verdunklung des Recipienten dafür gesorgt, dass die Kohlenstoffassimilation während der Versuche nicht als Sauerstoffquelle functioniren konnte. Bei einem Theil der Objecte war diese Vorsicht überflüssig.

Es wurde stets für die Anwesenheit genügender Wassermengen im Apparat gesorgt, so dass im Vacuum vollkommene, der Temperatur entsprechende Wasserdampfsättigung herrschen konnte, der einzige

1) Abgebildet in: W. Pfeffer, Ueber intramoleculare Athmung. Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen Bd. 1 S 637 („g“).

Weg, nicht nur um die Objecte nicht austrocknen zu lassen, sondern auch um die Wasserdampftension genau in Rechnung bringen zu können. Zu viel Wasser durfte aber auch wieder nicht vorhanden sein, weil es durch die von ihm vorher absorbirte, durch Pumpen nie ganz zu entfernende Luft zur Fehlerquelle werden konnte. Bei besonderen Gelegenheiten wurde es zuvor noch ausgekocht. Auch auf das Quecksilber im Steigrohr des Manometers wurde einige Millimeter hoch Wasser gegeben, einmal, um für rasche Sättigung des Vacuum mit Wasserdampf zu sorgen, dann aber auch, um die Bildung der Quecksilberdämpfe hintan zu halten.

Der im Recipienten herrschende Luftdruck war gleich der Differenz zwischen dem Barometerstand der atmosphärischen Luft, vermindert um die Grösse der der Temperatur entsprechenden Wasserdampftension, und dem Stand des Quecksilbers im Manometer. War der Recipient klein und ging die Evacuation rasch vor sich, so sank die Temperatur in ihm um $1 - 2^{\circ}$ C. unter die der umgebenden Luft; die Differenz wurde allmählich wieder ausgeglichen. Dauerte der Versuch nicht lang und konnte kein Thermometer im Recipienten angebracht werden, so wurde deshalb die zur Bestimmung der Wasserdampftension nöthige Temperatur an einem in der Nähe hängenden Thermometer abgelesen und um $1 - 1,5^{\circ}$ C. niedriger in Rechnung gesetzt. Die Höhe der entsprechenden Wasserdampftension entnahm ich der von Bunsen in seinen „gasometrischen Methoden“ mitgetheilten Tabelle.

Die Höhe des im Recipienten herrschenden Luftdruckes habe ich stets in Millimetern und die dann noch vorhandene Menge von Sauerstoff in Procenten angegeben und zwar nicht in Procenten des zu Beginn des Versuches vorhandenen Gesamtvolums von Luft, sondern in Procenten der zu Anfang vorhandenen Sauerstoffmenge. Auf diese Weise glaubte ich für jeden bestimmten Fall die Abnahme des Sauerstoffs am übersichtlichsten zu zeigen, denn diese ca. 20 Volumprocente Sauerstoff der gesammten Luftmenge sind es ja allein, was die Versuchsobjecte in den als normal zu bezeichneten Zustand versetzt, die ca. 80 Volumprocente Stickstoff sind gleichgültig. Ich brauchte wohl nicht hinzuzusetzen, dass derjenige, der den Sauerstoffgehalt lieber in Procenten der gesammten zu Beginn des Versuches vorhandenen Luftmasse angegeben sieht, meine Procentzahlen nur mit 5 zu dividiren braucht, um die von ihm gewünschten Zahlen annähernd genau zu erhalten. Von einer Angabe der Sauerstoffmenge in cm^3 glaubte ich, der geringen Uebersichtlichkeit halber, Abstand nehmen zu dürfen.

Der Vorgang bei der Auslösung und Ausführung einer Reizbewegung ist jedenfalls nicht ganz einfacher, sondern complicirter, zum Theil gewiss sehr complicirter Natur. Man kann das mit voller Sicherheit sagen, auch wenn man, wie zur Zeit, in keine einzige einen vollen Einblick hat, seitdem man weiss, dass bei jeder der Protoplasmaleib der Zelle und nicht ihre Membran, wie noch Hofmeister annahm, die Hauptrolle spielt. Hätten wir bereits jetzt diesen vollen Einblick, so könnten wir sicherlich eine ganze Reihe verschiedener Phasen unterscheiden, die vom gereizten Organ durchlaufen werden. Zwei Gruppen solcher Phasen sind schon bisher immer unterschieden worden, die eine umschliesst alles was von der Application des Reizes bis zur Vollendung der Reaction vor sich geht, die andere die Rückkehr zum Anfangszustand. Für die Zwecke dieser Untersuchung möchte ich die erste Gruppe nochmals zerlegen, wie das auch schon von anderer Seite geschehen ist, in das erste Glied der Kette von Phasen, die Reizperception von Seite des Protoplasma und in die übrigen Glieder, die ich der Reizperception gegenüber als Reizreaction bezeichnen möchte.

Man kann sich nun a priori recht gut vorstellen, dass die Anwesenheit von Sauerstoff für die Perception in anderer Weise Vorbedingung sein kann als für die Reaction. Es können für jeden dieser beiden Vorgänge verschiedene Mengen Sauerstoff nötig sein, der eine kann auch ganz unabhängig sein von der Anwesenheit dieses Gases, der andere es nötig haben, oder beide können ohne Sauerstoff vor sich gehen, im Vacuum könnte doch durch Schädigung anderer Functionen, indirect, aber nicht weniger wirksam, in kurzer oder längerer Zeit, eine Sistirung eintreten.

War festgestellt worden, dass ein reizbares Organ im sauerstofffreien Raume nicht mehr reagirt, so musste man also im Weiteren versuchen, ob die Perception oder die Reaction oder alle beide lahm gelegt worden waren. Eine Lösung dieser Fragen konnte nur bei den Bewegungen, wo die Reaction der Perception nicht zu schnell auf dem Fusse folgte, mit Aussicht auf Erfolg in Angriff genommen werden.

Für die nun folgende Darstellung der Versuchsergebnisse habe ich die manigfachen Reizbewegungen in zwei Hauptgruppen gebracht, je nachdem die Reaction durch Turgoränderung allein oder durch Wachsthum, mit oder ohne vorhergehende Turgoränderung, ausgeführt wird.

Specieller Theil.

Uebersicht des speciellen Theiles.¹⁾

- I. Reactionsbewegung auf Turgoränderung allein beruhend.
 1. *Mimosa pudica*, S. 94.
 2. *Berberis*, S. 99.
 3. *Helianthemum*, S. 110.
 4. *Mimulus*, S. 111.
 5. *Cynareen*, S. 115.
 - 6a. Schlafbewegungen S. 117.
- II. Reactionsbewegung auf Wachsthum, mit oder ohne Turgoränderung, beruhend.
 - 6b. Schlafbewegungen, S. 117.
 7. *Drosera*, S. 122.
 8. Ranken, S. 126.
 9. Geotropismus, S. 131.
 10. Heliotropismus, S. 153.
- III. Abhängigkeit einiger weiterer Functionen von der Gegenwart von freiem Sauerstoff, S. 139.

1. *Mimosa pudica*.

Das Verhalten von *Mimosa pudica* im luftverdünnten Raume wurde von Dutrochet und von Kabsch untersucht. Dutrochet²⁾ beobachtete an seinen eingetopft unter den Recipienten einer Luftpumpe gebrachten Pflanzen nach dem ersten Kolbenzug ein Zusammenklappen der Blättchen, wie auf einen mechanischen Reiz, das er der Abnahme der Luftdichte zuschrieb. Im weiteren Verlauf der Evacuation entfalteten sich die Blättchen wieder bis zur Hälfte, während der primäre Blattstiel eine steilere Stellung als unter normalen Verhältnissen einnahm. Wurde die Pflanze nach zweistündigem Aufenthalt im Vacuum wieder an die Luft gebracht, so reagirten die Blättchen sofort auf mechanischen Reiz (starke Erschütterungen), während der primäre Blattstiel seine Stellung nicht ändert. Nach zwölfstündigem Aufenthalt im luftleeren Raume war auch diese Reizbarkeit verschwunden, weder durch Erschütterungen noch durch Verdunklung liess sich eine Reaction hervorrufen.

Kabsch,³⁾ der die Versuche Dutrochets nicht gekannt zu haben scheint, macht etwas abweichende Angaben. Erst als der Luft-

1) Leider bot sich keine Gelegenheit, das Verhalten von durch Wärmedifferenzen deutlich reizbaren Blüten zu untersuchen. Es hätte sich wohl nicht wesentlich von den ebenfalls durch Wachsthum ausgeführten Schlafbewegungen der Blüten unterschieden.

2) Dutrochet, Memoires p. serv. à l'hist. (Excitabilité végétale) Tom. I p. 282.

3) Kabsch, Bot. Ztg. 1862 S. 345.

druck auf 15 mm gesunken war, trat bei seinen Versuchen eine Bewegung der Blättchen ein, der durch mechanischen Reiz bedingten ähnlich, nur dass die Blättchen sich nicht vollständig aneinander legten. Sie entfalteten sich wieder und waren dann durch sehr starke Erschütterungen noch etwas reizbar, bei einem Druck von 2—3 mm aber hörte die Reizbarkeit vollständig auf. Der Inductionsstrom wirkte noch bei einer Luftverdünnung, bei welcher mechanischer Reiz sich bereits als unwirksam erwies.

Da ich meine Versuche mit der Wasserstrahlluftpumpe anstellte, konnte ich die mit der Verwendung der Stiefelpumpen verknüpften Erschütterungen vollständig vermeiden. Der beim Evacuiren entstehende Luftstrom im Recipient wirkte nicht reizend, wie ich mich überzeugen konnte. Als Versuchsobjecte dienten junge Pflanzen, die meist das dritte Laubblatt entfaltet hatten. Sie kamen in ihren kleinen Töpfen auf eine abgeschliffene Glasplatte zu stehen und wurden mit einer hohen, etwa 1500 cm³ fassenden tubulirten Glasglocke überdeckt, die mit einem Gemenge von Fett und Wachs luftdicht auf die Platte aufgesetzt wurde. Der Tubulus wurde mit einem doppelt durchbohrten Kautschukstopfen verschlossen, in dessen einer Bohrung das T-Rohr steck, durch das der Recipient mit dem übrigen Apparat in Verbindung stand, dessen andere Bohrung die Vorrichtung aufnahm, die zur Ausübung eines Reizes im luftverdünnten Raume dienen sollte und die ich kurz beschreiben will. Ein starker Messingdraht wurde mit Hilfe von Siegellack in einer kurzen, am Ende zugeschmolzenen Glasröhre befestigt, eine zweite, gleich dicke, kurze Glasröhre über den Draht an die erste geschoben und die zusammengestoßenden Enden vermittelst einem guten, dickwandigen Kautschukschlauch und Drahtzwingen fest verbunden. Das freie Ende der zweiten Glasröhre wurde dann in die Bohrung im Stopfen eingesteckt und so der Draht ins Innere der Glocke eingeführt, das erste diente als Handhabe. Die Dehnbarkeit des Kautschukstückes ermöglichte sowohl Drehungen als auch, bei dem Spielraum, den der Draht in der Glasröhre besass, geringe seitliche Bewegungen des am freien Ende etwas gebogenen Drahtes. Die Vorrichtung erwies sich für die in Betracht kommenden Zeiträume als genügend dicht, so dass ich darauf verzichten konnte, die Verschlüsse unter Wasser zu legen, was keine besonderen Schwierigkeiten geboten hätte. — Die Innenfläche der Glocke wurde etwa zur Hälfte mit nassem Fliesspapier ausgelegt. — Die Temperatur betrug in allen Versuchen mindestens 20° C.

Ich habe über zwanzig Versuche angestellt, von denen ich zunächst zwei beschreiben will.

A. Barometerstand 751,5 mm. Temperatur 22° C. Durch Abzug einer Wasserdampfension von 19 mm¹⁾ ergab sich als höchster erreichbarer Manometerstand 732,5 mm. — Voll evacuirt (bis etwa 1,5 mm Druck), ohne dass eine Stellungsänderung der Blättchen eintritt. Recipient abgesperrt. Wahrscheinlicher Gehalt an Sauerstoff: 0,2 % der anfänglichen Gesamtmenge dieses Gases. — Nach einer Minute gereizt. Deutliche Reaction, die sich selbst auf den primären Blattstiel ausdehnt. — Nach einiger Zeit rückgängige Bewegung, die Blättchen entfalten sich jedoch nicht mehr vollständig, sondern nur auf $\frac{1}{3}$ (Winkel zweier opponirter Blättchen 60° statt 180°). — Nach $\frac{1}{2}$ Stunde (bei unverändertem Manometerstand) tritt auf kräftige Erschütterung hin aufs Neue Reaction der Blättchen ein, eine Senkung des primären Blattstieles bleibt zweifelhaft, die jungen Stiele werden deutlich gekrümmt. — Weiterhin, nach einer Stunde (noch immer bei demselben Manometerstand) haben sich die Blättchen wieder etwas geöffnet, weniger als zuvor, sie reagiren nun auf kräftiges Schütteln mit dem Draht nicht mehr. — Als jedoch beim plötzlichen Einströmen der Luft die Pflanze hin und her und gegen den Draht geschleudert wurde, gingen die Blättchen in volle Reizstellung über.

B. Barometerstand 758 mm. Temperatur 23° C. Wasserdampfension ca. 19,5 mm, höchster erreichbarer Manometerstand also 738,5 mm. — Evacuirt bis 736 mm, also bis 2,5 mm Druck, ohne dass eine merklige Reaction eintrat. Dann wurde Wasserstoff eingeleitet und aufs Neue, bis 731 mm, evacuirt. Unterdessen hoben sich die Blättchen allmählich, dem Alter der Blätter nach, die des jüngsten zuerst; die Blattstiele blieben noch unverändert. Das Wasserstoffeinleiten und Auspumpen wurde noch zweimal wiederholt, am Schlusse der vierten Evacuation, bei einem muthmasslichen Gehalt von 0,000 000 3 % der anfänglichen Sauerstoffmenge, hatten sich die Blättchenpaare bis zu einem Winkel von etwa 30° genähert, die secundären Blattstiele sich gesenkt und sich genähert, die primären sich gehoben. Der Recipient wurde mit Wasserstoff aufgefüllt. — 20 Minuten später wurde gereizt, es trat eine deutliche Reaction ein, die Blättchen klappten vollständig zusammen, der primäre Blattstiel senkte sich merklich. — Nach zwei Stunden spreizten die Blättchen wieder etwas und schlossen sich auf eine starke Erschütterung hin nochmals.

1) Durch das Evacuiren sank die Temperatur im Recipienten zunächst um 1 oder 2°, was natürlich berücksichtigt werden muss.

Das mag genügen. Sämmtliche Versuche mussten naturgemäss mit einer Fehlerquelle behaftet sein. Da nämlich die Objecte aus bekannten Gründen während der Evacuation nicht verdunkelt werden durften, konnte eine Sauerstoffproduktion im Apparat durch die Kohlensäurezersetzung nicht ausgeschlossen werden. Es wurde aber zunächst dafür gesorgt, dass nicht zu grelles Licht die Objecte traf. Dann war doch auch die disponible Kohlensäuremenge durch die Evacuation auf ein Minimum herabgesetzt worden. Endlich wurde in einer Anzahl von Fällen noch direct durch ein Gefäss mit Kalilauge für die Absorption dieses Gases gesorgt.

Aus den mitgetheilten Versuchen ersieht man fürs Erste ganz deutlich, dass die Reizempfänglichkeit mit dem sinkenden Luftdruck sinkt. Zur Auslösung der Bewegungen werden immer stärkere Anstösse nöthig.

Bei genügend niedrigem Luftdrucke gehen die Blätter in eine Stellung über, die im Aussehen ganz der Stellung im wärmestarren Zustande¹⁾ entspricht: der primäre Blattstiel hebt sich, die secundären nähern sich, die Blättchen heben sich und schliessen mehr oder weniger zusammen. Der Grad der Luftverdünnung, der hiezu nöthig ist, ist starken individuellen Schwankungen unterworfen, die Verhältnisse werden noch complicirter dadurch, dass die Raschheit der Luftentziehung einen Einfluss zu haben scheint, in dem Sinne, dass bei raschem Evacuiren die Stellungsänderung, das äussere Anzeichen der eintretenden Starre, erst bei einer Verdünnung höheren Grades eintritt, als bei langsamem. Es geht daraus hervor, dass die „Vacuumstarre“ nicht durch die Abnahme des Luftdruckes, sondern direct oder indirect durch die des Sauerstoffes bedingt wird, sie braucht immer einige Zeit, bis sie deutlich zu werden beginnt.

Die habituelle Aehnlichkeit zwischen dem Zustande der Vacuumstarre und dem der Wärmestarre ist beachtenswerth, deshalb, weil im Uebrigen die durch verschiedene äussere Einflüsse hervorgerufenen Starre-

1) Sachs, Vorlesungen, 1. Aufl. S. 725. Sachs vergleicht die Vacuumstarre mit der Dunkelstarre, offenbar weil Dutrochet für seine vacuumstarre Mimose dasselbe thut. Das Aussehen dieser letzteren wird jedoch wie folgt beschrieben (a. a. O.): „les pétioles se dressèrent vers le ciel plus que dans l'état de réveil normal, mais les folioles ne se deployèrent qu'à demi“ und weiterhin: „les pétioles . . . restèrent constamment immobiles dans leur état de redressement et ses folioles restèrent toujours à demi déployées“. Die Dunkelstarre beschreibt aber Sachs selbst (Handbuch S. 45): „sämmliche Blättchen 180° offen, Stiele etwas abwärts, secundäre Stiele stark abwärts“.

Flora 1892.

zustände der Mimose unter sich habituell verschieden sind. Die vorliegende Uebereinstimmung im mechanischen Theil der Ausführung weist vielleicht auf gleiche bedingende Ursachen hin.

Im Zustande der Vacuumstarre ist die Pflanze für gewöhnliche Reize, selbst ziemlich starke Stösse, vollkommen unempfindlich; sehr starke Erschütterungen können, wenigstens noch zunächst, eine Bewegung auslösen, welche habituell genau der Reizbewegung gleicht und sich nur durch ihre Geringfügigkeit unterscheidet: die noch etwas spreizenden Blättchen klappen wohl vollständig zusammen, um aber die Senkung des primären Blattstieles nachzuweisen, bedarf es oft genauer Messungen.

Es ist nun die Frage, ob diese Bewegungen auf sehr starke Anstösse hin (Kabsch erzielte sie auch durch Inductionsschläge) überhaupt noch mit der gewöhnlichen Reizbewegung identificirt werden dürfen. Man könnte auch an die Krümmungen denken, welche für wachstumsfähige, geschüttelte Sprossgipfel zuerst von Hofmeister nachgewiesen worden sind. Wie diese ausser durch passive Dehnung auch durch eine Erschlaffung des Gewebes zu Stande kommen,¹⁾ so könnten auch hier die Zellen der Bewegungsorgane unter den Erschütterungen erschaffen und die Schliessung der Blättchen auf diesem Wege eine vollständige werden. Wie die Krümmung der Sprossgipfel wieder ausgeglichen wird, könnten die Mimosenblättchen auch wieder höheren Turgordruck in den Zellen der Bewegungsgelenke und dadurch die frühere Stellung, wenn auch vielleicht nicht mehr in demselben Maasse, gewinnen. Aber wenn sich die Sache auch so verhalten sollte, so darf man doch noch immer mit Fug und Recht von einer Reizbewegung sprechen, denn im Grunde genommen ist dies Erschlaffen der Sprossgipfelgewebe auch nichts anderes als eine Reizerscheinung. Denn sie besteht in einer Turgoränderung, die irgendwie mit dem lebenden Plasma der Zellen zusammenhängen muss — man kann z. B. eine Aenderung des Filtrationswiderstandes der Plasmamembran annehmen —, und die wieder rückgängig gemacht wird. Es ist also das für eine Reizbewegung Charakteristische gegeben.

In Luft erholt sich die vacuumstarre Pflanze wieder, zunächst werden die jungen Blätter und von diesen wieder die Blättchen reizbar. Bei den Blattstielen dauert es länger, bis sie wieder reagieren.²⁾

Die von Dutrochet (a. a. O.) und Kabsch (a. a. O.) beim Evacuiren gefundene „Reizbewegung“ konnte ich nie beobachten.

1) Pfeffer, Physiologie Bd. 2 S. 23.

2) Dutrochet, Memoires I, p. 556.

Dutrochet's Angabe, dass bereits nach dem ersten Kolbenzuge die Bewegung ausgelöst wird, erklärt sich wohl ungezwungen durch die Erschütterung, die der Recipient beim Pumpen erfuhr. Wenigstens vermisste ich in der Beschreibung seines Versuches jede Bemerkung darüber, ob er diese naheliegende Fehlerquelle in Betracht gezogen habe. Die Versuche wurden mit einer eingetopften Mimose angestellt, der Recipient musste daher so gross sein, dass die Luft nach dem ersten Kolbenzuge günstigsten Falles auf die Hälfte verdünnt sein konnte; aus meinen Versuchen, wie aus denen von Kabsch, geht aber mit Sicherheit hervor, dass eine so geringe Herabsetzung des Luftdruckes (resp. des Sauerstoffgehaltes) jedenfalls vollkommen wirkungslos bleiben musste.

Kabsch hatte in der bereits S. 88 beschriebenen Weise ausdrücklich Erschütterungen des Recipienten zu vermeiden gesucht, er beobachtete seine „Reizerscheinungen“ auch erst, als der Luftdruck in demselben auf 15 mm gesunken war. Da die Wasserdampfension vollkommen unberücksichtigt blieb, war sicher der noch vorhandene Druck bedeutend geringer — vorausgesetzt, dass sein Manometer zuverlässig war — und die beobachtete Erscheinung dürfte keine typische Reizbewegung gewesen sein, sondern die beim Uebergang in die Vacuumstarre eintretende Stellungsänderung, die jener habituell gleicht, wenn man, wie das Kabsch gethan zu haben scheint, nur die Blättchen, und nicht auch die primären Blattstiele, ins Auge fasst. Bei meinen Versuchen zeigten Mimosen nach zweistündigem Aufenthalt bei einem Luftdruck von 15 mm (nach Abzug der Wasserdampfension) keine Veränderung und waren normal reizbar.

Es mag hier noch Erwähnung finden, dass durch Ammoniakgas eine heftige Reizung der Blättchen herbeigeführt werden kann, die aber, vorsichtig ausgeführt, die Pflanze nicht zu schädigen braucht, welches letzteres immer der Fall ist, wenn z. B. Salzsäuredampf reizend wirkt. Dasselbe Blatt kann auf diese Weise mehrmals hintereinander gereizt werden, die Mimose ist also auch „chemisch reizbar“.

2. Berberis.

Kabsch¹⁾ stellte die Mehrzahl seiner Versuche über das Verhalten reizbarer Organe im luftverdünnten Raume mit den Staubgefässen von Berberis und Mahonia an, weil er sich hievon am leichtesten genügende Mengen Material verschaffen konnte. Diese

1) Kabsch, Bot. Ztg. 1862 S. 342.

Rücksicht ist seinen Untersuchungen nicht zu Gute gekommen, indem sich gerade bei diesen Objecten einzelne bestimmte Erscheinungen, die durchaus nicht bei allen anderen auch vorhanden sind, sehr ausgeprägt zeigen und er so verleitet wurde, sie auch da zu suchen und zu finden, wo sie gar nicht vorhanden sind. Ein Beispiel hiefür hat uns bereits *Mimosa* geliefert. (S. 99.)

Kabsch beobachtete nämlich beim Auspumpen des Recipienten stets eine Bewegung der Staubgefäße, die der auf mechanischen Anstoss erfolgenden Reizbewegung vollkommen gleich und eintrat, sobald das Manometer nur noch 20 — 25 mm Druck anzeigte: die Staubgefäße schlugen zum Stempel über. Nach einiger Zeit (während der die Evacuation fortgesetzt wurde?) legten sie sich wieder an die Blumenblätter zurück. Sie waren dann unter diesen Verhältnissen nicht mehr reizbar, wurden es aber wieder nach ihrer Rückkehr in atmosphärische Luft. Solange das Losschnellen, während des Evacuierens noch nicht eingetreten war, waren sie auch noch durch Berührung reizbar. Den Grund für das Losschnellen suchte Kabsch in der Abnahme des Luftdruckes um die Blüten herum, die endlich auch die Luft aus den Gefäßen und dem Saft der Zellen der reizbaren Organe zum Entweichen bringe und so rein mechanisch wirke. Dabei soll der Widerstand der Zellmembranen, der den ganzen Organismus erschüttere, die eigentliche Reizursache sein.

Für meine Versuche benützte ich hauptsächlich zwei von den verschiedenen im botanischen Garten zu Leipzig cultivirten Arten, die eine mag *Berberis vulgaris*, die andere *B. spathulata* gewesen sein. Meist kamen mehrere Blüten einer Traube gleichzeitig zur Verwendung, nachdem die Kelchblätter und Blumenblätter vorher mit der Scheere weggeschnitten worden waren. Als Recipienten dienten kurze, weite, etwa 25 — 30 cm³ fassende Glasröhren, die horizontal befestigt und durch zwei gute, doppelt durchbohrte Kautschukstopfen verschlossen wurden. Je eine Bohrung diente dazu, an dem einen Ende die Verbindung mit der Pumpe, an dem anderen Ende mit dem Manometer herzustellen. Die zweite Bohrung des einen Stopfen nahm den Glasstab auf, an dessen Ende die *Berberis*blüthen mit feuchtem Fliesspapier festgebunden wurden, die zweite Bohrung des anderen Stopfen, gegenüber dem Glasstab mit den Blüten, die Vorrichtung, dazu bestimmt, im luftverdünnten Raume einen mechanischen Reiz auszuüben. Sie schloss sich in ihrer Construction dem kleinen, für *Mimosa* benutzten und dort (S. 95) beschriebenen Apparate enge an. Um den Messingsdraht, der mehrere feinere Drahtspitzen an seinem

freien Ende trug, vor und rückwärts bewegen zu können, wurden die Glasröhrchen nicht vollkommen an einander geschoben und, um den sie verbindenden Kautschukschlauch auf der freien Strecke während der Dauer der Evacuation am Zusammenklappen zu verhindern, wurde eine Drahtspirale eingelegt. So konnten die Staubgefässe jederzeit durch ein Vorstossen des Drahtes gereizt werden. — Bei der geringen Grösse des Recipienten konnte in kurzer Zeit ein sehr vollständiges Vacuum hergestellt werden; schwieriger war es, den Apparat für einen längere Zeit dauernden Versuch genügend dicht zu machen, hauptsächlich deshalb, weil ich versäumt hatte, die Enden der Glasröhren, die als Recipienten dienten, innen anschleifen und so zum Schlusse an die Kautschukstopfen geeigneter machen zu lassen. — Ein Streifen von nassem Filtrierpapier, der die Hälfte der Innenwand bedeckte, sorgte für Sättigung des Recipienten mit Wasserdampf. — Ich beschreibe den Apparat hier so ausführlich, weil er auch noch für eine ganze Reihe anderer Objecte zur Verwendung kam.

Ich habe eine grosse Anzahl von Versuchen angestellt und dabei stets, wie Kabsch, das spontane Eintreten einer Reaction, genau der Reizbewegung entsprechend, beobachtet, sobald der Luftdruck genügend weit gesunken war. Doch kann ich keine so bestimmten Werthe für die obere und untere Grenze (20—25 mm) angeben, wie es jener that. Ausnahmsweise beobachtete ich die Bewegung schon bei 300 mm restirendem Drucke, selten erst, wenn der Druck unter 20 mm gesunken war, zumeist, in ziemlicher Uebereinstimmung mit Kabsch, zwischen 40 und 20 mm. Es schlugen ferner durchaus nicht alle Staubgefässe einer Blüthe bei gleichem Druck zum Stempel über, noch weniger diejenigen verschiedener Blüthen, wie das bereits Kabsch bemerkt hatte. Am frühesten schienen mir die Filamente mit eben geöffneten Antheren zu reagiren. — Ein Filament oder einige wenige begannen, die übrigen folgten dann, während die Evacuation fortging, rascher oder langsamer nach, oft erst nach einer langen Pause. — Manchmal war die Zeitdifferenz im Ueberschlagen offenbar dadurch bedingt, dass bei bereits genügend geringem Luftdruck das eine Filament viel längere Zeit brauchte, bis es die Bewegung ausführte, als ein anderes. Das ging daraus hervor, dass zuweilen, aber nicht immer, die Reizbewegung einiger oder aller übrigen, bisher noch unveränderten Filamente eintrat, wenn nach der Reaction des ersten der Recipient abgesperrt wurde, der Luftdruck also gleich blieb. — Im grösseren Theil der Fälle schlug dasselbe Filament einer bestimmten Blüthe bei der Wiederholung des Versuches wieder bei dem

nämlichen Luftdruck über, doch war auch oft genug gar keine derartige Regelmässigkeit zu erkennen.

Die Schnelligkeit, mit der der sehr kleine Recipient entleert wurde, schien ohne ausgesprochenen Einfluss auf die Schnelligkeit zu sein, mit der (dem Drucke, nicht der Zeit nach!) die Reaction eintrat; ging diese letztere jedoch bei noch verhältnissmässig hohem Druck vor sich, so schien sie bei langsamem Evacuiren früher einzutreten (natürlich nicht der Zeit, sondern dem Drucke nach), als bei raschem, weil, wie wir eben sahen, die Staubgefässe bei bereits hinreichend niedrigem Drucke oft einige Zeit brauchen, bis die Reizbewegung zu Stande kommt. Wurde in dieser Zeit das Pumpen fortgesetzt, so sank der Druck noch weiter und man las dann einen zu hohen Manometerstand ab.

Die Staubgefässe gingen aus der Reizstellung immer in die anfängliche Lage zurück, wenn der Recipient nach ihrem Ueberschlagen abgestellt wurde, und waren dann für mechanischen Reiz voll empfänglich. Wurde die Evacuation nach dem Losschnellen fortgesetzt, so gingen sie ebenfalls mehr oder weniger vollständig in die Anfangslage zurück und waren dann noch reizbar, wenn nicht schon vorher jener sehr niedrige Luftdruck im Recipienten zu Stande kam, bei dem die Reizbarkeit überhaupt sistirt ist und der Vacuumstarre Platz gemacht hat. Die vacuumstarrten Staubgefässe unterscheiden sich im Aussehen fast gar nicht von den reizbaren, nur schienen sie mir unter einem etwas kleineren Winkel vom Griffel abzustehen.

Wurde die Evacuation sehr langsam ausgeführt, etwa so, dass es eine halbe Stunde dauerte, ehe der Luftdruck auf ein paar Millimeter gesunken war, so konnte die Reizbewegung ein zweites Mal eintreten, ohne einen äusseren Anstoss, besonders bei Staubgefässen, die früher zum ersten Male reagirt hatten. Auch dann gingen die Staubgefässe aus der Reizstellung wieder zurück, jedoch nur in die Starrestellung und waren, wenigstens wenn die Evacuation fort dauerte, von dann an ganz unempfindlich. Diese Starrestellung tritt natürlich auch bei den Filamenten ein, welche durch die fort dauernde Evacuation nicht zum zweiten Mal zum Reagiren gebracht werden, nur ist die Bewegung (von der reizempfänglichen in die Starrestellung) so gering, dass sie dem Auge fast entgeht. — Es ist bemerkenswerth, dass die Starre der Filamente nie in der Reizstellung eintritt. sie gehen immer erst in ihre bestimmte Stellung zurück.

Frägt man sich nun, wie diese eigenthümliche, durch das Evacuiren bedingte Reizbewegung zu Stande komme, so lässt sich zunächst

sehr leicht zeigen, dass die Luftströmung im Recipienten nicht die Ursache sein kann. Denn, wenn man das Manometerrohr aus dem Quecksilber herausgezogen hat, kann man mit voller Kraft der Pumpe Luft durch den Recipienten saugen und dennoch tritt nur ganz vereinzelt eine Reaction der Staubgefäße ein, falls sie nicht direct an die Glaswand geschleudert werden, obschon der Luftstrom dann natürlich viel heftiger ist, als er in dem geschlossenen Apparate werden kann.

Schwieriger ist es, zu unterscheiden, ob die besagte Reaction im Sinne von Kabsch zu erklären sei (als ausgelöst durch eine Zerrung, die von in den Intercellularen¹⁾ sich ausdehnenden oder aus den Zellen entweichenden Gasen ausgeübt wird), oder als eine Reaction des Organismus auf den Sauerstoffzug als solchen, etwa so, wie, um ein Beispiel zu gebrauchen, der Lichtentzug nach mehrfachen Angaben in der Litteratur auf *Mimosa pudica* reizend einwirken kann. Ich suchte durch die verschiedensten Versuche eine Entscheidung für eine von diesen beiden Möglichkeiten herbeizuführen.

Dass die Herabsetzung des Luftdruckes als solche nicht gut die Ursache sein kann, lässt sich auf verschiedene Weise zeigen.

Zunächst sollte man doch einen deutlichen Unterschied in der Höhe des Luftdruckes, bei dem die Reaction eintritt, erwarten, je nachdem man den Recipienten mit den Versuchsobjecten in einigen Minuten oder in einer Stunde auspumpt. Denn bei ganz langsamer Evacuation hätten die Gase in den Intercellularen etc. doch Zeit, zu entweichen, ja man sollte erwarten, die Reaction unterbleibe dann ganz. Die bereits (S. 102) beschriebenen Versuche zeigten das Gegentheil von alledem.

Dann lies ich den Sauerstoff eines abgesperrten Volumen Luft durch alkalische Pyrogallussäurelösung absorbiren. Ein kleines, etwa 45 cm³ fassendes Kochfläschchen wurde mit einem doppelt durchbohrten Kautschukstopfen gut verschlossen; die eine Bohrung trug den Glasstab, an dem die Blüthen festgebunden worden waren, die andere ein offenes Manometer. Durch vorsichtiges Schwenken der Pyrogallussäurelösung konnte die Absorption des Sauerstoffs beschleunigt werden. Die Bewegung trat regelmässig ein, zum Theil sehr bald, zum Theil erst nach etwas längerer Zeit, sie wurde auch wieder ausgeglichen. Leider habe ich nicht darauf geachtet, ob der weitere Sauerstoffentzug wie beim Evacuiren eine zweite Reaction

1) Es sind wirklich Intercellularen im Gewebe des Filamentes vorhanden und zwar ziemlich reichlich, wie ich mich überzeugen konnte,

hervorrufen kann, was mir jedoch gar nicht zweifelhaft erscheint, falls die Absorption langsam genug vor sich geht. Die Kalilauge allein, ohne Pyrogallussäure, blieb vollständig wirkungslos.

Ich leitete ferner einen Strom von reinem Wasserstoffgas über die in gleicher Weise wie für die Evacuationsversuche hergerichteten Blüthen und sah dabei stets eine Reaction eintreten, schon nach kurzer Zeit, wenn der Strom stark war, nach längerer, wenn er schwächer war, genau wie bei rascher Evacuation das Ueber schlagen der Staubgefäße der Zeit (nicht immer auch dem Drucke!) nach früher eintritt als bei langsamer.

Hier, wie bei den Versuchen mit Pyrogallussäure, bei denen eine Verminderung des Luftdruckes gar nicht zu Stande kommt, könnte Kabsch die nöthige Gewebezerrung nur durch Gasdiffusion entstehen lassen, unter der Annahme, es diffundire mehr Wasserstoff ins Filament hinein, als von den in ihm enthaltenen Gasen herausdringen könne. Auf diesem Wege könnte wirklich das Volum der intercellular enthaltenen Gasmenge so weit anwachsen, dass die Zerrung zu Stande käme. Doch ist schon wegen der Schnelligkeit, mit der die Reaction im starken Wasserstoffstrom eintritt, diese Annahme kaum haltbar; ich stellte aber noch weitere Versuche an, mit deren Hilfe ich sie zurückweisen konnte.

Staubgefäße, denen ich die Antheren weggeschnitten hatte und noch ein gutes Stück der Filamente dazu, verhielten sich ganz gleich wie unverletzte, sowohl beim Ueberleiten von Wasserstoff als auch beim Evacuiren. Nicht nur reagirten sie, sie schlugen auch zur selben Zeit wie diese zum Stempel über, wenn man sie zusammen dem Versuch unterwarf, wobei freilich individuelle Schwankungen berücksichtigt (d. h. durch Wiederholung des Versuches mit anderen Objecten eliminirt) werden mussten. Ein angeschnittenes Filament wird aber die in seinen Intercellularen enthaltenen (und damit auch die in seinen Zellen absorbirten) Gase offenbar schneller entlassen können, als ein unverletztes. Die Gasansammlung durch Diffusion, die zur Ausführung der Zerrung nöthig ist, müsste also, wenn sie überhaupt zu Stande kommen könnte, mindestens später die nöthige Höhe erreicht haben, die Reaction also später eintreten.

Injicirt man die Staubgefäße mit Wasser, so sind sie, gleich nach der Injection und so lange sie unter dem Wasser liegen, nicht reizbar, werden es aber bald wieder, wenn die Luft Zutritt hat, selbst im dampfgesättigten Raume, wo sie keine Gelegenheit haben, merkliche Quantitäten von Wasser abzugeben. Wird diese Procedur an Fila-

menten vorgenommen, denen man die Antheren weggeschnitten hatte, und unterwirft man sie dann gleichzeitig mit nicht injicirten, unverletzten Staubgefässen der Evacuation oder leitet einen Wasserstoffstrom über beide, so reagiren sie gleichzeitig.

Sperrt man den Recipienten ab, sobald das übergeleitete Gas die Reizbewegung hervorgerufen hat, so gehen die Filamente in die reizempfindliche Stellung zurück. Sie reagiren dann sowohl auf mechanischen Reiz als auf weiteren Sauerstoffentzug (durch erneuertes Ueberleiten von Wasserstoff), aber durch noch so langes Verweilenlassen in der doch schon überwiegend aus Wasserstoff bestehenden Atmosphäre kann keine zweite Reaction hervorgerufen werden. Würde sie durch Gasdiffusion und nicht durch den Sauerstoffentzug als solchen bedingt, so müsste man doch erwarten, dass sie in dem ursprünglichen Gasgemenge, das z. B. 90 % Wasserstoff enthalten mag, ebenso gut, wenn auch etwas später, zu Stande kommen würde, als wenn der Wasserstoffgehalt durch erneuertes Einleiten noch mehr, etwa auf 98 %, gesteigert wird.

Wie Wasserstoff verhielt sich auch reines Stickoxydul. Dagegen konnte man Sauerstoff überleiten, so viel man wollte, es trat keine Reaction ein. Würde sich die Bewegung im Sinne von Kabsch erklären, so müsste sich das Stickoxydul in seinem Diffusionsvermögen gegenüber den im Gewebe des Filamentes vorhandenen Gasen ganz wie Wasserstoff verhalten — also ähnlich schneller hinein-, als jene herausdiffundiren, denn die Reaction tritt auch hier bei genügender Stärke des Stromes schnell ein —, während Sauerstoff sich ganz anders verhalten und zum Mindesten nicht schneller hineindiffundiren dürfte, als die im Filamente eingeschlossenen Gase heraus.

Schliesslich prüfte ich noch das Verhalten unserer Objecte bei Verdichtung der Luft. Die Blüten kamen in eine ziemlich weite, am einen Ende zugeschmolzene Glasröhre (Volum 15 cm³), die mit der Compressionspumpe verbunden wurde. Die plötzliche Steigerung des Luftdruckes auf mehr als das Doppelte wirkte durchaus nicht reizend, eben so wenig die plötzliche Verminderung desselben, wenn der Hahn geöffnet wurde, um die Luft ausströmen zu lassen, auch nachdem die Blüten längere Zeit in der comprimierten Luft verweilt hatten. Und doch muss hiebei eine beträchtliche Volumzunahme der in den Intercellularen befindlichen comprimierten Luft und damit eine Zerrung im Sinne von Kabsch vor sich gegangen sein, die aber eben nicht als Reiz wirkt.

Fasst man all das zusammen, so erscheint es sehr wenig zweifelhaft, dass die Bewegung durch den Sauerstoffentzug als solchen ausgelöst wird. Die Thatsache ist sehr merkwürdig und steht noch ohne Analogon da. Man kann sie nicht mit der Bewegung der Mimosenblätter bei Eintritt der Vacuumstarre vergleichen, denn die Bewegung geht so rasch vor sich, wie unter normalen Verhältnissen, sie wird wieder rückgängig gemacht und die wirkliche Starre tritt erst später ein und gleicht im Aussehen mehr der reizempfindlichen Stellung, endlich geht die eine direct in die andere über.

Aus dem bereits Mitgetheilten kann man eigentlich schon entnehmen, dass diese Reizerscheinung nicht an einen bestimmten, aber nach der Individualität der Objecte variablen Sauerstoffgehalt im Recipienten gebunden ist. Das geht ja aus der Möglichkeit hervor, sie während derselben Evacuation am nämlichen Object zweimal hinter einander eintreten zu lassen. Ich stellte aber auch noch specielle Versuche hierüber an, indem ich, statt wie gewöhnlich von atmosphärischer Luft, also von einem Gasgemenge mit etwa 20 Vol. % Sauerstoff, von Gasgemengen mit mehr und mit weniger Sauerstoff ausging und beobachtete, bei welchem Manometerstand die Reaction eintrat. Diese Gasgemenge von bestimmtem Sauerstoffgehalt liessen sich leicht durch theilweises oder vollständiges Auspumpen des Apparates und Auffüllen mit Sauerstoff oder Wasserstoff herstellen. Ich liess immer erst einige Zeit verstreichen, ehe ich die Luftpumpe aufs Neue, diesmal um die Reaction hervorzurufen, in Gang setzte, damit die Gase sich mischen und die Objecte sich erholen konnten. Natürlich wurde ferner stets das Verhalten des nämlichen Objectes unter diesen veränderten Bedingungen geprüft, aber dennoch konnte ich keine ganz exacten Resultate bekommen, weil, wie ich schon (S. 101) erwähnte, zuweilen dasselbe Staubgefäss in gleicher Weise aus dem gleichen Gasgemenge evacuirt, doch bei verschiedenem Manometerstand reagierte, manchmal auf einmal, nachdem vorher mehrere Male hinter einander die Bewegung genau, fast auf den Millimeter, bei einem bestimmten Drucke eingetreten war. Trotzdem zeigten die Versuche ganz deutlich, dass es auf die relative Menge Sauerstoff und nicht auf seine absolute Menge ankam, denn es blieb sich ziemlich gleich, ob ich aus gewöhnlicher Luft, aus reinem Sauerstoff oder aus einem Gasgemenge mit 5 % Sauerstoff im Gesamtvolum evacuirt. Trat das eine Mal die Reaction etwas früher (d. h. bei höherem Drucke) ein, so konnte ein Wiederholungsversuch mit einem anderen Object sie gerade umgekehrt etwas später (d. h. bei niedrigerem Drucke)

ergeben. Käme es auf die absolute Menge Sauerstoff an, so müsste, was ich kaum besonders aus einander zu setzen brauchte, die Reaction beim Evacuiren aus reinem Sauerstoff viel später (d. h. bei niedrigerem Drucke), beim Evacuiren aus einem 5 % Sauerstoff enthaltenden Gasgemenge dagegen viel früher (also bei viel höherem Drucke) eintreten.

War der anfängliche Sauerstoffgehalt im Recipienten noch geringer als 5 % der gesammten Gasmenge, so erhielt ich beim Evacuiren zuweilen keine Reaction mehr, offenbar, weil die Vacuumstarre früher eintrat, als eine zur Reizung genügende Verminderung des Sauerstoffgehaltes erfolgte, sowie auch beim Evacuiren aus atmosphärischer Luft zuweilen keine zweite Reaction eintritt, auch wenn man ziemlich langsam pumpt.

Die letzt geschilderten Versuche, bei denen die Objecte offenbar das Weber'sche Gesetz¹⁾ im Grossen und Ganzen einhielten, veranlassten mich, seine Gültigkeit auch für die Fälle zu prüfen, wo bei fortgehender Evacuation auf die erste Reaction eine zweite folgte. Gilt das Gesetz auch hier und trat die erste Reaction bei einem bestimmten Objecte, z. B. bei $\frac{11}{100}$ des anfänglichen Druckes (oder Sauerstoffgehaltes) ein, so müsste die zweite Reaction bei $\frac{11}{100}$ dieser $\frac{11}{100}$, also bei $\frac{12}{1000}$ des anfänglichen Druckes (oder Sauerstoffgehaltes) ausgeführt werden. Die Versuchsergebnisse entsprachen ungefähr dieser Voraussetzung; da aber, wie wir eben sahen, zuweilen dasselbe Staubgefäss unter ganz gleichen Bedingungen bei einem zweiten Versuch nicht mehr beim selben Druck zum Stempel überschlug, so ist es mir trotz vieler darauf verwandter Mühe nicht möglich gewesen, genaue Zahlen zu gewinnen. Immerhin zeigte es sich ganz deutlich, wenn das ins Auge gefasste Staubgefäss bei der ersten Reaction vor einem anderen oder nach einem anderen losschnellte, dieser Unterschied bei der zweiten Reaction ebenfalls vorhanden war. Dagegen fand im Allgemeinen die zweite Reaction früher (d. h. bei einem höheren Drucke) statt, als man erwarten sollte. So trat sie z. B. in dem oben erwähnten concreten Falle schon bei $\frac{17}{100}$ der $\frac{11}{100}$, also bei $\frac{19}{1000}$ (statt bei $\frac{12}{1000}$) des anfänglichen Luftdruckes (resp. Sauerstoffgehaltes) ein.

Kabsch macht in seiner citirten Abhandlung auch Mittheilungen über das Verhalten der Berberisstaubgefässe in verschiedenen Gasen.

1) Vgl. hierüber Pfeffer, Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuch. a. d. bot. Inst. zu Tübingen Bd. 1 S. 395 u. f.

Sie erschienen mir sehr revisionsbedürftig, war doch seine bereits in den Vorbemerkungen (S. 90) besprochene Versuchsanstellung so primitiv, dass Fehler unvermeidlich werden mussten. Ich unternahm es daher, die Angaben wenigstens theilweise nachzuprüfen.

Das Verhalten unserer Objecte gegenüber Wasserstoff geht bereits aus einigen der im Vorstehenden beschriebenen Versuchen hervor. Die Staubgefäße reagirten im Gasstrom einmal, eventuell zweimal; befanden sie sich lange genug in reinem Wasserstoff, so trat Starre ein, die Reizbarkeit kehrte aber selbst nach mehrstündigem Aufenthalt in dem Gase an der atmosphärischen Luft zurück. Die Sistirung der Reizbarkeit hat Kabsch richtig beobachtet, eigenthümlicher Weise ist ihm die Reaction (die bei seinen Versuchen auch eintreten musste, sonst hätte er keine Starre erhalten können) entgangen.

Wie Wasserstoff verhält sich auch Stickstoff — in der schon erwähnten Weise mit alkalischer Pyrogallussäurelösung dargestellt — und reines Stickoxydul — aus sehr reinem Ammoniumnitrat durch ganz gelindes Erwärmen gewonnen und mit verdünnter Kalilauge und Ferrosulfatlösung gewaschen. Für Stickstoff hat Kabsch das Verhalten ziemlich zutreffend geschildert, abgesehen davon, dass er auch hier den Eintritt der Reizbewegung übersehen hat; im Stickoxydul sollen sich die Staubgefäße wie in atmosphärischer Luft verhalten und selbst 36 Stunden lang reizbar bleiben. Diese Behauptung ist sicher falsch (wie alle ähnlichen, die Unterhaltung der Athmung, das Keimen der Samen etc. betreffenden) und durch Verwendung eines mit Luft und deshalb mit Sauerstoff verunreinigten Gases veranlasst worden. Ein Strom reines Stickoxydul wirkte, über die Blüten geleitet, in meinen (freilich nicht sehr zahlreichen) Versuchen genau wie ein Wasserstoffstrom. Die erste Reaction trat sehr bald ein, eine zweite sah ich nicht eintreten, vielleicht war der Gasstrom zu stark und ging die Luftverdrängung deshalb zu rasch vor sich. Ein solches negatives Resultat ergibt sich ja auch beim Ueberleiten eines zu starken Wasserstoffstromes. — Stickoxydul wirkt nicht anästhetisirend auf die Berberisstaubgefäße (und auf die Narben von *Mimulus*), was man nach seiner Einwirkung auf den (höheren) thierischen Organismus auch für den pflanzlichen erwarten könnte.

In Stickoxydul will Kabsch das Eintreten einer Reizbewegung der Staubgefäße beobachtet haben. Da es bei seiner Versuchsanstellung — wie überhaupt wohl bei jeder — nothwendigerweise zur Bildung von Untersalpetersäuredämpfen, gerade um die Objecte herum,

erkommen sein muss (was Kabsch unberücksichtigt liess, obschon r weiterhin die heftige, durch diese Dämpfe eintretende Reizung childert), so wage ich nicht zu entscheiden, ob die beobachtete Reaction das Ergebnis der Einwirkung jener Dämpfe oder des Stickoxydes war, das aber wahrscheinlich nur als indifferentes Gas gewirkt hätte.

Wird reiner Sauerstoff über Berberisblüten geleitet, so reagieren die Filamente nicht, wie wir bereits sahen (S. 105); sie bleiben in diesem Gase selbst 24 Stunden lang reizempfindlich. Es ist daher die Angabe von Kabsch, dass die Staubgefässe nach halb- bis einstündigem Aufenthalt im Sauerstoffgas reizunempfindlich, nach mehrstündigem sogar vollständig getödtet würden, sicher falsch.

Verdrängt man die die Blüten umgebende Luft durch einen Kohlensäurestrom, so tritt keine Reaction der Filamente ein, weil die Kohlensäure anästhetisirend wirkt, und da die Schnelligkeit, mit der sie wirkt, proportional der Menge ist, so bleibt es sich gleich, ob man einen starken oder einen schwachen Kohlensäurestrom über die Versuchsobjecte leitet. Kabsch hat das Sistiren der Reizbarkeit richtig beobachtet und gibt ausserdem an, dass der Zusatz von Kohlensäure zur atmosphärischen Luft bis zu einem Gehalt von 30 bis 40 % ohne Einfluss bliebe. Ich beobachtete, nachdem die Blüten fünf Minuten in einer 50 % des Gases enthaltenden Atmosphäre verweilt hatten, bei einigen Staubgefässen bereits den Verlust der Reizbarkeit; nach 10 Minuten dauerndem Verweilen in derselben Atmosphäre war sie bei allen aufgehoben. Bei 80 % Kohlensäure wirkte bereits ein 30 Secunden langes Verweilen lähmend ein. — Hatte der Aufenthalt nicht zu lange gedauert, so kehrte in atmosphärischer Luft die Reizbarkeit sehr schnell zurück.

Wie bereits Kabsch fand, ruft Ammoniakgas eine heftige Reaction hervor. War die Einwirkung nicht zu stark und nicht von zu langer Dauer, so gehen die Filamente wieder in die Anfangsstellung zurück und sind wieder durch Ammoniakgas und durch Berührung reizbar. So konnte ich die Staubgefässe ein und derselben Blüte fünf Mal hinter einander zum Losschnellen bringen. Gerade hierin, in der Möglichkeit, dieselbe Einwirkung mehrmals hinter einander am nämlichen Object wiederholen zu können, liegt meiner Ansicht nach die Berechtigung, diese Ammoniakwirkung als Reizbewegung zu bezeichnen, so gut wie die Reaction auf Berührung. Die Staubgefässe von Berberis sind also auch „chemisch reizbar.“ Kochendes Wasser oder Salzsäuredampf ruft ebenfalls Reizstellung hervor (Kabsch

leugnet das mit Unrecht für letzteren), doch nur dann, wenn sie das Object gleichzeitig tödten.

3. *Helianthemum*.

Kabsch¹⁾ gibt an, dass die Reizbarkeit der Staubgefäße von *Helianthemum vulgare* bei 5—10 Linien (pariser? = 11—22 mm) Luftdruck erloschen sei, nach Zutritt der atmosphärischen Luft jedoch fast momentan wiederkehre. Er habe während des Evacuirens keine Reizbewegung der Staubgefäße in dem Sinne, wie sie bei *Berberis* vorliegt, beobachtet, sie am Ende jedoch wegen Geringfügigkeit nur übersehen.

Die Mehrzahl meiner Versuche stellte ich mit *Helianthemum polifolium* an, das, mit *H. vulgare* nahe verwandt, ebenfalls gut reizbare Staubgefäße besitzt. Die Blüten wurden, nachdem Kelch- und Kronblätter weggeschnitten worden waren, an den Glasstab des für die Versuche mit *Berberis* benutzten und dort (S. 100) beschriebenen kleinen Apparates angebunden und so der Evacuation unterworfen.

War der Luftdruck genügend tief gesunken, so erhielt ich stets eine deutliche Bewegung der Staubgefäße, die dem Aussehen nach völlig der durch mechanischen Reiz erzielbaren gleich. Doch musste die Luftverdünnung ziemlich weit getrieben werden, ehe diese Erscheinung eintrat, meist so weit, als es die Pumpe gestattete (ca. 1,5 mm Druck), manchmal noch weiter (durch Wasserstoffeinleiten!), — es traten eben hier, wie überall, beträchtliche individuelle Schwankungen zu Tage. Wie das Evacuiren wirkte auch das Ueberleiten eines Wasserstoffstromes und die Absorption des Sauerstoffs aus einem abgesperrten, die Objecte umgebenden Volum atmosphärischer Luft. Die Versuche wurden in ganz gleicher Weise, wie die entsprechenden mit *Berberis* Blüten ausgeführt.

Bei fortwährendem Verweilen im luftverdünnten oder durch Absorption fast sauerstofffrei gemachten Raume gehen die Staubgefäße aus der Reizstellung wieder zurück, jedoch nur den halben Weg und sind dann reizunempfindlich. Die Vacuumstarre ist eingetreten, ganz ähnlich wie bei *Berberis*, nur dass sie sich hier dem Aussehen nach etwas deutlicher vom reizempfindlichen Zustand unterscheidet. Besonders deutlich trat sie bei jenen Versuchen zu Tage, bei denen der Sauerstoff durch Pyrogallussäure absorbiert wurde.

So lange die Staubgefäße während des Evacuirens ihre Bewegung noch nicht ausgeführt hatten, also wenn z. B. das Manometer noch

1) Kabsch, Bot. Ztg. 1862 S. 343.

,5—4,5 mm Druck im Recipienten anzeigte, waren sie für Reizmpfänglich. Der Starrezustand trat erst nach der Bewegung ein. Die Angabe von Kabsch, dass die Reizempfänglichkeit schon bei 1—22 mm Druck erlösche, ist zweifellos zu hoch gegriffen und erklärt sich wohl durch das Ausserachtlassen der Wasserdampftension.

Ich habe keine weiteren Versuche darüber angestellt, ob die beim Evacuiren auftretende Bewegung eine Reaction auf den Sauerstoffentzug oder auf die Herabsetzung des Luftdruckes ist. Die Analogie mit *Berberis* ist so auffallend, dass ich unbedingt beide Erscheinungen auf dieselbe Ursache zurückführen und also auch diese Bewegung als durch den Sauerstoffentzug als solchen bedingt betrachten möchte.

Im Kohlensäurestrom kommt aus denselben Gründen, wie bei den Staubgefässen von *Berberis* keine Reizbewegung zu Stande.

4. *Mimulus*.

Angaben über das Verhalten reizbarer Narben bei verminderter Partiärpressung des Sauerstoffes sind mir aus der Litteratur nicht bekannt geworden.

Meine Versuche wurden mit *Mimulus moschatus* und *M. luteus* angestellt, besonders mit dem letzteren, die ebenfalls untersuchte *Martynia* erwies sich trotz der grösseren Narben als weniger brauchbar, ihrer geringeren und früher erlöschenden Reizbarkeit wegen. Aber auch bei *Mimulus* fand sich zuweilen eine dem Anschein nach unveränderte (zu alte?) Narbe mit spreizenden, aber nicht (mehr) reizempfänglichen Lappen. Die Griffel wurden mit einem Stück des Fruchtknotens abgeschnitten und mit nassem Fliesspapier an einem Glasstab festgebunden. Als Recipient diente wieder der kleine Apparat, den ich für die Experimente mit *Berberis* benutzt und dort (S. 100) kurz beschrieben habe.

Waren die Objecte überhaupt reizbar, so konnte ich während der Entleerung des Recipienten stets nach kürzerer oder längerer Zeit, sobald der Luftdruck genügend weit herabgesetzt war, ein spontanes Zusammenklappen der Narbenlappen beobachten. Die Schnelligkeit, mit der diese Reaction eintrat, war für ganz gleich behandelte Objecte beträchtlich verschieden, also individuellen Schwankungen unterworfen.

Längeres Verweilen bei einem etwas höheren Druck im Recipienten schien schliesslich dieselbe Wirkung zu haben, wie kurzes bei einem etwas niedrigeren Drucke. Aus diesem Grunde wohl trat bei langsamem Evacuiren die Reaction (dem Drucke, nicht der Zeit

nach) früher ein, als bei raschem. So standen nach viermaligem, sehr schnellem Evacuiren auf 3 mm Druck, mit jedesmaligem Einleiten von Wasserstoff, noch einige Narben (von *Mimulus luteus*) offen, während einige andere (derselben Species) sich bei gang langsamem Evacuiren schon bei 12 mm Druck zu schliessen begannen. Das Auspumpen hatte eine halbe Stunde gedauert. Wieder andere Narben schlossen sich sogar nach längerem Verweilen in einer Atmosphäre, die durch Auspumpen auf nur 20 mm Druck und Füllen des Recipienten mit Wasserstoff gebildet worden war. — Ausserdem schien bei *Mimulus moschatus* eine weitergehende Verdünnung der Luft oder eine längere Dauer des Versuches nötig zu sein, wenn die Reaction eintreten sollte, als bei *M. luteus*.

Dieses spontane Zusammenklappen auf Luftentzug hin gleicht dem durch mechanischen Reiz verursachten vollkommen, nur wird es langsamer ausgeführt; wie bei diesem krümmt sich ein Narbenlappen, wenn der andere weggeschnitten worden war, über die Mittellinie hinaus, hier wie dort müssen also die Lappen ordentlich aneinander gepresst werden. Haben sich die Narben einmal geschlossen, so öffnen sie sich auch nach langem Verweilen in derselben Atmosphäre (in der das Zusammenklappen erfolgte) nicht wieder, sie sind dann vacuumstarr. Der Starrezustand gleicht also hier im Aussehen dem der gereizten Narben. Wenn man sie nach einem nicht zu langen Aufenthalt unter diesen anormalen Verhältnissen an die Luft bringt, spreizen sie nach einiger Zeit wieder und sind dann aufs Neue reizbar.

So lange die Narben während des Auspumpens ihre Schliessungsbewegung noch nicht ausgeführt haben, so lange reagiren sie auch noch auf mechanischen Reiz. Hat die Schliessbewegung bereits begonnen, so wird ihr langsamer Verlauf durch einen solchen beschleunigt, sie sind also selbst dann noch reizbar, wenn sie im Begriffe sind, sich zu schliessen. Hindert man eine Narbe während des Evacuirens am Zusammenklappen (ich erreichte das durch ein entsprechend zugeschnittenes, angepresstes Stückchen Hollundermark) und entfernt das Hemmniss erst, wenn sich die übrigen, gleichzeitig evacuirten Narben bereits geschlossen haben, so tritt dennoch eine ziemlich rasch verlaufende Reaction ein. Die Schliessbewegung kann daher noch unter einem so geringen Luftdruck ausgeführt werden, dass die Narbe eigentlich schon im Starrezustand sein sollte. Ob sie dann aber am Ende nur durch die mit der Wegnahme des Hemmnisses ermöglichte Ausgleichung einer vorher entstandenen Spannung, also auf rein mechanischem Wege, zu Stande kommt, habe ich nicht geprüft.

Es fragt sich nun, ob die Herabsetzung des Luftdruckes als solchen im Recipienten die Ursache der beim Evacuiren eintretenden Bewegung ist, oder die Abnahme des Sauerstoffes.

Zunächst könnte man, einer von Kabsch für ein anderes Object ausgesprochenen Ansicht folgend, annehmen, die in den Intercellularen des Narbengewebes eingeschlossene Luft könne beim Evacuiren nicht rasch genug entweichen, ihre Ausdehnung hiebei wirke direct, durch Zerrung, reizend ein. Um hierauf eine Antwort zu gewinnen, wurden in wiederholten Versuchen, zusammen mit unverletzten Narben, auch Narben evacuirt, bei denen man durch Anschneiden günstigere Bedingungen für das Entweichen der Luft geschaffen hatte. Es erwies sich jedoch als vollkommen gleichgültig, ob man die Narbe noch im Zusammenhange mit dem Griffel und Fruchtknoten oder mit einem ganz kurzen Stückchen Griffel dem Versuche unterwarf, ob man die Spitzen, selbst die oberen Hälften, oder Stücke von den Seiten der Narbenlappen weggeschnitten hatte, — die operirten Narben zeigten gegenüber den unverletzten nie eine durchgehende Differenz in der Schnelligkeit, mit der die Reaction eintrat, sobald durch gleichzeitige Verwendung einer grösseren Anzahl von Objecten den individuellen Schwankungen Rechnung getragen wurde.

Dass das Zusammenklappen der Narbenlappen, wie wir sahen, auch bei ganz langsamer Evacuation eintritt, nur (dem Drucke nach) etwas früher, weist ebenfalls darauf hin, dass nicht die Ausdehnung eingeschlossener Luft als Ursache aufgefasst werden kann, da ihr während des langsamen Auspumpens mehr Zeit geboten wäre, zu entweichen.

Die Narben schliessen sich auch im Wasserstoffstrom, auch dann, wenn man die Luft ganz allmählich verdrängt. In gleicher Weise reagiren sie auch, wenn man, in der bei Berberis beschriebenen Art (S. 103) der abgesperrten, die Objecte umgebenden Luft mit Pyrogallussäure den Sauerstoff entzieht.

Alle diese Ergebnisse sprechen eben so gut wie die ganz gleichartigen, bei Berberis enthaltenen, dafür, dass die Sauerstoffentziehung als solche und nicht etwa der physikalische Vorgang der Luftverdünnung als Ursache wirkt. — Die so hervorgerufene Bewegung der Narbenlappen gleicht, wie ich bereits gesagt habe, vollkommen der auf mechanischen Reiz hin eintretenden und hierin verhält sich also *Mimulus* ganz wie *Berberis* und *Helianthemum*, der Unterschied besteht nur darin, dass bei *Mimulus* die Bewegung bei dem Luftdrucke, bei welchem sie eingetreten ist, nicht mehr rückgängig wird, dass hier Reizstellung und Starrestellung habituell

ganz gleich sind. Man könnte deshalb die Bewegung nicht als typische Reizreaction, sondern als den Uebergang in die Vacuumstarre auffassen und das Verhalten der Mimulusnarben mit dem der Mimosenblätter zusammenstellen, statt mit dem der Staubgefäße von Berberis. Man könnte aber auch annehmen, die Luftverdünnung, die die Reaction hervorrufft und die, bei der die Vacuumstarre eintritt, unterschieden sich so wenig, dass, infolge des unterdessen fortdauernden Sauerstoffverbrauches durch die Athmung, nach der Ruhepause, welche immer zwischen Vollendung der Reaction und sichtbarem Beginne der Rückbewegung verstreicht, die Menge Sauerstoff, die eben noch die Bewegung ermöglichte, verbraucht ist. Immerhin erscheint mir diese Annahme gezwungen und die erstere berechtigter.

In reinem Sauerstoffgas scheinen die Narben sich nicht anders zu verhalten, wie in atmosphärischer Luft. Nach einem Aufenthalt von 28 Stunden erhielt ich noch sehr deutliche, nach 48 Stunden noch schwache Reactionen, immer wurde die Bewegung wieder rückgängig. Nach 56 Stunden war die Reizbarkeit erloschen, die Narben waren starr, die Lappen spreizend (also nicht geschlossen, wie bei der Vacuumstarre). Dieser Zustand von Unempfindlichkeit war nicht, wie ich zunächst zu glauben geneigt war, eine Folge des Verweilens im Sauerstoffgas, er trat vielmehr beim Aufenthalt in dampfgesättigter Luft in gleicher Form auf, als Vorbote des mit einer Schliessbewegung verknüpften, endlichen Absterbens der Narbe.

Reines Stickoxydul verhielt sich bei wiederholten Versuchen genau wie reiner Wasserstoff, dessen Wirkung wir bereits (S. 113) kennen gelernt haben. Die Narben schlossen sich, ohne sich in der diese Bewegung hervorrufenden Atmosphäre wieder öffnen zu können; so lange sie noch offen standen, waren sie auch noch reizbar. Stickoxydul kann hier also eben so wenig, wie in allen übrigen exact geprüften Fällen, der Pflanze als Sauerstoffquelle dienen.

Im Kohlensäurestrom schlossen sich die Narben nicht, auch nicht bei längerer Dauer des Versuches. Dieses Gas wirkt eben lähmend ein und zwar so rasch, dass die Unempfindlichkeit schon eintritt, wenn die Verdrängung der Luft durch die Kohlensäure noch lange nicht so weit fortgeschritten ist, um im einen oder anderen Sinne als Reiz wirken zu können. Ein Aufenthalt von 10 Minuten in einem Gemische aus $\frac{1}{2}$ Luft und $\frac{1}{2}$ Kohlensäure genügt, um die Reizbarkeit aufzuheben, bei stärkerem Kohlensäuregehalte ein ent-

sprechend kürzerer. In atmosphärischer Luft kehrt sie wieder zurück.

Ammoniakgas wirkt als Reiz. War die Einwirkung keine zu starke und zu lange dauernde, so wird die Bewegung wieder rückgängig und die Narben für denselben oder einen mechanischen Reiz wieder empfänglich. Salzsäuredampf reizt dagegen nur dann, wenn er, ähnlich wie kochendes Wasser, gleichzeitig tödtlich wirkt.

5. Cynareen.

Kabsch¹⁾ untersuchte die reizbaren Filamente einiger Centaureaarten auf ihr Verhalten im luftverdünnten Raume und fand, dass bei genügender, nicht näher angegebener Verdünnung die Reizbarkeit erlosch; nach erneuertem Luftzutritt kehrte sie rasch, in vielen Fällen momentan zurück. Während des Evacuierens wollte er das Eintreten einer unzweifelhaften Reizbewegung (Contraction der Filamente) beobachtet haben, die jedoch nie so stark ausgefallen sei, wie auf mechanischen Reiz hin. Ausserdem sei bei jedem Heben des Kolbens der einstiefeligen Luftpumpe ein Auseinanderweichen (Auslenkung) der Filamente, während jedem Entlassen der Luft aus dem Stiefel ein Zusammensinken (Verkürzung) derselben eingetreten, ein eigenthümlicher, der Reizbewegung gerade entgegengesetzt verlaufender Vorgang, der bei Verwendung einer zweistiefeligen Luftpumpe nur bei verlangsamer Bewegung der Kolben hervortrat und den er auf den Luftzug im Recipienten zurückzuführen suchte.

Ausser diesen Beobachtungen von Kabsch liegt in der Litteratur noch eine Bemerkung Pfeffer's²⁾ vor, dass die Reizbarkeit der Filamente von *Centaurea Jacea* verschwunden gewesen sei, eine Minute, nachdem die Luft durch einen starken Kohlensäurestrom verdrängt worden war. Bei der bekannten, auch in dieser Abhandlung bereits mehrfach hervorgehobenen anästhetisirenden Wirkung der Kohlensäure kann dieses Experiment nicht, wie es sollte, die Abhängigkeit der Reizempfänglichkeit unserer Objecte von der Gegenwart des Sauerstoffes darthun.

Meine Versuche wurden mit Blüten von *Centaurea macrocephala*, die auch von Kabsch verwandt wurde, und von *C. Jacea* angestellt. Die Blumenkronen wurden sorgfältig mit der Scheere weggeschnitten und je 3 — 4 Objecte mit nassem Fliesspapier rund um

1) Kabsch, Bot. Ztg. 1862 S. 344.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 1 S. 380.

das Ende eines Glasstabes festgewickelt. Als Recipient diente der kleine, bereits mehrfach erwähnte und (S. 100) beschriebene Apparat.

Während des Auspumpens konnte ich mit blossen Auge keine Bewegung der Filamente wahrnehmen, auch bei möglichst weitgehender Luftverdünnung. Ich habe den Recipienten nach der Evacuation mit Wasserstoff gefüllt und aufs Neue ausgepumpt und diese Procedur noch vier Mal wiederholt, ohne dass ich die Reaction, die Kabsch beobachtet haben wollte, eintreten sah. In so sauerstoffarmer Atmosphäre war die Reizempfänglichkeit vollständig erloschen und hatte, ohne eine irgend auffällige habituelle Aenderung, der Vacuumstarre Platz gemacht. Das gleiche Resultat erhielt ich beim Ueberleiten von reinem Wasserstoffgas über die Filamente. Selbst nach mehrstündiger Dauer des Versuches waren die Objecte scheinbar unverändert, nur hatten sie, und zwar recht rasch, die Reizbarkeit eingebüsst. Als ich Messungen mit einem Horizontalmikroskop von grossem Focalabstand machte, konnte ich eine geringfügige, sehr langsame Bewegung wahrnehmen. Die Staubfäden wichen zunächst etwas aus einander, denn nach einiger Zeit maass in einem bestimmten Falle der Durchmesser des Androeceums, an der breitesten Stelle von Filament zu Filament gemessen, $\frac{1}{13}$ mehr als zuvor. In der Folge gingen sie wieder in die Anfangstellung zurück oder näherten sich gar etwas. Diese Bewegung ist offenbar keine typische Reizreaction — sie verläuft ja in entgegengesetztem Sinne —, sie entspricht vielleicht dem zweiten eigenthümlichen, von Kabsch beobachteten Phänomen. Die von diesem Forscher gegebene Erklärung ist sicher nicht stichhaltig, ich weiss zur Zeit aber keine bessere zu geben.

Die reizbaren Staubgefässe der Centaureaarten und wohl der Cynareen überhaupt unterscheiden sich also in ihrem Verhalten im luftleeren resp. sauerstofffreien Raume merklich von den bisher betrachteten Reizbewegungen, einmal dadurch, dass der Sauerstoffentzug als solcher nicht die typische Reizbewegung auszulösen vermag (Unterschied von Berberis, von Helianthemum und vielleicht auch von Mimulus), und ferner dadurch, dass der Uebergang aus dem reizempfänglichen Zustande in die Vacuumstarre ohne merkliche Stellungsänderung vor sich geht. (Hierin kommt ihnen Berberis und Helianthemum am nächsten, bei denen die während dieses Ueberganges ausgeführte Bewegung nicht sehr augenfällig ist.)

Es verdient noch erwähnt zu werden, dass Ammoniakgas keine merkliche Reizbewegung hervorruft, selbst wenn das Object dabei getödtet wird. Die Filamente strecken sich dann nur ganz allmählich gerade. Aehnlich wirkt auch Salzsäuredampf. Die Cynareenfilamente sind also nicht „chemisch reizbar.“

6 a) u. b). Schlafbewegungen.¹⁾

Ueber Fortdauer oder Ausbleiben der Schlafbewegungen von Blättern und Blüten im Vacuum haben Dutrochet und Kabsch einige Beobachtungen angestellt. Dutrochet²⁾ fand, dass die Blätter von *Mimosa pudica* im stark luftverdünnten Raume nicht in die Schlafstellung gehen, dass die offenen Blütenköpfchen von *Leontodon Taraxacum* und *Sonchus oleraceus* sich unter diesen Umständen nicht schliessen und die geschlossenen sich nicht öffnen, und dass die schlafenden Blätter von *Robinia Pseudacacia* sich in luftfreiem Wasser ebenfalls nicht mehr öffnen. Kabsch³⁾ studirte das Verhalten der Blätter an *Oxalis*, das der Blüten an *Bellis*. Im möglichst luftleeren Raume stellten beide Objecte ihre periodischen Bewegungen ein, nahmen sie aber nach erneuertem Luftzutritt wieder auf. Auf die Resultate, welche er bei Einwirkung verschiedener Gase erhielt, komme ich später zu sprechen.

Ich will zunächst die mit Blättern angestellten Versuche schildern. Als Objecte benützte ich eine Anzahl von Leguminosenarten, vor allem *Tetragonolobus* (biflorus) und *Securigera* (*Coronilla*) und ausserdem *Oxalis Acetosella*. Von den ersteren Pflanzen kamen abgeschnittene Stengel, in kleine Gläschen mit etwas Wasser gestellt, zur Verwendung, als Recipienten dienten die hohen, etwa 1500 cm³ fassenden Glasglocken, die auch für die Versuche mit *Mimosa* und mit den Ranken benützt wurden. Durch Auslegen der Innenfläche etwa zur Hälfte mit nassem Fliesspapier wurde für genügende Luftfeuchtigkeit gesorgt. Die *Oxalis*pflanzen wurden mit den Wurzeln ausgehoben und in Standgläser mit weitem Hals gesteckt, die zwischen 120 und 250 cm³ fassten und deren Boden mit

1) Die Schlafbewegungen aller hier untersuchten Blätter werden in Gelenken durch Turgoränderungen ausgeführt. Die der Blüten beruhen bekanntlich auf Wachstumsvorgängen. Da aber beide Gruppen von Objecten sich im Wesentlichen gleich verhielten, habe ich der Kürze halber die Darstellungen zu einem Abschnitt vereinigt.

2) Dutrochet, Memoires p. serv. à l'hist. Tom. I. Du réveil et du sommeil des plantes, p. 471 et 495 (Blüthen), p. 512 (*Robinia*), p. 513 (*Mimosa*).

3) Kabsch, Bot. Ztg. 1862 S. 356.

einer etwa 2 mm hohen Wasserschicht bedeckt wurde. Die Evacuation wurde erst einige Stunden nach Herrichtung des Versuches begonnen, die Pflanzen wurden inzwischen vor das Fenster gestellt. Das war besonders bei *Oxalis* nöthig, um die Blättchen, die durch die unvermeidlichen Erschütterungen gereizt worden waren, sich wieder heben zu lassen. Während des Evacuirens konnte ich die Recipienten leider nicht verdunkeln, um die Assimilation der Kohlensäure, diese beständige Sauerstoffquelle, auszuschliessen, denn dadurch wäre ja die Schlafbewegung (zu früh) herbeigerufen worden. Das Verdunkeln erwies sich dann auch bald als überflüssig, weil, wie wir gleich sehen werden, minimale Spuren von Sauerstoff durchaus nicht ausreichen, um den Blättern die Ausführung der Schlafbewegung zu gestatten. Ausserdem war ja der Kohlensäuregehalt im Recipienten durch das Evacuiren gleichfalls sehr vermindert worden. — War der gewünschte Grad der Luftverdünnung erreicht, so wurde der Recipient, ausgepumpt oder mit Wasserstoffgas angefüllt, vermittelst Quetschhähnen abgesperrt und in den Dunkelschrank gestellt, eventuell ganz unter Wasser gebracht. Stets wurden einige, bis auf das Evacuiren ganz gleich behandelte Controlexemplare gleichzeitig ins Dunkle gestellt.

War durch wiederholtes Auspumpen des Recipienten und Wiederauffüllen mit Wasserstoff der Sauerstoff möglichst verdrängt worden, so unterblieb bei allen untersuchten Pflanzen, in wiederholten Versuchen, trotz vollständiger Verdunkelung, Abends der Uebergang in die Schlafstellung vollkommen; ebensogut natürlich die Wiederentfaltung am Morgen. So verhielten sich nicht nur *Securigera*, *Tetragonolobus* und *Oxalis*, sondern auch *Lupinus*, *Trigonella*, *Medicago*, *Trifolium*, *Amicia*. — Nicht alle Pflanzen konnten den Aufenthalt unter diesen abnormen Verhältnissen vom Nachmittag bis zum folgenden Morgen ertragen; *Oxalis* z. B. ging regelmässig zu Grunde, auch wenn nur ein Mal auf 1,5 mm Druck evacuirt worden war. Schon nach ein paar Stunden zeigten die Blätter gelbe Flecke,¹⁾ nach 12 Stunden waren sie vollkommen abgestorben.

Sollten wenigstens die Anfänge der Schlafbewegung eintreten, so musste der Luftdruck im Recipienten bei *Oxalis* noch 25 mm betragen, d. h. es mussten noch 3,5 % der ursprünglichen Sauerstoffmenge vorhanden sein. Bei *Securigera* und *Tetragonolobus* begann sie bei 20 mm Druck, der einem Sauerstoffgehalt von 3 %

1) Die Gelbfärbung entsteht durch die Einwirkung des stark sauren Zellsaftes auf die Chlorophyllkörner, sie zeigt also den Tod der Zellen an. (Vgl. Wiesner, Die Entstehung des Chlorophylls, S. 11 Anm.)

der anfänglichen Menge dieses Gases entspricht; bei 35 mm Druck, fast 5% der anfänglichen Sauerstoffmenge, schloss *Securigera* ihre Blätter bereits in ziemlich kurzer Zeit vollständig, während *Tetragonolobus* lange brauchte, bis seine Blätter in dieser Atmosphäre entsprehend tief schliefen. Am folgenden Morgen reichte aber die noch vorhandene Menge Sauerstoff, offenbar in Folge des Consums durch die Athmung während der Nacht, nicht mehr dazu aus, dass die Blättchen sich wieder entfalten konnten. In diesen und ähnlichen Fällen zeigte es sich, dass die jüngeren Blätter im Allgemeinen mit weniger Sauerstoff zufrieden waren als die älteren.

Hatten die Pflanzen 18—20 Stunden in einer Atmosphäre verweilt, deren Sauerstoffgehalt ihnen die Ausführung der Schlafbewegungen nicht mehr gestattete, ohne sie jedoch sichtlich zu schädigen, so dauerte es nach dem Zurückbringen in atmosphärische Luft gewöhnlich einige Zeit, ehe sie wieder ihre Schlafbewegungen auszuführen begannen. Dann schienen sie sich zunächst gar nicht an die Tageszeiten zu kehren, die Blätter öffnen sich event. Nachmittags und schlossen sich Morgens. Auch hier tritt also Vacuumstarre ein, von der sich die Objecte nachher erst wieder erholen müssen. Die eigenthümliche Verschiebung der Tagesperiode, die sich nach wiederhergestellter Bewegungsfähigkeit zunächst beobachten lässt, weist wohl darauf hin, dass diese ersten Bewegungen nicht von der Aussenwelt hervorgerufen werden, also keine Reizerscheinungen sind, sondern auf inneren Ursachen beruhen, wie jene Bewegungen, die wir an den Blättern im Finstern stehender, zum Schlafen befähigter Pflanzen tagelang und schliesslich ohne alle Uebereinstimmung mit der Tageszeit fortdauern sehen. Erst nach und nach wirkt dann der Beleuchtungswechsel regulirend ein. — Nach einer interessanten Beobachtung Dutrochet's¹⁾ nimmt *Mimosa pudica* nach einem längeren Aufenthalt im Vacuum früher ihre Schlafbewegungen wieder auf, als ihre Reizbarkeit (durch Stösse) zurückkehrt. Aus der Beschreibung des Versuches ist nicht recht zu entnehmen, ob die Bewegungen wirklich den Tageszeiten entsprachen und ob sie rein autonome oder Reizbewegungen waren. Im letzteren Falle wäre es sehr beachtenswerth, dass der Lichtreiz früher wieder percipirt wird als der mechanische Reiz. Leider bin ich zur Zeit nicht im Stande, diese Beobachtungen zu wiederholen.

1) Dutrochet, Memoires p. serv. Tom. I. De l'excitabilité végétale, p. 556.

Ganz ähnliche Resultate, wie die Blätter, lieferten mir auch die untersuchten Blüthen. Es wurde hauptsächlich *Dimorphotheca pluvialis*, eine grossblüthige Composite mit Abends zusammenschliessenden Strahlenblüthen, verwandt in Ermangelung einer genügenden Menge von *Bellis*. Als Recipienten dienten etwas kleinere Glocken, als sie für die Blätter zur Verwendung kamen, im Uebrigen wurden die Versuche in ganz gleicher Weise angestellt.

Im möglichst sauerstofffreien Raume unterblieb Abends die Schliessbewegung der offenen, Morgens das Oeffnen der geschlossenen Köpfchen. Um eine deutliche Bewegung eintreten zu lassen, musste man spätestens bei 15 mm Druck, besser schon bei 21 mm, die Evacuation unterbrechen, also bei einem Gehalt von 2 bis 3 % der ursprünglichen Menge von Sauerstoff im Recipienten. Etwa die gleichen Anforderungen stellten auch die Blüthen von *Calendula arvensis* und von einem *Hieracium*, eine geringere die von *Tragopogon ericoides*. — Auch bei den Blüthen tritt durch den Aufenthalt in einer nicht genügenden Mengen Sauerstoff bietenden Atmosphäre ein Starrezustand ein, der auch nach dem Zurückbringen der Objecte an die atmosphärische Luft noch einige Zeit andauert.

Wie schon erwähnt, hat Kabsch auch die Wirkungsweise verschiedener Gase in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen. Bei seiner unzureichenden Versuchsanstellung mussten Irrthümer mit unterlaufen; ich habe deshalb die Angaben wenigstens theilweise einer Nachprüfung unterworfen.

Das Verhalten in reinem Wasserstoff entspricht bei dem vollkommen indifferenten Charakter dieses Gases natürlich dem im Vacuum: die Schlafbewegungen sind sistirt. Kabsch sah die Blüthen von *Bellis* ihre Schlafbewegungen in „reinem“ Wasserstoff bald einstellen, die *Oxalis*blätter sollten sie aber noch 48 Stunden lang ausgeführt haben. Er hat diese letzteren Objecte offenbar in ein viel Luft enthaltendes Gas gebracht, das geht aus der weiteren Angabe hervor, die Blätter seien darin vier Tage lang frisch geblieben; nach meinen Versuchen sterben die *Oxalis*blätter bereits nach einem Aufenthalt von mehreren Stunden im reinen Wasserstoffgase ab.

In Sauerstoff sah ich die Blätter von *Oxalis* 48 Stunden lang, so lang der Versuch dauerte, ihre Bewegungen ganz normal ausführen. Die Angabe von Kabsch, dass die Bewegungen desselben Objectes sehr schnell, die der Blüthen von *Bellis* langsamer

gehemmt worden seien, ist offenbar durch Verunreinigung seines Sauerstoffes durch ein schädliches Gas bedingt worden. Der von mir verwandte Sauerstoff mag insofern nicht ganz rein gewesen sein, als er etwas Stickstoff und etwas Kohlensäure (aus dem Wasser des Gasometers) enthalten haben mag; auf absolute Reinheit kam es aber hier auch gar nicht an, so lange nur keine schädlichen Bestandtheile beigemischt waren. Denn wenn die Pflanze eine Atmosphäre mit 99 % Sauerstoff verträgt, so verträgt sie sicher auch 100 %, da ja der Sauerstoff, zum Mindesten auf kürzere Zeit hinaus, das einzige wirklich nöthige Gas ist.

In einer Atmosphäre, die 20 % Luft und 80 % Kohlensäure enthielt, sah ich *Tetragonolobus* nur träge seine Schlafbewegungen ausführen; betrug der Kohlensäuregehalt 99 %, so trat überhaupt keine Bewegung mehr ein. Die Pflanze überstand einen 24 stündigen Aufenthalt in dieser Gasmenge, ohne merklichen Schaden zu nehmen, erwies sich aber nach ihrer Rückkehr an die atmosphärische Luft als anästhetisirt; es dauerte ziemlich lange, ehe sie wieder ihre periodischen Bewegungen aufnahm. Etwas Aehnliches hatte schon Kabsch für *Oxalis* gefunden, die in reiner Kohlensäure verweilt hatte. Diese letztere Angabe ist nicht genau zu nehmen; im reinen Gase wurden nach meinen Erfahrungen nicht nur die periodischen Bewegungen der *Oxalis*blätter sistirt, sondern nach 7 Stunden traten auch die gelben Flecken auf den Blättern auf, die Anzeichen des Absterbens. Kabsch will ausserdem durch Erschütterungen zum Senken gebrachte Blättchen sich in der Kohlensäure wieder heben und die Blätter sich nach dem Lichte orientiren gesehen haben, und zwar letzteres noch rascher als an atmosphärischer Luft. Offenbar war auch bei diesen Versuchen seine Kohlensäure stark vermisch mit atmosphärischer Luft, denn alle Wiederholungsversuche haben mir nur negative Resultate ergeben.

Die Einwirkung des Stickstoffes hat Kabsch richtig beschrieben, offenbar, weil ihm hier seine Versuchsanstellung (Absorption des Sauerstoffes aus einem abgesperrten Volum atmosphärischer Luft) ein genügend reines Gas lieferte. Die Bewegungen werden nicht mehr ausgeführt, die (*Oxalis*-) Blätter sterben nach 6—8 stündigem Aufenthalt in dem Gase ab.

Im Stickoxydul will Kabsch eine ungehinderte Fortdauer der Schlafbewegungen, Tage lang, beobachtet haben. Sicherlich war das Gas, das er zu diesen Versuchen verwendete, mit genügenden Mengen atmosphärischer Luft gemischt. Das reine Gas hätte, wie ich mit Sicherheit nach meinen an den Staubgefäßen von *Berberis*

und den Narben von *Mimulus* erhaltenen Resultaten behaupten darf, genau wie Wasserstoff oder Stickstoff gewirkt: die Bewegungen wären sistirt worden. Eigene Versuche habe ich nicht angestellt.

7. *Drosera (rotundifolia)*.

Ueber den Antheil, den der Sauerstoff am Zustandekommen der Reizbewegung der Tentakeln des *Droserablattes* nimmt, liegen, soweit mir die Litteratur bekannt geworden ist, noch gar keine Angaben vor.

Nachdem Vorversuche ergeben hatten, dass die Evacuation an und für sich nicht als Reiz wirkt und dass jedenfalls noch bei sehr geringen Mengen von Sauerstoff die Reize percipirt und die inducirten Krümmungen der Tentakeln ausgeführt werden, stellte ich meine Hauptversuche in folgender Weise an.

In einen 20 — 40 cm³ fassenden Glaskolben, mit weitem, ausgeschliffenem Halse, wurde die zur Reizung benützte Flüssigkeit gebracht, und zwar 0,5 — 1 cm³ einer 2 : 1000 Ammonphosphatlösung, um chemisch zu reizen, oder 0,5 — 1 cm³ eines dünnflüssigen, aus Bimsteinpulver oder gestossenem Glase und Wasser hergestellten Breies, um einen mechanischen Reiz auszuüben. Das Wasser, das zur Herstellung diente, rief an und für sich, wenigstens während der Zeit, die die Versuche dauerten, keine Reaction hervor; es kam ausgekocht zur Verwendung, event. wurde destillirtes Wasser benützt, die Lösungen wurden stets nochmals ausgekocht. Der Kolben wurde hierauf mit einem guten, doppelt durchbohrten Kautschukstopfen verschlossen. Die eine Bohrung hatte eine Glasröhre aufgenommen, die am einen Ende zugeschmolzen war, am anderen, offenen das mit dem Stiel in sie hinein gesteckte *Droserablatt* trug; in die andere Bohrung wurde ein zwei Mal knieförmig gebogenes Glasrohr sorgfältig, aber fest eingesteckt, das den ungefähr horizontal liegenden Recipienten mit der Luftpumpe in Verbindung brachte. Das Manometer liess ich weg, um das Volum des Apparates möglichst zu verkleinern und so ganz rasch ein möglichst vollkommenes Vacuum herstellen zu können; jede Evacuation dauerte so lange, dass ich sicher sein konnte, der Recipient sei so vollständig ausgepumpt, als es die Pumpe gestattete. Um jede Sauerstoffbildung durch Assimilation auszuschliessen, wurde die Flasche mit einem schwarzen Tuch umwickelt. Der ganze Recipient kam unter Wasser, um vollkommene Dichte der Verschlüsse zu erzielen. War die gewünschte Luftverdünnung erreicht worden, so wurde durch Neigen des bis dahin horizontal gehaltenen Kolbens

das Object aus dem tragenden Rohre heraus, in die Flüssigkeit geworfen. Der Apparat wurde dann, evacuirt oder mit Wasserstoff gefüllt, abgesperrt und bei Lichtabschluss unter Wasser gelassen, bis nach einigen Stunden das Verhalten des Blattes geprüft werden konnte. — Um sicher zu sein, dass die Krümmung der Tentakeln nicht durch Reizung während der Präparation oder dem Einführen des Blattes in den Kolben bedingt worden war, wartete ich immer einige Zeit, wenn der Apparat vollständig versuchsbereit war, um das Verhalten des Objectes zu prüfen und wieder von vorne anzufangen, wenn sich während dieser Zeit der Beginn einer Einkrümmung zeigte.

Die Luftverdünnung wurde stets sehr weit getrieben, meist wurde 5 — 10 Mal hinter einander auf das Minimum, auf 1,5 mm Druck, evacuirt, mit jeweiligem Auffüllen des Recipienten mit Wasserstoff. Um einen Gasaustausch zwischen dem Blatte und dem umgebenden Gase zu ermöglichen, blieb der Recipient immer einige Minuten lang gefüllt, ehe die neue Evacuation begann. Die Gesamtmenge des endlich noch vorhandenen Sauerstoffs berechnete sich, wenn fünf Mal ausgepumpt worden war, auf 0,000 000 000 032 % der anfänglichen Menge, wenn 10 Mal ausgepumpt worden war, auf

$$0,000\ 000\ 000\ 000\ 000\ 000\ 000\ 000\ 000\ 000\ 000\ 002\ \%$$

und je nach der Grösse des als Recipient dienenden Kolbens, auf 0,000 000 000 1 — 0,000 000 000 000 000 000 000 000 000 000 8 cm³.

Die noch vorhandene Menge Sauerstoff war also so gering, dass man sie dreist gleich Null setzen darf, eine absolute Abwesenheit lässt sich ja überhaupt wohl nicht verwirklichen.

Technisch schwieriger, als die möglichst weitgehende Verdrängung des freien Sauerstoffes aus dem Luftraum des Recipienten, war die Beseitigung des Absorbirten aus der zur Ausübung der Reize verwandten Flüssigkeit. Es kam deshalb stets nur eine möglichst geringe Menge in frisch ausgekochtem Zustande zur Verwendung, die im Glase eine grosse Oberfläche bei geringer Tiefe bildete, so dass für das Entweichen der Gase gut gesorgt war. Ich gab mich aber hiemit noch nicht zufrieden, sondern verwandte, auf den Vorschlag des Herrn Geheimrath Pfeffer hin, neben den übrigen Mitteln, die bedeutende sauerstoffabsorbirende Kraft gährender Hefe, um wo möglich die letzten Spuren dieses Gases zu beseitigen. Zu diesem Zwecke wurde zu dem $\frac{1}{2}$ bis 1 cm³ der 2 : 1000 Ammonphosphatlösung ein gleiches Quantum 2 : 100 Zuckerlösung und etwas mit Wasser abgewaschene Hefe zugesetzt, im Weiteren gleich behandelt und nach der letzten Evacuation einige Zeit gewartet, ehe das Blatt in die Flüssigkeit ge-

worfen wurde. Unterdessen wurde ausserdem der etwa noch im Blatte selbst vorhandene Sauerstoff durch die Athmung verbraucht.

Bei diesen Versuchen wurde der Recipient gewöhnlich nach der letzten Evacuation abgesperrt, ohne mit Wasserstoff gefüllt zu sein, da dieser trotz des Waschens mit alkalischer Lösung von Pyrogallussäure am Ende doch vielleicht nicht absolut sauerstofffrei sein konnte. Nach Abschluss des Versuches konnte der Recipient unter Quecksilber geöffnet werden, das in ihm aufstieg, und das Volum der dabei sich bildenden Gasblase berechnet werden. Zur Absorption der von der Hefe und dem Objecte ausgehauchten Kohlensäure liess ich vorher noch etwas Natronlauge aufsteigen. Ich fand das Volum der Gasblase in den geprüften Fällen zwischen 0,1—0,2% des Gesamtvolums schwankend, meist nur wenig über 0,1%. Dadurch wurde der Beweis geliefert, dass die Evacuation noch weiter getrieben werden konnte, als bei der schon mitgetheilten Berechnung angenommen wurde (denn 0,1 Volum % entspricht ungefähr 0,75 mm Druck, 0,2 Volum % also erst 1,5 mm). Ausserdem wurde durch das Quecksilber und die Natronlauge, welche beide nicht luftfrei waren, eine kleine, das Volum der Gasblase vergrössernde Fehlerquelle eingeführt und zudem wurde sie noch durch den Zug der etwa 10 cm hohen Quecksilbersäule vergrössert. Die Berechnung muss also eher zu grosse als zu kleine Werthe für die eventuell noch vorhandene Sauerstoffmenge geliefert haben.

Die zahlreichen, in dieser Weise mit oder ohne Verwendung von Hefe angestellten Versuche ergaben für die Mehrzahl der Blätter eine deutliche Reaction der Tentakeln, sobald nach Vollendung der Evacuation nicht zu lange mit dem Abwerfen der Versuchsobjecte in die Reizflüssigkeit gewartet wurde. Nach sechsständiger Pause sah ich die Blätter noch reagiren, nach zwölfständiger nicht mehr. Die Blätter waren dann dem Aussehen nach unverändert, der Uebergang in die Vacuumstarre vollzog sich also ohne merkbare Bewegungen. — Die Ausnahmefälle, in denen trotz nicht zu langem Warten keine Reaction eintrat, dürften sich ungezwungen durch zu geringe oder ganz fehlende Reizempfänglichkeit der Versuchsobjecte erklären. Weiss man doch seit Darwin, dass scheinbar ganz normale Blätter zuweilen aus einem inneren Grunde nicht reagiren. — Der Grad der Einkrümmung der Tentakeln erwies sich bei ganz gleich behandelten Blättern als verschieden, ebenso wurden zuweilen nur einzelne Tentakeln eines Blattes eingekrümmt. Solche individuellen Verschiedenheiten, nicht nur zwischen den Blättern unter sich, sondern auch

zwischen den Tentakeln ein und desselben Blattes, sind schon von anderen Versuchen her bekannt.

In keinem Falle konnte ich an den Blättern, die deutlich reagirt hatten, nach sorgfältigem Abwaschen und Einlegen in reines Wasser ein Zurückgehen der Einkrümmung der Tentakeln beobachten, in vielen Fällen waren die Blätter augenscheinlich tod, als sie aus dem Recipient herauskamen, in anderen starben sie bald ab. Wahrscheinlich dauerten die Versuche zu lange. Die directe Tödtung der Blätter ruft keine Bewegung der Tentakeln hervor, wie ich noch ausdrücklich bemerken will.

Wir sehen also, dass die Droserablätter noch bei Anwesenheit so geringer Sauerstoffmengen auf Reize zu reagiren vermögen, dass man dreist sagen darf, sie reagiren auch ohne Sauerstoff. Denn der Gehalt hievon in Gefäss und Reizflüssigkeit war, wie wir sahen, auf ein Minimum herabgedrückt und der im Blatt zurückgehaltene Sauerstoff in den Fällen wenigstens, wo zwischen Vollendung der Evacuation und Einleitung der Reizung 4—6 Stunden verstrichen, wohl durch die Athmung verbraucht worden. Der Umstand, dass die Blätter bei noch längerem Verweilen im Vacuum starr wurden, erklärt sich leicht durch den direct schädigenden Einfluss des Sauerstoffmangels. Immerhin scheint es, dass die Reizempfänglichkeit etwas früher erlischt als die Fähigkeit, die Reaction auf den Reiz auszuführen; schliesslich müssen aber alle beide erlöschen; es werden ja selbst Processe, die ganz sicher von der Gegenwart freien Sauerstoffes unabhängig sind (intramoleculare Athmung) im sauerstofffreien Raume endlich sistirt.

Dass die Reizempfänglichkeit früher als andere Functionen erlischt, scheint mir aus einigen Versuchen hervorzugehen, bei denen ich Blätter mit ausgekochtem Wasser sorgfältig injicirte, ohne sie dabei zu reizen. Nach längerem Aufenthalt unter Wasser wurden sie in Ammonphosphatlösungen und Peptonlösungen gebracht, ohne dass eine Reaction eintrat, wohl aber krümmten sich auch in reinem Wasser die Randtentakeln allmählich zurück, ein Beweis für die Fortdauer ihres Wachsthumes.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass im sauerstofffreien Raume sowohl der chemische als der mechanische Reiz wirksam erscheint.

Beachtenswert ist endlich noch, dass wir hier einen Fall vor uns haben, in welchem für kurze Zeit als Begleiterscheinung Wachstum ohne Sauerstoff (oder mit ausserordentlich geringen Spuren, mit weniger als nach Wieler¹⁾ das anspruchloseste Object, die Keim-

1) Wieler, *Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen* Bd. 1 S. 202.

linge von *Helianthus*, brauchen) vor sich geht. Denn auf Wachstum beruht die Einkrümmung der Tentakeln. Dafür sprechen zwar schon die bekannten Messungen Batalins,¹⁾ der die Länge der Tentakeln nach der Ausgleichung einer Einkrümmung vergrössert fand; doch ist aus den mitgetheilten Zahlen die Grösse des Antheils, den das Wachstum an der Bewegung hat, nicht ermittelbar, weil er versäumt hatte, zu bestimmen, ob die von ihm beobachtete Verlängerung zur Ausführung der Biegung genügte und ob nicht ein Theil derselben (oder gar alles) auch ohne die Reizung zu Stande gekommen wäre. Denn er maass nicht das Wachstum der Innen- und Aussen-seite getrennt, sondern das einer durch Marken abgegrenzten Strecke, deren Lage am Tentakel er verschweigt. — Dass die Krümmung ganz allein durch Wachstum ausgeführt wird, das geht aus Versuchen hervor, bei denen während der Ausführung der Bewegung der Turgor (durch heisses Wasser) aufgehoben wurde und wobei eine irgend merkliche Ausgleichungsbewegung (wie sie die Ranken z. B. so überaus deutlich zeigen) niemals eintrat. Das hätte der Fall sein müssen, wenn die Bewegung auf einer nicht sofort durch Wachstum²⁾ ausgeglichenen Turgoränderung oder einer Aenderung der Elasticität der Zellmembranen bei gleichbleibendem Turgor beruhen würde. Im Uebrigen ist hier nicht der Platz, weiter auf die noch sehr dunkle Mechanik der Einkrümmung einzugehen.

8. Ranken.

Ueber das Verhalten der Ranken bei vermindertem Partiärdruck des Sauerstoffes und im Vacuum liegen noch keine Angaben vor.

Meine Versuche wurden theils mit *Passiflora gracilis*, theils mit verschiedenen *Cucurbitaceen*, vor allem mit *Bryonia*, *Sicyos* und *Cyclanthera* angestellt. Zur Verwendung kamen entweder ganze Zweigstücke mit den von ihnen getragenen Ranken, oder die Ranken (oder Rankenträger) wurden an der bekanntlich reizunempfindlichen Basis abgeschnitten. Die Objecte kamen in kleine, gerade passende, mit dem nöthigen Wasser gefüllte Reagenzröhrchen, die in Gummistopfen gesteckt wurden. Als Recipienten dienten mir hohe, schmale Glasglocken von ca. 1500 cm³ Inhalt, oben mit ausgeschliffenem Tubulus, die mittels einer Mischung von Wachs und Fett auf fein

1) Batalin, in *Flora* 1877 S. 39 (*Drosera longifolia*).

2) Ob das Wachstum im Speciellen auf wirklichem Wachsen oder einem Dehnbarenwerden der Zellmembranen (ohne Elasticität) beruht, muss hier unentschieden bleiben.

abgeschlossene Glasplatten luftdicht aufgesetzt und mit einem doppelt durchbohrten Kautschukstopfen verschlossen wurden. Eine Bohrung nahm die kleine, bei Gelegenheit der Besprechung der Versuche mit *Mimosa* bereits beschriebene Vorrichtung auf; der Messingdraht trug nun ein mit Kautschukringen befestigtes Holzstäbchen, dessen rauhe Oberfläche mir geeigneter erschien, als der glatte Draht, um die Ranken zu reizen. Das fast immer leicht gekrümmte Rankenende konnte stets bequem gerieben oder mit einiger Sorgfalt so an das etwas schräg geneigte Stäbchen herangebracht werden, dass die reizempfindliche Flanke mit ihm in dauernden Contact kam.

Das Aufsetzen und Festdrücken der Glocke, sowie das Einschalten derselben in den ganzen Apparat (durch das T-Rohr der zweiten Bohrung des Kautschukstopfens), erforderte natürlich stets grosse Vorsicht, um nicht vor Beginn der Evacuation die Ranke zufällig zu reizen. Um ganz sicher zu gehen, schob ich immer zwischen den Zeitpunkt, wo alles zum Experiment bereit war, und den Beginn desselben eine Beobachtungszeit ein, während der eine vorgängige Reizung sich durch beginnende Einkrümmung verrathen musste, eine Vorsichtsmaassregel, welche sich einige Male als nöthig erwies.

Ein Vorversuch hatte ergeben, dass die grünen Ranken ganz energisch assimiliren.¹⁾ Nun wäre freilich bei der geringen disponiblen Menge Kohlensäure (die ja bei der Evacuation gleichzeitig mit den übrigen Luftgasen entfernt wird) das in der Wasserstoffatmosphäre oder im Vacuum producirte Quantum Sauerstoff als solches kaum zu berücksichtigen gewesen, wenn nicht der Ort der Entstehung, der ja mit der Consumstelle zusammenfiel, zur Vorsicht gemahnt hätte. Ich schloss daher bei meinen Versuchen zunächst das Licht aus, indem ich den ganzen Recipient mit einem schwarzen Tuch verhüllte, fand aber bald, dass diese Maassregel nicht gerade nöthig war. Es zeigte sich nämlich, dass die Assimilationsthätigkeit der Ranke nicht im Stande war, im luftverdünnten Raume ihr das zur Ausführung der Reizkrümmung oder der spontanen Einrollung nöthige Quantum Sauer-

1) Am Abend eines hellen Tages wurden Ranken von *Bryonia* (von einem im Freien stehenden Stocke) der Sachs'schen Jodprobe unterworfen. Sie wurden ganz schwarz. Vergleichsobjecte, die im Zusammenhang mit ihren Sprossen 12 Stunden lang (von Abend bis Morgen) im Finstern geblieben waren, besaßen fast keine Stärke mehr. — Im ersteren Falle hatten sich vor Allem die grünen, von einer spaltöffnungsreichen Epidermis bedeckten Längsstreifen der Ranken am stärksten geschwärzt. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen führen reichlich Stärke, sie functioniren höchst wahrscheinlich normal.

stoff zu liefern. Leider versäumte ich, festzustellen, ob daran der Sauerstoffmangel Schuld war, oder die beim Evacuiren eintretende Verminderung der Kohlensäure, oder ob endlich wirklich etwas Sauerstoff producirt wurde, derselbe jedoch nicht ausreichte oder anderweitig verwendet wurde.

Die Evacuation selbst wirkt nicht reizend und die beim nachträglichen Einlassen von Wasserstoff nothwendigerweise eintretende Injection der Ranken musste nach den Erfahrungen von De Vries¹⁾ die Reizbarkeit noch erhöhen.

Zunächst war bei wiederholten Versuchen leicht zu constatiren, dass im möglichst sauerstofffreien Raume durch keine auch noch so lange dauernde Berührung mit dem Holzstäbchen oder dem Drahte eine Reizbewegung sich hervorrufen liess, gleichgiltig, ob der Recipient evacuirt geblieben oder mit Wasserstoff angefüllt worden war. War die Ranke vor der Evacuation gereizt worden, so schritt die Einrollung während derselben zunächst noch etwas weiter, hörte aber auf, sobald das Manometer einen hinreichend geringen Druck im Recipient anzeigte. Es trat also Vacuumstarre ein.

Ein längerer Aufenthalt unter diesen anormalen Verhältnissen äusserte sich nach dem erneuerten Zutritt der atmosphärischen Luft noch fernerhin in einer Unempfindlichkeit für Reize, die um so länger anhielt, je länger der Aufenthalt im sauerstoffarmen Raume gedauert hatte oder je vollständiger der Sauerstoff verdrängt worden war. Dieser Starrezustand beschränkte sich jedoch augenscheinlich nicht bloss auf die Reizperception und die durch eine solche inducirte Krümmung, sondern hemmte auch die mit dem Alter eintretende hyponastische Einrollung. In der atmosphärischen Luft begann nämlich auch diese nicht sogleich wieder, erst nach einiger Zeit nahm die Ranke die durch die Evacuation unterbrochene Bewegung wieder auf und führte sie zu Ende.

War eine Ranke im sauerstofffreien Recipienten mit dem Holzstäbchen gerieben worden oder längere Zeit hindurch in Contact mit ihm gewesen, so konnte ich nach erneuertem Luftzutritt keine Reizbewegung wahrnehmen. Dasselbe war auch der Fall, wenn der Recipient nicht sauerstofffrei, aber doch so arm an diesem Gase war, dass die Reizung in ihm selbst nicht deutlich wurde.

Es gab also keine „Nachwirkung“. Das Einströmenlassen der Luft in den Recipienten hatte sehr sorgfältig zu geschehen, ging es

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2 S. 220.

zu rasch vor sich, so hatte es heftige Bewegungen der Ranken und dabei leicht ein Anschlagen an den vorher weggedrehten Reizapparat zur Folge. War das ganz vermieden worden, so zeigten die Ranken nie eine Einkrümmung; war es eingetreten, so liess die Spitze oft eine leichte Einkrümmung erkennen, die aber nie weiter schritt und sich später wieder ausglich. Ich stehe nicht an, diese Krümmung als Analogon jener Beugungen aufzufassen, die an geschüttelten Sprossspitzen auftreten¹⁾ und sehe keine typische Reizbewegung darin.²⁾ Sobald man wusste, dass die Reizbewegung gar nicht zu Stande kommt, liess sich übrigens das Ausbleiben der Nachwirkung aus ihrem Wesen voraussagen, aus denselben, eigentlich selbverständlich-Gründen, die ich später (S. 133) klarlegen will. Hier, wo, wie wir sehen werden, manches dafür spricht, dass die Reizempfänglichkeit bereits bei einer höheren Partiärpressung des Sauerstoffes erlischt als die von einem Reize inducirte Bewegung, war das Suchen nach einer Nachwirkung natürlich ganz umsonst.

Will man deutliche Reizbewegungen erhalten, so muss der Sauerstoffgehalt im Recipienten ein noch verhältnissmässig bedeutender sein. Der genauen Angabe des Druckes, bei dem die einzelnen Species noch reagiren, stehen auch hier, wie sonst immer, die individuellen Schwankungen hindernd im Wege. Immerhin erhellt aus meinen Versuchen, dass die untere Grenze für *Passiflora gracilis* bei 20—30 mm Quecksilberdruck liegt (gleich 3—4 % der anfänglichen Menge Sauerstoff), für *Sicyos* bei 22—33 mm (gleich 3—4½ %), für *Bryonia* bei 20—28 mm, für *Cyclanthera pedata* endlich bei 15—24 mm (2—3 %).

Die untere Grenze für das Einrollen, das spontane sowohl als das durch einen noch unter normalen Verhältnissen applicirten Reiz bedingte, schien bei *Sicyos*, der einzigen in dieser Hinsicht untersuchten Pflanze, tiefer zu liegen als die für die Reizperception. Wenigstens sah ich die Einrollung bei 15 mm Druck noch fortauern,

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2 S. 23.

2) Pfeffer (Zur Kenntniss der Kontaktreize, Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen Bd. 1 S. 490) sah auf kräftige mechanische Erschütterungen hin ebenfalls wohl Krümmungen, die auf der „Plasticität“ der Ranken beruhten, aber keine eigentliche Reizbewegung eintreten, genau wie bei Bearbeitung mit einem Gelatinestäbchen. Für unseren Fall aber bleibt es sich offenbar ganz gleich, ob die Ranke in reizbarem Zustande durch einen nicht reizend wirkenden Körper (feuchte Gelatine) oder im reizempfindlichen Zustande durch einen reizend wirkenden Gegenstand gebogen wird. Wenn die reizbare Ranke in gleicher Weise mit einem reizenden Körper behandelt wird, verdeckt die Reizbewegung die „plastische“ Krümmung.

während vergleichende (aber an anderen Objecten angestellte) Versuche das Erloschensein der Reizempfänglichkeit anzeigten. Wird sich diese Beobachtung bestätigen, so liegt hier der erste Fall vor, wo sich Reizempfänglichkeit und Ausführung der Reizbewegung experimentell trennen lassen, und zwar in dem Sinne, dass diese weniger Sauerstoff braucht als jene.

Eine „chemische Reizbarkeit“ der Ranken in dem Sinne, wie sie uns bei den Staubgefässen von *Berberis*, bei den Narben von *Mimulus* und den Blättern der Mimose entgegentrat, existirt meinen Erfahrungen nach auch bei den reizbarsten Objecten nicht, wenn nicht die sogleich zu besprechende Wirkung der Kohlensäure so aufzufassen ist.

Das Verhalten der Ranken in einer an Kohlensäure reichen Atmosphäre bot in mehrfacher Hinsicht Interesse. In einem Gemische von 12 % atmosphärischer Luft und 88 % Kohlensäure wirkte nach kurzer Zeit die Berührung mit dem Holzstäbchen nicht mehr reizend; das Versuchsobject (Ranke von *Sicyos*) rollte sich später, von der Spitze an ganz allmählich spiralg ein, das Holzstäbchen, das in die erste gebildete Windung gesteckt wurde, wurde dabei nicht recht ergriffen. Wie weitere Beobachtungen zeigten, war diese Einrollung nicht etwa durch die vorhergehende Reizung bedingt worden. In einem Gemenge von 6 % atmosphärischer Luft und 94 % Kohlensäure erfolgte zunächst, ohne Reizung durch das Stäbchen, eine Einrollung der Ranken, die aber bald aufhörte. Nach vierstündigem Verweilen im Recipienten an die atmosphärische Luft zurückgebracht, schienen die Ranken ihre Reizbarkeit dauernd eingebüsst zu haben. Sie wurden mit den im Beginn ihres Aufenthaltes in der Kohlensäure gebildeten Windungen um Holzstöckchen gewickelt, statt dass sie diese aber zu ergreifen suchten, wickelten sie sich in den folgenden 18 Stunden ganz ab und erwiesen sich auch fernerhin für Contactreiz ganz unempfindlich. Schliesslich rollten sie sich spontan ein. — Das eigenthümliche Sicheinrollen der Ranken in der Kohlensäureatmosphäre scheint für die Annahme eines von diesem Gase ausgeübten Reizes zu sprechen, besonders da die Einrollung wieder ausgeglichen werden kann. Sehr auffallend ist es ferner, dass der mechanische Reiz nicht mehr percipirt werden konnte, als diese Bewegung eintrat, das Gas also die Perception schneller lähmt als die Reactionsfähigkeit. Einen Einblick in diese dunklen Vorgänge können nur weitere Untersuchungen geben.

9. Geotropismus.

Wortmann¹⁾ theilte in seiner dem Studium der intramolecularen Athmung gewidmeten Arbeit beiläufig mit, dass Keimlinge in der Toricelli'schen Leere keine geotropischen Krümmungen ausgeführt hätten. Später widmete er²⁾ eine ausführlichere Untersuchung der Frage, ob der krümmungsfähige Pflanzentheil nach empfangenem Reize, schon vor Eintritt der sichtbaren Krümmung oder noch während derselben, im sauerstofffreien Raume „aus dem labilen in den stabilen Gleichgewichtszustand übergeführt werde“, d. h. ob unter diesen Bedingungen die Nachwirkung fort dauere oder sistirt werde. Bei einem Theil der Versuche wurde den bis zu eben beginnender geotropischer Krümmung horizontal gelegten, dann wieder senkrecht gestellten Keimlingen zunächst noch ein geringes Quantum Sauerstoff gelassen: so lange dasselbe durch die Athmung noch nicht consumirt worden war, schritt die Bewegung wie das Wachsthum fort, um dann zu erlöschen, und nach Luftzutritt kehrte nur das Wachsthum zurück. Bei dem anderen Theil der Versuche wurde der Sauerstoff sofort möglichst vollständig verdrängt, die Bewegung wurde dadurch, wie das Wachsthum, sofort sistirt; nach dem erneuerten Luftzutritt wurde nur das Wachsthum (nicht die Bewegung) wieder aufgenommen. Ja es soll ein Aufenthalt von 10 Minuten im reinen Wasserstoffgas genügt haben, um die Nachwirkung vollständig zu vernichten. Schliesslich zeigte Wortmann nochmals, dass bei Sprossen, die im reinen Wasserstoffgas Stunden lang horizontal gelegen hatten, nach ihrer Rückkehr in Luft wohl das Wachsthum wieder aufgenommen wurde, aber keine Spur von Nachwirkung auftrat.

Meine eigenen Versuche lieferten keine wesentlich verschiedenen Resultate. Als Versuchsobjecte verwandte ich etiolirte Keimlinge von *Helianthus*, *Vicia Faba*, *Lepidium sativum* und *Sinapis alba*. Weithalsige Standgläser von 120 bis 250 cm³ Inhalt dienten als Recipienten. Sie wurden mit einem einfach durchbohrten Kautschukstopfen verschlossen; die Bohrung nahm das T-Rohr auf, dessen einer Arm mit der Pumpe und dem Wasserstoffapparat, dessen

1) Wortmann, Ueber die Beziehungen der intramolekularen zur normalen Athmung der Pflanzen. Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg Bd. 2 (1880) S. 569. Der Verfasser spricht dort nur vom Geotropismus und nicht auch vom Heliotropismus, wie man nach einem Passus der zweiten Abhandlung (Bot. Ztg. 1884 Sp. 706) meinen könnte.

2) Wortmann, Studien über geotropische Nachwirkungserscheinungen. Bot. Ztg. 1884 Sp. 705.

anderer mit dem Manometer in Verbindung gesetzt wurde. Die Objecte kamen in kleine Reagenzgläser mit etwas Wasser und wurden durch Wattepfropfen etc. festgehalten. Die Samen von *Sinapis* und *Lepidium* liess ich direct auf dem Boden des Recipienten, auf einem Stück nassen Fliesspapiere, keimen. So kamen stets mehrere Objecte gleichzeitig zur Verwendung und konnten die individuellen Schwankungen besser beurtheilt werden.

Der Recipient wurde zunächst vertical stehend (und verdunkelt) evacuirt, event. mehrmals mit jemaligem Auffüllen mit Wasserstoff, dann, mit diesem Gase gefüllt, abgesperrt und horizontal unter Wasser gelegt. Nach 6—12 Stunden wurde das Verhalten der Objecte untersucht. Um das Wachstum bestimmen zu können, versah ich die Keimlinge mit Tuschmarken, deren Entfernungen nach beendigter Evacuation, bevor der Recipient horizontal gelegt wurde, und später bei der Controle mit einem Horizontalmikroskop bestimmt wurden.

Alle Objecte verhielten sich gleich. So lange sich noch Wachstum constatiren liess, so lange wurde auch noch die geotropische Krümmung ausgeführt, je intensiver das eine noch war, um so deutlicher fiel auch die andere aus. Da die Menge Sauerstoff, die noch das Wachstum ermöglichte, für verschiedene Objecte (und auch für verschiedene Individuen derselben Species) verschieden war, so hörte auch bei dem einen Object die geotropische Krümmung früher auf als bei dem andern. Die Grenze lag bei *Helianthus* keimlingen, den Versuchen *Wielers* über das Wachstum derselben entsprechend, sehr tief — noch nach fünfmaliger Evacuation mit darauffolgendem Einleiten von Wasserstoff erhielt ich merkbliche Krümmungen —, *Sinapis alba* dagegen reagierte erst bei einem Drucke von 30 bis 37,5 mm, also bei einem Sauerstoffgehalt von 4 bis 5 % der anfänglichen Menge.

War im Recipienten eine, wenn auch nur geringe, geotropische Krümmung des horizontalliegenden Keimlings eingetreten, so schritt sie nach der Rückkehr in die atmosphärische Luft weiter, auch wenn er aufgerichtet wurde. War sie dagegen schon vorher ausgeblieben, so zeigte sich keine Nachwirkung.

Durch das Ausbleiben der Nachwirkung in dem Falle, dass der Keimling horizontal gelegen hatte, ohne wachsen und auf den geotropischen Reiz reagiren zu können, wird jedenfalls bewiesen, dass der Sauerstoff zur Ausführung der Krümmung und zur Erregung der Disposition dazu nöthig ist. Es berechtigt uns jedoch nicht dazu, dem Plasma die Fähigkeit abzusprechen, im sauerstofffreien Raume den geotropischen Reiz zu percipiren. Was wir Nachwirkung nennen,

ist doch nur das durch den Geotropismus hervorgerufene ungleichmässige Wachstum eines Sprosses — mag es nun bereits sichtbar geworden oder mag erst die Disposition dazu hergestellt worden sein —, das, einmal im Gange, die Einwirkung des Reizes überdauert, also noch fortbesteht, wenn der Spross auch bereits wieder aufgerichtet ist. Hat aber während der Horizontallage des Sprosses dieses ungleichseitige Wachstum nicht beginnen und auch nicht die Disposition dazu zu Stande kommen können, so kann es natürlich auch nach der Verticalstellung nicht fort dauern, wenn nur auch das Wachstum wieder ermöglicht ist.

Was die Vernichtung der inducirten Nachwirkung durch den Sauerstoffentzug anbetrifft, so habe ich etwas abweichende Resultate erhalten. Nach Wortmann soll sie bei *Helianthus*keimlingen, die mehr als eine Stunde horizontal gelegen hatten, bereits durch Auspumpen und 10 Minuten langes Ueberleiten von Wasserstoffgas eintreten. — Dass die geotropische Induction durch den darauffolgenden Aufenthalt im sauerstofffreien Raume vernichtet werden kann, ist durchaus begreiflich. Die Veränderungen, die während desselben im Objecte vor sich gehen, auch wenn sie sich nicht, wie z. B. bei der Mimose, auch äusserlich als Starre zeigen, können sehr wohl die die Nachwirkung bedingende Configuration des Plasmas so zerstören, dass sie später, wenn das Object sich wieder erholt hat, ohne einen neuen Reiz nicht wieder zu Stande kommt. Ueberraschend ist nur die Schnelligkeit, mit der diese Vernichtung zu Stande kommen soll.

Meine Wiederholungsversuche mit Keimlingen von *Helianthus* haben mir ein etwas abweichendes Resultat gegeben. Die Keimlinge wurden 1 — 2 Stunden lang in einer der weiten, auch für die Versuche mit den Staubgefässen von *Berberis* etc. als Recipienten benutzten Glasröhren auf nasses Filtrirpapier horizontal gelegt. Dann wurde der Apparat ausgepumpt, mit Wasserstoff aufgefüllt, das Manometerrohr aus dem Quecksilber heraus in das darüberstehende Wasser gezogen und ein ziemlich starker Gasstrom durchgeleitet. Später wurden die Keimlinge herausgenommen, aufrecht in kleine Gläschen gestellt, verdunkelt und die Veränderungen beobachtet, theils mit dem Horizontalmikroskop, theils durch Visiren an zwei Glascapillaren vorbei, von denen die eine vor, die andere hinter dem Object senkrecht aufgestellt worden war. — Auch wenn mehrere Stunden lang Wasserstoffgas über die Versuchsobjecte geleitet worden war, konnte ich doch eine Wiederaufnahme der Nachwirkungsbewegung constatiren, sie fiel aber um so geringer aus, je länger das Wasserstoffüberleiten gedauert hatte.

Da man mir den Einwand machen könnte, das von mir verwandte Gas sei nicht ganz sauerstofffrei gewesen, es sei daher beim Ueberleiten keine vollständige Sistirung der Krümmung eingetreten, so stellte ich weitere Versuche mit etiolirten Keimlingen von *Lepidium* und *Sinapis* an, weil diese, wie wir sahen, im Gegensatz zu *Helianthus* ganz beträchtliche Mengen Sauerstoff zum Wachsen und zur Ausführung der geotropischen Krümmung brauchen. Die Pflänzchen wurden, wie früher, direct auf dem Boden des Recipienten, auf etwas nassem Fliesspapier, erzogen. Wenn sie etwa 2—3 cm hoch waren, wurden die Recipienten verdunkelt, 1—2 Stunden lang horizontal gelegt, dann mit schwarzem Tuch umwickelt, mit einem Gummistopfen verschlossen und in senkrechter Lage durch ein T-Rohr mit der Luftpumpe und dem Manometer in Verbindung gesetzt. Wenn sie möglichst vollständig evacuirt worden waren, wurde Wasserstoff eingeleitet und diese Procedur event. mehrfach wiederholt. Dann konnte das schwarze Tuch entfernt werden (denn nun war, wie wir bald sehen werden, eine heliotropische Beeinflussung nicht mehr möglich) und bestimmte Keimlinge durch das Horizontalmikroskop beobachtet werden. Die Nachwirkung stand sehr bald stille. Wurde dann nach einer halben oder ganzen Stunde Luft in den wieder verdunkelten Recipienten eingelassen, so liess sich bald nicht nur der Wiederbeginn des Wachstumes, sondern auch der der Nachwirkung constatiren. Hatte der Aufenthalt mehr als zwei Stunden gedauert, so war sie schon sehr geringfügig. — Die Beobachtung geschah stets mit dem Horizontalmikroskop bei etwa 20 facher Vergrösserung.

Es zeigt sich also ganz deutlich, dass die Nachwirkung durch den Sauerstoffentzug zunächst nur unterbrochen, nicht ganz vernichtet wird, so lange keine schädlichen Nebenwirkungen auftreten; dauert der Sauerstoffentzug lange genug, um eine ernstere Schädigung des Organismus im Gefolge zu haben, so wird sie vollkommen vernichtet. Dazwischen gibt es natürlich alle Uebergänge.

Aehnliche Resultate lieferten mir auch Versuche mit Chloroform. Keimlinge von *Helianthus annuus*, die in gewöhnlicher Weise in kleinen, mit Wasser gefüllten Reagenzröhrchen durch einen Wattepfropf festgesteckt worden waren, wurden etwa eine Stunde lang oder länger horizontal gelegt und dann in gleicher Lage in einer kleinen Cuvette befestigt. Nachdem mit dem Horizontalmikroskop constatirt worden war, dass die geotropische Aufkrümmung im Gange sei, wurde die Cuvette bis über die Keimlinge mit Chloroformwasser gefüllt, das durch Vermischen von 1 Theil durch Schütteln mit

Chloroform gesättigtem Wasser und 9 Theilen gewöhnlichem Wasser hergestellt worden war, also nur ausserordentlich geringe Mengen Chloroform enthielt. Eine Mischung von 1 Theil der gesättigten Lösung mit 4 Theilen Wasser hatte sich als dem Leben der Keimlinge zu gefährlich erwiesen. Die erste mit einer bestimmten Menge Chloroform hergestellte Lösung wurde immer weggegossen und erst die zweite damit gewonnene verwandt. — Die geotropische Krümmung schritt zunächst noch weiter und wurde dann langsamer und langsamer, um endlich vollkommen still zu stehen. Wurden die Keimlinge nun bald herausgenommen, sorgfältig abgewaschen und in neuen Röhrechen vertical gestellt, so zeigten sich Wachstum und Nachwirkung bald wieder. Liess man sie dagegen noch länger, z. B. noch mehr als eine halbe Stunde, in dem Chloroformwasser, so dauerte es viel länger, bis das Wachstum wieder auftrat, eine Nachwirkung liess sich nicht mehr constatiren. Bei Verwendung der genannten Lösung kamen die Keimlinge stets mit dem Leben davon, nur wurde die Epidermis gebräunt. Sie waren auch am folgenden Tage geotropisch reizbar, wenn auch vielleicht manchmal etwas schwächer als zuvor.

Es lässt sich also nicht nur das Wachsen und der Geotropismus selbst chloroformiren, die Narkose kann auch, je nach ihrer Stärke, die geotropische Nachwirkung nur unterbrechen oder dauernd aufheben, sie wirkt also genau wie der Sauerstoffentzug. Dadurch wird es auch sehr wahrscheinlich, dass dieser nur indirect wirkt.

Ein Versuch mit Kohlensäure (die mit kohlensaurem Natron gewaschen wurde) zeigte deutlich die specifischen Verschiedenheiten zwischen einzelnen Objecten. Zwei Keimlinge von *Helianthus* und einer von *Lupinus* wurden etwa $1\frac{1}{2}$ Stunden horizontal gelegt und dann zwei Stunden lang ein Kohlensäurestrom über sie geleitet, während sie in derselben Lage blieben; die Sonnenblumenkeimlinge zeigten nach der Rückkehr in atmosphärische Luft deutliche Nachwirkung, die Lupine gar keine.

10. Heliotropismus.

Ueber das Verhalten von Keimlingen, welche im sauerstoffarmen Raume der Einwirkung einseitiger Beleuchtung ausgesetzt wurden, hat Wiesner¹⁾ einige Mittheilungen gemacht. Er fand, dass bei sämtlichen untersuchten Objecten, sowohl die positiv als die negativ

1) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche I. Thl. S. 58 des S.-A.

heliotropischen Krümmungen ausblieben. Bei diesen Versuchen wurde einem abgesperrten Volum Luft der Sauerstoff durch den Athmungsprocess von Keimlingen, zum Theil direct der Versuchsobjecte, zum Theil anderer Keimlinge und gequollener Samen, entzogen und die gebildete Kohlensäure durch Kalilauge absorhirt. Die Absorptionsröhren blieben so lange im Dunkeln, bis die Kalilauge ihren höchsten Stand erreicht hatte, dann wurden sie dem Lichte exponirt, die abgewandte Seite war geschwärzt worden. Da es Wiesner nicht auf die Bestimmung des Sauerstoffquantum ankam, bei dem noch heliotropische Krümmung eintritt, war die Versuchsanstellung auch hinreichend fein. — Ausserdem wurde noch festgestellt, dass einerseits die in atmosphärischer Luft eingeleitete heliotropische Krümmung im verdunkelten, sauerstofffreien Recipienten nicht mehr fortschreitet und dass andererseits auch durch mehrstündige einseitige Beleuchtung bei den im sauerstofffreien Raume befindlichen Keimlingen kein Zustand herbeigeführt wird, der sich nach der Rückkehr ins Finstere und in die atmosphärische Luft als Nachwirkung äussern würde.

Meine eigenen Versuche ergaben ganz entsprechende Resultate. Als Versuchsobjecte dienten etiolirte Keimlinge von *Helianthus*, *Sinapis alba* und *Lepidium sativum*; als Recipienten benutzte ich meist hohe, etwa 15 cm³ fassende Glasglocken, die mittelst eines T-Rohres in den Apparat eingeschaltet wurden. Die eine Längshälfte der Innenfläche war mit nassem Fliesspapier belegt worden, auf welches noch ein schwarzes, mattes Papier kam. Während der Evacuation wurde der ganze Recipient mit schwarzen Tüchern verdunkelt, war die gewünschte Atmosphäre hergestellt, so wurde er abgesperrt und mit der unbedeckten Seite gegen das Fenster gekehrt aufgestellt; durch schwarze Tücher wurde das von oben kommende Licht abgehalten.

Im möglichst sauerstofffreien Raume führten die Keimlinge insgesamt keine Bewegungen aus. Sollte die heliotropische Krümmung merklich eintreten, so musste den *Helianthus*keimlingen noch ca. 1 % der ursprünglichen Menge Sauerstoff zu Gebot stehen (gleich 7,5 mm Druck im Recipienten). *Sinapis*keimlinge brauchten sogar 6 % der anfänglichen Sauerstoffmenge (gleich 45 mm Druck), um wenigstens zum Theil eine mit blossem Auge sichtbare Reaction auszuführen. Wir sehen also, dass die Anwesenheit von ziemlichen Mengen Sauerstoff nöthig ist, wenn die heliotropische Krümmung eintreten soll. Desshalb konnte auch Wiesner trotz der kaum vollständigen Sauerstoffentziehung ihr Ausbleiben beobachten.

Wie wir vor Kurzem gesehen haben (S. 132), führen dieselben Objecte die geotropischen Krümmungen mit geringeren Mengen Sauerstoff aus. So braucht *Helianthus* hiezu, wie für das Wachsthum, nur Spuren, *Sinapis* nur 4 (statt 6) % der ursprünglichen Menge dieses Gases. Das verschiedene Verhalten der Keimlinge gegenüber Heliotropismus und Geotropismus lässt sich besonders deutlich dann zeigen, wenn man beide Reize gleichzeitig auf dasselbe Object einwirken lässt und zwar in einer Atmosphäre, die so viel Sauerstoff enthält um wohl das Wachsen, aber nicht mehr genug, um die heliotropische Krümmung zu gestatten. Für diese Versuche liess ich Kressesamen und Senfsamen auf dem Boden einiger, etwa 250 cm³ fassender Kolbengläser, auf nassem Fliesspapier, unter Lichtabschluss keimen; die Pflänzchen wurden verwendet, wenn sie 1—2 cm hoch waren. Nachdem in den Recipienten durch theilweises Auspumpen und Auffüllen mit Wasserstoff die gewünschte Atmosphäre von bestimmtem, niedrigem Sauerstoffgehalt hergestellt worden war, wurden sie horizontal und parallel dem Fenster gelegt. Ausserdem wurde mit schwarzem Tuche möglichst für einseitigen Lichteinfall gesorgt. So behandelt, krümmten sich die etiolirten Keimlinge der Kresse mit 3 % der ursprünglichen Menge Sauerstoff (gleich 22,5 mm Druck) unter lebhaftem Wachsthum sehr deutlich geotropisch, ohne die geringste heliotropische Krümmung nach der Seite des Lichteinfalles hinaus zu führen (und ohne zu ergrünen). Die Keimlinge des Senfes verhielten sich gleich, brauchten aber etwas mehr Sauerstoff. — Da immer eine ganze Anzahl von Individuen gleichzeitig verwendet wurden und es sich ganz gleich blieb, in welche Richtung zu Beginn des Versuches die Cotyledonen schauten, so konnte die von Wiesner constatirte ungleiche Empfindlichkeit der verschiedenen Seiten des hypocotylen Gliedes keine Rolle spielen.

Dieses ungleiche Verhalten gegenüber Heliotropismus und Geotropismus ist sehr eigenthümlich. Beide rufen durch Wachsthum ausgeführte Krümmungen hervor und man sollte erwarten, dass sich dasselbe nach der Stärke des einwirkenden Reizes auf die beiden Bewegungen vertheilen würde. Der heliotropische Reiz ist aber zunächst immer der stärkere von den beiden, sobald sich eine heliotropische Krümmung wirklich zeigt. Wenn ein genau senkrecht stehender *Helianthus*keimling einseitig beleuchtet wird, so ist zunächst die Wirkung des Geotropismus null. Sobald aber der Heliotropismus zu wirken anfängt und der Keimling sich krümmen will, so arbeitet der Geotropismus dieser Krümmung entgegen und wird sie dennoch aus-

geführt, so ist er eben der schwächere, um so schwächer, je weitgehender die Krümmung ausfällt.

Man könnte geneigt sein, aus dem früheren Erlöschen der heliotropischen Bewegung auf ein früheres Erlöschen der heliotropischen Reizbarkeit zu schliessen. Ein Beweis hiefür lässt sich jedoch nicht erbringen, denn das Ausbleiben einer Nachwirkung darf nicht als solcher angesehen werden, wie ich früher (S. 133) dargelegt habe. Dass die in atmosphärischer Luft eingeleitete heliotropische Krümmung im sauerstofffreien Medium weitergeführt werden kann, ist schon dadurch in Vornherein unmöglich gemacht, dass sie auf Wachsthum beruht, also sistirt werden muss. Ebenso ist es nicht zu erwarten, dass ein im sauerstofffreien Raume einseitig beleuchtetes Pflänzchen nach seiner Rückkehr ins Dunkle und an die atmosphärische Luft Nachwirkung zeigt; es lehrt das dieselbe Ueberlegung, die ich bereits früher mitgetheilt habe.

Dagegen lag es nahe, zu versuchen, ob bei jenem Sauerstoffgehalt im Recipienten, der noch Wachsthum und geotropische Krümmung ermöglicht, die heliotropische Krümmung inducirt werden kann und ob bei ihm die in Luft inducirte Bewegung fortschreitet. Natürlich kann nur eines von beiden wirklich geschehen, sonst wäre kein Grund für das Ausbleiben der heliotropischen Bewegung selbst vorhanden.

Die Versuche wurden mit etiolirten Keimlingen von *Sinapis alba* angestellt, die in gewohnter Weise auf nassgehaltenem Fliesspapier auf dem Boden der als Recipienten dienenden Gläser erzogen worden waren. Die gewünschte Atmosphäre wurde durch partielles Auspumpen und Auffüllen der Recipienten mit Wasserstoff hergestellt.

Bei dem einen Theil der Versuche, der der Beantwortung der ersten Frage gewidmet war, wurde den Keimlingen in verdunkelten Recipienten der Sauerstoff bis auf 4 % der anfänglichen Menge entzogen und sie dann $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$ Stunden lang den Strahlen einer hellen Gasflamme ausgesetzt, ohne dass dabei eine heliotropische Krümmung zu Stande gekommen wäre, wie das ja auch nicht anders zu erwarten war. Dann wurde der Recipient verdunkelt und die Wasserstoffatmosphäre durch Luft ersetzt. Es trat in keinem Falle eine Nachwirkung ein, die sich bei etwa 20facher Vergrösserung hätte wahrnehmen lassen.

Bei dem anderen Theil der Versuche, der die zweite Frage beantworten sollte, wurden die Keimlinge $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden lang durch dieselbe Gasflamme beleuchtet, wobei eine mit blossem Auge deutlichst bemerkbare Krümmung zu Stande kam. Dann wurde dem mit Tüchern

verdunkelten Recipienten der ursprünglich vorhandene Sauerstoff bis auf 4% entzogen und die weiteren Veränderungen mit dem Horizontalmikroskop verfolgt. Es trat keine (oder eine fast unmerkliche) Nachwirkung ein, dafür begann bald die durch den Geotropismus bedingte Ausgleichung der vorher entstandenen Krümmung, und legte man den Recipienten horizontal, so konnte sich nach mehreren Stunden in derselben Atmosphäre eine schöne geotropische Aufkrümmung zeigen.

Bei allen derartigen Versuchen ist es durchaus nöthig, mehrere Keimlinge gleichzeitig ins Auge zu fassen, um nicht durch ihre (mit dem Wachstum fortdauernden) Nutationsbewegungen irre geleitet zu werden. Die leichte Krümmung eines Keimlings auf die Lichtquelle zu, die man bisweilen wahrzunehmen glaubt, beruht hierauf; unterdessen krümmt sich ein anderer von ihr weg, und günstigen Falls kann man bei gleichbleibenden Beleuchtungsverhältnissen den scheinbaren positiven Heliotropismus in scheinbaren negativen übergehen sehen.

Dass die Nachwirkung in einer Atmosphäre unterbleibt, deren Sauerstoffgehalt noch die geotropische Krümmung ermöglicht, ist sehr beachtenswerth, denn es geht daraus hervor, dass die Ausführungsweise der heliotropischen Krümmung eine andere ist als die der geotropischen, obwohl man beide als „Wachstum“ bezeichnet. Wären sie beide gleich, so liesse sich ja kein Grund einsehen, wesshalb die heliotropische Nachwirkung bei einem Sauerstoffgehalt unterbleibt, bei dem die geotropische noch fort dauert. Da wir nun wohl mit Sicherheit annehmen dürfen, dass das eigentliche Wachsen, das die Krümmung vermittelt, in beiden Fällen das gleiche ist und die heliotropische Nachwirkung sicher inducirt gewesen war, so bleibt nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass sich zwischen die Herstellung der Disposition für die Nachwirkung und die mechanische Ausführung derselben durch das Wachstum noch eine weitere, vermittelnde Phase einschiebt, ein Process, dessen directes Sauerstoffbedürniss oder dessen besonders leichte indirecte Schädigung bei Herabsetzung des Sauerstoffgehaltes im Recipienten die Ursache des Ausbleibens der Nachwirkung ist. Es ist das ein Beweis für die in der Einleitung ausgesprochene Ansicht von der sehr complicirten Natur der Reizvorgänge.

Abhängigkeit einiger weiterer Functionen von der Gegenwart von freiem Sauerstoff.

Ueber das Wachsen der Pflanzen bei vermindertem Partiärdruck des Sauerstoffes wurden in neuerer Zeit von A. Wieler¹⁾ um-

1) Wieler, *Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen* Bd. 1 S. 189.

fassende Untersuchungen angestellt, welche ergaben, dass bei vollkommener Entziehung des Sauerstoffes bald alles Wachsthum stille steht, dass aber die untere Grenze desselben für verschiedene Pflanzen verschieden tief liegt, dass die eine (*Helianthus annuus*) es noch mit den geringsten Spuren fristen kann, während die andere (*Cucurbita* z. B.) viel bedeutendere Quantitäten braucht. Diese Versuche wurden mit Keimpflanzen angestellt und dabei beobachtet, dass der Aufenthalt in diesen wenig oder gar keinen Sauerstoff enthaltenden Atmosphären die Objecte in nicht zu langer Zeit (24 Stunden) tödten könne; wieder verhielten sich die verschiedenen Pflanzenarten verschieden. Während z. B. *Helianthus* selbst aus der möglichst sauerstofffreien Atmosphäre, wenigstens in einem Theil der Exemplare, unbeschädigt hervorging, starben *Vicia Faba* und *Lupinus* trotz der Anwesenheit von etwas mehr Sauerstoff ab und *Ricinus* ging sogar nach 48 stündigem Verweilen bei 3 mm Druck, (= 0,5 % der anfänglichen Sauerstoffmenge) ein.

Als ich das Wachsthum erwachsener Triebe der von Wieler als Keimlinge untersuchten Arten bei verminderter Partiär-pressung des Sauerstoffs prüfte, fand ich, dass dasselbe bereits bei einem höheren Drucke sistirt wird, als das der Keimlinge,¹⁾ und dass die für die Versuche verwendeten, abgeschnittenen Schösslinge bereits in einer Atmosphäre zu Grunde gingen, in welcher die Keimpflanzen unbeschädigt blieben und wuchsen. So starben Triebe von *Helianthus annuus* nach 24 stündigem Aufenthalt unter einem Druck von 7,5 mm (gleich 1 % der ursprünglichen Sauerstoffmenge) im Finstern ab und solche von *Vicia Faba* bei 15 mm Druck (gleich 2 % der ursprünglichen Menge Sauerstoff). — Durch das Auspumpen des Recipienten und das nachträgliche Auffüllen mit Wasserstoff musste eine Injection der Versuchsobjecte eintreten. Dieselbe konnte jedoch, eben so wenig wie der Aufenthalt im Finstern, die Ursache des Absterbens sein, denn ein abgeschnittener, injicirter Trieb von *Vicia Faba* hielt sich im Finstern vier Tage lang, so lange der Versuch dauerte, frisch.

Im Allgemeinen stand meinen Versuchsobjecten ein geringeres Volum Atmosphäre zur Verfügung, als den Keimlingen bei den Versuchen Wieler's, dafür war bei diesen die Individuenzahl und die Intensität der Athmung grösser. — Ein näheres Eingehen auf diese

1) Auf diese Weise erklärt sich wohl der von Wieler (a. a. O. S. 205) hervorgehobene Widerspruch zwischen seinen Versuchsergebnissen und denjenigen P. Bert's.

Verhältnisse, das über die Constatirung weiterer Thatsachen hinaus zu einer Erklärung des ursächlichen Zusammenhanges führen könnte, erforderte eine neue, in sich abgeschlossene Arbeit, die jenseits des Rahmens meiner Untersuchung lag. Erwähnen will ich nur noch, dass Samen von *Vicia Faba*, bei denen die Wurzeln einige Centimeter lang waren, noch Luftverdünnungen ertrugen, welche Keimpflanzen, deren Stengel ein paar Centimeter lang waren, verderblich wurden und dass gequollene Samen, die die Testa noch nicht gesprengt hatten, 48 Stunden lang in reinem Wasserstoff liegen konnten ohne Schaden zu erleiden, dass aber nach sechstägigem Verweilen in dem Gase die Keimkraft vernichtet schien. Das Maximum der Resistenz liegt also beim ruhenden Samen, das Minimum bei der erwachsenen Pflanze, wie das auch gar nicht anders zu erwarten ist.

* * *

Nach Wiesner¹⁾ ist zum Ergrünen etiolirter Keimpflanzen Sauerstoff nothwendig. Woher diese Angabe stammt, ist aus dem Texte nicht zu ersehen; da die Möglichkeit betont wird, der Sauerstoff spiele am Ende nur eine secundäre Rolle, „insofern er zum normalen Gedeihen der Pflanze überhaupt nothwendig sei“, darf man am Ende vermuthen, diese vorausgesetzte Nothwendigkeit für alle Lebensvorgänge in der Pflanze habe die Annahme veranlasst. Weitere Litteratur über diesen Punkt wurde mir nicht bekannt.

Zur Verwendung kamen etiolirte Keimlinge von *Helianthus annuus*, *Sinapis alba* und *Lepidium sativum*; die Versuche über den Heliotropismus lieferten nebenbei eine Anzahl von Daten. Als Recipienten dienten Standgläser, die Experimente wurden ganz gleich wie diese angestellt, es kamen mindestens 4, meist 6 Keimlinge gleichzeitig zur Verwendung, zugleich wurden Controlpflänzchen gleich lang den gleichen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt.

Im möglichst sauerstofffreien Raume kam bei keiner der erwähnten Pflanzen auch nur der Anfang des Ergrünes zu Stande. Derselbe trat bei *Helianthus* bei 30 mm Druck (also 4% der ursprünglichen Sauerstoffmenge) ein. *Sinapis* brauchte 37 mm (gleich 5% des ursprünglichen Sauerstoffquantums), *Lepidium* sogar 60 mm Druck (gleich 8% der ursprünglichen Sauerstoffmenge), wenn es zu beginnendem Ergrünen kommen sollte. Die erste Einwirkung des Lichtes, an einem Hellgelbwerden der zunächst dunkelgelben Cotyledonen erkennbar, stellte sich bereits bei etwas niedrigerem Drucke

1) Wiesner, Die Entstehung des Chlorophylls S. 17.

ein. Damit aber innerhalb 24 Stunden eine schöne Grünfärbung hervortrat, musste *Helianthus* noch 45 mm Druck (gleich 6 % der anfänglichen Sauerstoffmenge) und *Lepidium* 75 mm Druck (gleich 10 %) haben.

Die Grösse der individuellen Schwankungen trat so recht deutlich bei einem Versuch hervor, in welchem ein ganzer Topf voll etiolirter *Sinapis* keimlinge in einer noch 5 % der ursprünglichen Sauerstoffmenge enthaltenden Atmosphäre acht Stunden lang dem Lichte exponirt wurde. Einzelne Pflänzchen hatten hellgrüne Cotyledonen, andere noch ganz gelbe, die Mehrzahl bewegte sich zwischen diesen beiden Extremen.

Eine Nachwirkung war nie zu erkennen, wenn die Pflanzen in der Wasserstoffatmosphäre dem Licht ausgesetzt worden waren und dann zurück ins Finstere in atmosphärische Luft gebracht wurden. Wiesner (a. a. O. S. 87) hat eine solche Nachwirkung im Finstern gefunden, wenn er die Keimlinge in gewöhnlicher Luft so kurz exponirt hatte, dass noch kein Ergrünen erfolgte; doch war sie so gering, dass er sie nur durch die empfindlichste Methode zum Nachweis des Chlorophylls, die Fluorescenz, entdecken konnte. Ich beschränkte mich stets, also auch hier, auf mit dem Auge direct wahrnehmbare Unterschiede in der Färbung.

Wir sehen, dass zum Ergrünen viel Sauerstoff nöthig ist, so viel oder mehr als zur Ausführung der heliotropischen Krümmungen, überhaupt als für irgend einen der bisher untersuchten Vorgänge.

Die Eigenschaft der Kohlensäure, das Ergrünen zu hemmen, die schon von Böhm¹⁾ angegeben wurde, konnte auch ich bestätigen.

* *

Durch die Versuche, welche Wortmann²⁾ über die Stärkeumwandlung in den Blättern angestellt hat, gewinnt die noch nicht exact geprüfte Frage, ob auch im sauerstofffreien Raume eine Translocation der Tags über in den assimilirenden Organen gebildeten Stärke oder wenigstens die Rückbildung in Glycose möglich sei, einiges Interesse. Ich sage „noch nicht exact geprüft“, denn die Versuche, welche Wortmann anstellte und bei denen die atmosphärische Luft durch einen Kohlensäurestrom verdrängt wurde, sind nicht streng beweisend

1) Böhm, Ueber den Einfluss der Kohlensäure auf das Ergrünen der Pflanzen etc. Sitzb. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien LXVIII. Bd. (1873).

2) Wortmann, Ueber den Nachweis, das Vorkommen und die Bedeutung des diastatischen Enzyms in den Pflanzen. Bot. Ztg. 1890 Sp. 647.

die Kohlensäure wirkt ja nicht nur sauerstoffverdrängend, sondern auch direct lähmend ein, wie ja auch wir das mehrfach gefunden haben. Dabei braucht das Object nicht gerade dauernd geschädigt zu werden.

Ich stellte nur einige orientirende Versuche an. So wurden z. B. Schösslinge von *Impatiens Balsamina* und *Dielytra spectabilis* am Abend eines hellen, warmen Tages im Freien abgesehritten und einzelne Blätter der Sachs'schen Jodprobe unterworfen. Vor den Trieben selbst wurden die einen mit dem nöthigen Wasser in den Dunkelschrank gestellt, die anderen, ebenfalls mit etwas Wasser, unter die hohe, als Recipient dienende Glasglocke gebracht und die atmosphärische Luft fast vollständig durch Wasserstoff verdrängt (wahrscheinlicher Rest 0,000 34 % der anfänglichen Menge). Dann wurde der Recipient abgesperrt und ebenfalls in den Dunkelschrank gestellt. Am folgenden Morgen wurden die Blätter von beiden Portionen ebenfalls der Sachs'schen Jodprobe unterworfen. Als ich nun die drei verschiedenen Portionen Blätter auf die Intensität ihrer Schwärzung verglich, da stellte sich zwischen den Abends getödteten Blättern und den Nachts über im Wasserstoff gewesenen, keine deutliche Differenz heraus; dagegen stachen die, die im Finsternen, sonst aber unter normalen Verhältnissen gewesen waren, von den andern durch ihre hellere Färbung ab. Die Triebe schienen wenig gelitten zu haben.

Meine Versuche haben also ganz gleiche Resultate ergeben, wie die von Wortmann mit Kohlensäure angestellten (wobei die das Ausbleiben der Umwandlung und Auswanderung der Stärke bedingende Ursache in beiden Fällen doch verschieden sein kann). Sie sprechen entschieden für Wortmann's Ansicht. Denn Diastase wirkt ohne die Gegenwart des Sauerstoffes eben so gut, wie in derselben;¹⁾ wäre sie in den Blättern vorhanden, so sollte auch unter diesen anormalen Verhältnissen eine Umwandlung der Stärke eintreten. Man kann nun freilich annehmen, die Umwandlung geschehe doch durch ein Ferment, das sich in sehr geringer Menge vorfinde, sich desshalb immer abnutze und immer wieder, vom lebenden Plasma aus, ersetzt werden müsse. Steht dann mit Eintritt der Vacuumstarre diese Fermentbildung des Plasmas still, so muss auch die diastatische Wirkung bald sistirt werden. Eine solche Annahme, die nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen ist, zerstört natürlich die Beweiskraft meiner Versuche, wie der Wortmann's, vollkommen. Am

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 1 S. 379.

schwersten fällt der alte, auch von Wortmann ins Feld geführte Versuch ins Gewicht, ein stärkereiches Blatt Abends abzuschneiden und so mit Unterbrechung des Abfuhrweges auch die Umwandlung der Stärke zu unterbrechen.

Allgemeinere Ergebnisse.

Es ist leider nicht möglich, an der Hand der Resultate der vorstehend mitgetheilten Versuche die Rolle des Sauerstoffes beim Zustandekommen der Reizbewegungen auch nur einigermaassen erschöpfend zu erörtern, dazu ist das Material zu spärlich, zum Theil selbst noch nicht alle Thatsachen ganz gesichert und sind die übrigen Factoren, die für dieses Zustandekommen ebenfalls maassgebend sind, zu wenig bekannt. Immerhin ergeben sich bereits einige Anhaltspunkte für die Beurtheilung des Antheiles, den der Sauerstoff hieran nimmt.

Zunächst können wir einmal aus unseren Ergebnissen die Folgerung ableiten, dass die verschiedenen Typen von Reizerscheinungen auch die Gegenwart verschieden grosser Mengen Sauerstoff zur Ausführung der ihnen eigenen Bewegungen beanspruchen. Denn wir sahen auf der einen Seite das Droserablatt noch bei so minimalen Spuren dieses Gases reagiren, dass wir wohl dreist behaupten dürfen, es würde auch ohne ihn seine Tentakeln einkrümmen; auf der anderen Seite fanden wir z. B., dass die Ranken der Passionsblume noch 6 % der ursprünglichen Sauerstoffmenge erfordern, um auf Berührung mit einer Krümmung zu antworten. Dazwischen schoben sich, wenigstens für unsere Wahrnehmung, Zwischenstufen ein; für *Mimosa* z. B. musste ich es unentschieden lassen, ob Sauerstoff nöthig sei oder nicht.

Die Ursache für diese Unterschiede im Verhalten liegt zum Theil gewiss in dem verschiedenen Sauerstoffbedürfniss der verschiedenen Pflanzenspecies, unabhängig vom Charakter der Reizbewegung. Hiefür liefert der Geotropismus besonders eclatante Belege. Die einen Keimlinge (*Helianthus*) reagirten noch mit Spuren von Sauerstoff, die anderen (*Sinapis*) nur dann, wenn noch mehrere Procente vorhanden sind (S. 132). Alle Unterschiede lassen sich jedoch nicht auf die specifischen Eigenthümlichkeiten der Pflanze, die als etwas den individuellen Differenzen Entsprechendes aufgefasst werden dürfen, zurückführen, sondern werden durch die verschieden grossen Anforderungen bedingt, die die Reizperception oder Reaction stellt und die etwas für die bestimmte Reizwirkung Typisches sind. Einen vorzüglichen Beleg für diese Behauptung kann uns die Differenz im Verhalten von Geotropismus und Heliotropismus im luftverdünnten Raume am gleichen Object liefern,

dieser erfordert viel mehr Sauerstoff als jener (S. 137). Jede Gruppe von Reizerscheinungen dürfte also in einer bestimmten Abhängigkeit von der Anwesenheit von freiem Sauerstoff stehen, in ihr mögen die einzelnen Objecte je nach ihren specifischen und individuellen Eigenschaften wieder verschiedene Anforderungen stellen.

Wir haben in den einleitenden Bemerkungen den Vorgang der Reizung in zwei Phasen zerlegt, in die Perception des Reizes und die hiedurch ausgelöste Reaction, und dann die Forderung gestellt, für beide Processe müsse die Frage: ist der Sauerstoff zur Ausführung der Bewegung nöthig oder nicht? getrennt gestellt werden (S. 93). Der specielle Theil der Untersuchung hat gezeigt, dass dieser Forderung, deren theoretische Berechtigung gewiss einleuchtet, zumeist unüberwindliche Schwierigkeiten entgegengetreten, sobald die praktische Durchführung in Frage kommt. Wir haben dennoch, wenn auch nur für einen Typus der Reizerscheinungen Anhaltspunkte dafür gefunden, dass die beiden Phasen in der That neben einander als zwei von einander unabhängige Processe bestehen können, ich meine die eigenthümliche Fähigkeit der Ranken, die Einrollung noch bei einem Sauerstoffgehalte auszuführen, der für die Reizperception nicht mehr ausreicht (S. 129).

Man darf das Ausbleiben einer Nachwirkung unter normalen Verhältnissen, wenn das Object im Vacuum dem Reize ausgesetzt worden war, nicht als Beweis dafür anführen wollen, dass im Vacuum der Reiz nicht percipirt worden sei. Wie wir bereits an anderer Stelle hervorgehoben haben (S. 132), kann sich eine Nachwirkung nur dann zeigen, wenn vorher die Reaction als Disposition oder schon als nach aussen hin sich bemerklichmachender Vorgang eingetreten war. Das Ausbleiben der Nachwirkung kann daher Verschiedenes anzeigen: 1. es konnte im Vacuum weder der Reiz percipirt, noch die Bewegung eingeleitet werden; 2. der Reiz wurde percipirt, das Object hat aber die Reaction oder die Disposition dazu nicht ausführen können; 3. der Reiz konnte nicht percipirt werden, obschon die Reaction ausgeführt werden konnte.

In den meisten Fällen ist es noch nicht entschieden, ob zur Ausführung der Reizwirkung die Gegenwart des Sauerstoffes direct nöthig ist, ob er, um ein Gleichniss zu gebrauchen, selbst ein Rädchen im Getriebe des Uhrwerkes, dem wir die Reizerscheinung

in ihrer Gesammtheit vergleichen können, ausmacht, oder ob er indirect eingreift, indem er, um bei dem Gleichniss zu bleiben, zur Herstellung oder Erhaltung eines oder verschiedener der Rädchen nöthig ist. Denn nur für einzelne Objecte lässt sich bereits jetzt mit einiger Bestimmtheit zwischen den beiden Möglichkeiten eine Entscheidung treffen und zwar dahin, dass der Sauerstoff nur indirect nöthig sei. Das sicherste Beispiel liefert gewiss das *Drosera* blatt. Für andere Objecte existirt wenigstens die Möglichkeit, z. B. für *Mimosa*. Ja, wenn man diesen Unterschied zwischen directer und indirecter Nothwendigkeit der Anwesenheit freien Sauerstoffes macht, so ist wohl auch das Wachsthum in die Kategorie zu stellen, die ohne die directe Betheiligung fertig wird. Dafür spricht die genaue Parallelität, die zwischen der Anforderung an Sauerstoff für das Wachsthum und für die Erhaltung des Lebens innerhalb bestimmter Zeiträume besteht oder doch zu bestehen scheint (ist die eine sehr niedrig, so ist es auch die andere [*Helianthus*keimlinge], ist die eine hoch, so ist es die andere ebenfalls), sowie der Umstand, dass das Wachsthum bei ganz minimalen Sauerstoffmengen noch lange fort dauert. Sein endlicher Stillstand ist gewiss nicht auf den Verbrauch dieser Spuren zurückzuführen — wenn ein solcher wirklich stattfindet, was mir gar nicht bewiesen scheint.

Wird der Sauerstoffentzug nicht gerade auf Augenblicke beschränkt, so beeinflusst er die Pflanzen mehr oder weniger schädlich. Dauert er lange genug, so wird das Leben vernichtet; vorher tritt stets, verschieden rasch bei verschiedenen Objecten, ein abnormaler Zustand ein, der sich, bei merklich reizbaren Organen, dadurch bemerkbar macht, dass die Reizempfänglichkeit erloschen oder doch herabgesetzt ist, die Vacuumstarre. Dass mit ihrem Eintritt wirklich Veränderungen im Organismus verbunden sind, geht daraus hervor, dass sie nicht sofort nach der Rückkehr in atmosphärische Luft wieder aufgehoben wird.

Der Eintritt der Vacuumstarre ist oft mit charakterischen Stellungenänderungen der reizbaren Organe verknüpft, die manchmal mehr das Aussehen eines typisch gereizten Objectes hervorbringen, manchmal sich nur wenig wenig von der reizempfindlichen Stellung entfernen. Im ersteren Falle sind sie doch oft deutlich verschieden (*Mimosa*). In der That lässt sich ja auch der Uebergang in die Starrestellung als eine Reizerscheinung im weiteren Sinne auffassen. Der Reiz wird

durch den Sauerstoffentzug ausgelöst, aber nicht direct. Das geht aus dem Verhalten der Staubgefäße von *Berberis* hervor. Dort wirkt die Verdrängung des Sauerstoffes in zwei Weisen, einmal direct, wobei die typische Reizbewegung, das Ueberschlagen der Filamente zum Stempel, ausgelöst wird, und dann indirect, indem sie die später eintretende, von der Reizstellung weit verschiedene Starrestellung hervorruft.

Voraussichtlich ist das, was ich, um ein handliches Wort zu haben, auch dann als „Vacuumstarre“ bezeichnen will, wenn es z. B. durch Ueberleiten von Wasserstoff hervorgerufen wurde, nicht ein Zustand, bedingt durch eine einzelne Aenderung im Organismus, sondern es besteht aus einer ganzen Reihe von Veränderungen und ist vom endlichen Absterben gar nicht scharf getrennt, indem, je länger der Sauerstoffentzug anhält, desto mehr Functionen direct oder indirect sistirt werden, bis das Leben erlischt. Das zeigt sich auch darin, dass die Pflanze für die Wiedererholung um so längere Zeit braucht, je länger der Aufenthalt im sauerstofffreien Raume gedauert hat.

Solche Veränderungen werden natürlich nicht nur in den reizbaren Pflanzenorganen, sondern auch in denen hervorgerufen, die im gewöhnlichen Sinne nicht reizbar sind. Auch hier tritt Vacuumstarre ein. Sie verräth sich durch die Erholungszeit, die nach längerem Aufenthalt der Pflanze im Vacuum selbst die Processe nöthig haben, welche, wie die Kohlensäurezersetzung, von der Gegenwart des Sauerstoffes unabhängig sind.¹⁾

Es verdient noch hervorgehoben zu werden, dass die Vacuumstarre immer einige Zeit braucht, ehe sie bemerkbar wird. Es ist daher möglich, sie durch rasches Verdrängen der atmosphärischen Luft bei einem viel geringeren Sauerstoffrest eintreten zu sehen, als bei langsamem Verdrängen (S. 111).

Das Eintreten der Vacuumstarre bei reizbaren Organen (das sich ja oft durch eine charakteristische Bewegung verräth) und das Aufhören der Reizbarkeit fallen nicht immer zusammen. Die Minose z. B. ist, wenn die Blätter auch schon in der Starrestellung sich befinden, zunächst noch reizbar, wenigstens durch starke Erschütterungen. Daraus geht evident hervor, dass das Erste, was bei verminderter Partiärpressung des Sauerstoffes erlischt, nicht die zur Ausführung einer Reizbewegung nöthigen Processe sind, zum Mindesten nicht die

1) Boussingault, *Agronom., Chimie agricole etc.* 1868 Bd. 4, p. 335 (citirt nach Pfeffer, *Physiologie* Bd. 1 S. 380).

Reizperception, dass die Starre durch das Erlöschen anderer Functionen herbeigeführt wird und erst später auch jene ergriffen werden. Dieser Zeitpunkt lässt sich äusserlich nicht erkennen. — Es darf uns nicht stören, dass bei der vacuumstarken Mimose die Auslösung einer Bewegung nur mehr durch eine heftigere Erschütterung herbeigeführt werden kann, als unter normalen Verhältnissen, es wird das erklärlich durch die Nebenwirkungen des Sauerstoffentzuges. Und wie die Vacuumstarre hier hemmend wirkt, kann man sie sich eben so gut als eine deutliche Reaction ganz, auf die eine oder andere Weise, verhindernd vorstellen. Ein solcher Fall scheint z. B. bei *Mimulus* vorzuliegen. Hier gleicht die Vacuumstarre vollkommen der Reizstellung und es lässt sich daher eine Reizung gar nicht mehr versuchen und doch könnte die vacuumstarre, geschlossene Narbe noch reizempfänglich sein, ist sie es doch noch, so lange sie sich noch nicht ganz geschlossen hat und wird diese Schliessbewegung, wenn einmal bereits im Gange, durch einen Reiz beschleunigt.

Während also auf der einen Seite manches dafür spricht, dass bei gewissen Objecten die Reizperception wenigstens nur indirect abhängig vom Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums ist, liegen auf der anderen Seite auch Andeutungen dafür vor, dass (natürlich bei anderen Objecten) die Reizperception beim Sauerstoffentzug früher erlischt, als die Reactionsfähigkeit. Die Vermuthung, dass die Perception überhaupt unabhängig von der Gegenwart freien Sauerstoffes sei, lässt sich also nicht für alle Objecte aufstellen.

Ein tieferer Einblick, auf welche Weise der Sauerstoffentzug die Reizerscheinungen hemmt, fehlt mir. Mit dem Erlöschen der normalen Athmung geht für den Gesamtorganismus die Hauptkraftquelle verloren, da die intramoleculare Athmung bekanntlich keinen genügenden Ersatz liefert. Man könnte die so verloren gehende Energie als Ursache anzusprechen geneigt sein. Ein Beweis wird sich schwer erbringen lassen. Ausserdem ist bereits wenigstens eine Reaction bekannt (bei *Drosera*), bei deren Zustandekommen diese Kraftquelle nicht nöthig ist; die Energie muss also auch auf anderem Wege gewonnen werden können.

Wenn wir zunächst von den Anaerobien absehen, die ja die verschiedensten Functionen, alle, die sie zum Leben nöthig haben, ohne

Sauerstoff in freier Form ausführen können, und uns auf die höher organisirten Pflanzen beschränken, so gibt es einige Functionen, die ohne die Gegenwart freien Sauerstoffes ausgeführt werden können. Sie sind von Pfeffer im ersten Bande seiner „Pflanzenphysiologie“ (S. 378) zusammengestellt worden; lauter Vorgänge, die mit den diosmotischen Processen zusammenhängen: die Bildung der Plasmahaut selbst, die Plasmolyse, die Turgorsteigerung durch Wasseraufnahme, ferner, worauf mich Herr Geheimrath Pfeffer selbst gütigst aufmerksam machte, die Diosmose und Speicherung gewisser Stoffe, und die Kohlensäurezersetzung im Licht durch den Chlorophyllapparat. Darauf, dass diese auch ohne freien Sauerstoff vor sich gehen kann, beruht ja die bekannte Bacterienmethode Engelm ann's.

Die Fortdauer der ersteren Phänomene hat wenig Auffälliges an sich, ja man darf sie gewiss als nicht einmal indirect von der Gegenwart des Sauerstoffes abhängig auffassen, hat doch Pfeffer¹⁾ gezeigt, dass das Protoplasma sogar getödtet werden kann, ohne dass sich zunächst die diosmotischen Eigenschaften der Plasmamembran merklich ändern. Dass leichter Druck sie dann zerreisst, könnte mit der Art der Tödtung (durch verdünnte Säuren) zusammenhängen und braucht keine nothwendige Folge derselben zu sein. Im Assimilationsprocess jedoch sehen wir einen complicirten, strenge an das Leben geknüpften Process fortdauern, dafür aber ist er auch nur beschränkte Zeit und nur indirect vom Sauerstoff unabhängig; das lehrt die nach längerem Aufenthalt des Objectes im Vacuum auch in atmosphärischer Luft herabgesetzte Kohlensäurezersetzung. An die Assimilationsthätigkeit schliesst sich die Reizbewegung der Droseratentakeln als ein eben so gut unabhängiger Process an; ob noch weitere der untersuchten Objecte hierher gehören, muss zur Zeit unentschieden bleiben.

Verlassen wir nun für einen Augenblick die höheren Pflanzen und wenden uns zu den niedrigen Organismen, so finden wir dort bekanntlich eine Reihe von Formen, die ohne die Gegenwart freien Sauerstoffes alle ihre Functionen verrichten können (Anaerobien), und andere, die von der Gegenwart desselben vollkommen abhängig sind (Aerobien). Zwischen diese beiden Extreme hinein schieben sich jedenfalls Uebergangsglieder, indem etwa einige nur einzelne Functionen ohne Sauerstoff ausführen können, zu anderen ihn nothwendig brauchen (man denke an die nur bei Gegenwart von Sauerstoff schwär-

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 1 S. 33.

menden *Bacterien* Engelmann's), und andere, deren in Gegenwart dieses Gases begonnene Thätigkeit nach dem Sauerstoffentzug eine Zeit lang fort dauern kann, ein Verhalten, das bereits an die *Helianthuskeimlinge* erinnert. Es liegen aber auch Thatsachen vor, welche dafür sprechen, dass event. nur unter bestimmten Ernährungsverhältnissen Anaerobiose zu Wege kommen kann, unter anderen die Organismen den Sauerstoff nöthig haben. Aehnlich könnte es auch bei den *Phanerogamen* sein und es könnten sich event. bei gewissen Objecten äussere Bedingungen herstellen lassen, unter denen auch hier bei Sauerstoffabschluss wenigstens gewisse Functionen fort dauern.

Hier, wo ich die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen über das Verhalten der reizbaren Pflanzenorgane bei geringen Sauerstoffmengen mitgetheilt habe, verdienen einige nebenbei erhaltene Ergebnisse nochmals aufgezählt zu werden.

Da einzelne falsche Angaben von Kabsch über das Verhalten reizbarer Organe in gewissen Gasen bis in die neueste Zeit hinein in der Litteratur mitgeschleppt werden, so ist es vielleicht nicht unangebracht, zunächst zwei derselben hier zu corrigiren.

Der reine Sauerstoff sistirt die Reizbarkeit der Staubgefässe von *Berberis* und der Narben von *Mimulus* nicht, wirkt auch nicht tödtlich ein; die gesteigerte Dichte ist also hier eben so wenig von merklichem Einfluss wie bei anderen in neuerer Zeit untersuchten ähnlichen Fällen.

Das *Stickoxydul* ist nach meinen, ebenfalls mit Staubgefässen von *Berberis* gemachten Erfahrungen ein vollkommen indifferentes Gas. So wenig es die Athmung der höheren Pflanzen unterhalten kann,¹⁾ wie das erst in neuester Zeit festgestellt wurde, so wenig kann es direct oder indirect den reizbaren Organen den nöthigen Sauerstoff liefern. Dagegen wäre es immerhin möglich, dass es doch niedrige Organismen gäbe, die energisch genug arbeiten könnten, um die bekanntlich immerhin lockere Bindung zwischen Sauerstoff und Stickstoff zu zerreißen. Die *Bacterien* bringen ja so vielerlei zu Stande, dass eine derartige weitere Leistung uns eigentlich wenig in Erstaunen zu setzen brauchte, falls sie wirklich stattfände.

Dann möchte ich noch einmal auf die „chemische Reizbarkeit“ verschiedener typisch an mechanische Reize angepasster Objecte hin-

1) Vgl. darüber Detmer, Landw. Jahrb. 1882 S. 213. — Möller, Berichte der deutschen bot. Ges. 1884 S. 35.

weisen. Sie wurde bereits von Kabsch bei einigen derselben beobachtet und hat im Grunde genommen eigentlich eben so wenig etwas Sonderbares auf sich, als die „mechanische Reizbarkeit“ verschiedener typisch an chemische Reize angepasster Objecte, wie es die Droserablätter sind. Trotzdem bilden die Carnivorenblätter noch immer die einzigen Beispiele chemischer Reizbarkeit von Organen höherer Pflanzen.¹⁾ Wenn man aber berücksichtigt, dass das nämliche Object mehrmals hintereinander auf die chemische Einwirkung mit der typischen Reizbewegung antworten kann, so liegt meines Erachtens kein Grund vor, ihm dieselbe abzusprechen. Etwas anderes wäre es freilich, wenn man die einmalige mit Tödtung des Objectes verbundene Bewegung, wie sie Salzsäuredampf z. B. bewirken kann, auch als chemische Reizung auffassen wollte, denn hier bewirkt offenbar die Turgoraufhebung durch das Absterben die Bewegung. Als „chemisch reizbare“ Objecte stellten sich heraus: Mimosa, die Staubgefäße von Berberis und die Narben von Mimulus für Ammoniakdämpfe, auf welche die Cynareenstaubgefäße dagegen und selbst die reizbarsten Ranken nicht reagierten.

Als chemischer Eingriff muss wohl auch der eigenthümliche, schon von Kabsch beobachtete, aber falsch gedeutete Reiz aufgefasst werden, der bei den Staubgefäßen von Berberis und Helianthemum (S. 101 u. f., S. 110) und möglicherweise auch bei den Narben von Mimulus beim Auspumpen, d. h. durch die Herabminderung des Sauerstoffgehaltes im Recipienten, zu Stande kommt. Es kann nur im ersten Augenblicke etwas paradox erscheinen, dass der ja unter normalen Verhältnissen das Object immer umgebende Sauerstoff auf einmal reizend wirken soll; er wirkt eben nicht an und für sich reizend, sondern das thut die Variation der gebotenen Menge. Ein genau entsprechendes Verhalten zeigt Mimosa, wo wir bekanntlich durch Beschatten, also durch Variation der gebotenen Lichtmenge, eine typische Reizbewegung auslösen können. Dem Principe nach gleich verhalten sich ja auch nach Pfeffer's Untersuchungen die Samenfäden der Farne, wenn sie z. B., in verdünnter Apfelsäure schwimmend, durch concentrirtere gereizt werden.

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2 S. 249. In der Untersuchung „Locomotorische Richtungsbewegungen auf chemische Reize“ hat dann Pfeffer eine ganze Reihe solcher Erscheinungen für niedrigere Organismen beschrieben und auf die Möglichkeit des Vorkommens chemischer Reize bei den Phanerogamen hingewiesen. Untersuch., a. d. bot. Inst. zu Tübingen Bd. 1 S. 468 u. f.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [75](#)

Autor(en)/Author(s): Correns Carl Erich

Artikel/Article: [Ueber die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. 87-151](#)