

# Analyse des geotropischen Reizvorgangs mittels Luftverdünnung.

Von

Árpád Paál.

Mit 2 Textfiguren.

## I. Historisches.

Mit der Einwirkung des verminderten Luftdruckes auf den Geotropismus haben sich bereits mehrere Forscher befaßt. Die erste diesbezügliche Angabe ist eine bei der Untersuchung der intramolekularen Atmung nebenbei gemachte Beobachtung Wortmanns: die Abwesenheit des Sauerstoffes bedingt Stillstand des Wachstums und der geotropischen Krümmung<sup>1)</sup>.

Der in obigem berührte Zusammenhang des Wachstums und der tropistischen Krümmungsfähigkeit bildet den Grund der späteren Untersuchungen Wortmanns. Wieler<sup>2)</sup> wies nach, daß ohne eine gewisse minimale Menge von Sauerstoff kein Wachstum stattfindet. Demzufolge ist auch keine geotropische (und heliotropische) Reaktion zu erwarten. Wortmann<sup>3)</sup> hat dies auch experimentell bestätigt. Sodann versuchte er — soweit dies bei der damaligen Entwicklung der Reizphysiologie möglich war — auch den Einfluß der Abwesenheit des Sauerstoffes auf die einzelnen Teile des ganzen Vor-

1) Wortmann, Über die Beziehungen der intramolekularen zur normalen Atmung der Pflanzen. Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg, 1879, Bd. II.

2) Wieler, Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffes. Unters. a. d. Botan. Inst. zu Tübingen, 1883, Bd. I; ferner Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1901, XIX. Jahrg., S. 366.

3) Wortmann, Studien über geotropische Nachwirkungserscheinungen. Bot. Ztg., 42. Jahrg., 1884.

ganges festzustellen. Er exponierte die Versuchspflanze unter normalem Drucke in horizontaler Lage bis zu dem Momente, in welchem die ersten Anzeichen der Krümmung sichtbar wurden, der Reiz also schon sicher empfangen wurde (die Präsentationszeit war damals noch ein unbekannter Begriff) und evakuierte dann. Die Krümmung hielt noch eine Zeitlang (1—1,5 Std.) an. Wenn er die normalen Luftdruckverhältnisse vor dem gänzlichen Stillstand der Krümmung wieder herstellte, so verlief die Reaktion weiter bis zur Vollendung. Wenn aber die Pflanze, nach Stillstand der Krümmung unter normale Druckverhältnisse gebracht wurde, trat keine Krümmung mehr ein. Bei gänzlicher Abwesenheit des Sauerstoffes hält die Krümmung beinahe sofort inne und die Erregung erlischt.

Zur selben Zeit stellte auch Kraus<sup>1)</sup> ohne Rücksicht auf die Teilprozesse kurz soviel fest, daß die Sensibilität der geotropischen Organe in Wasserstoff oder Kohlensäure schwindet und auch in normaler Luft erst nach und nach wiederkehrt.

Eingehendere und zielbewußtere Untersuchungen führte Correns<sup>2)</sup> aus, der bereits die Frage berührt, von welchem Einflusse die Abwesenheit des Sauerstoffes auf die einzelnen Teile des Reizvorganges, nämlich auf die Perzeption, Reaktion und Rückkehr in die Ruhelage sein könne? Jedoch gerade betreffs des Geotropismus konnte er nur geringe Resultate aufweisen. Bei einem gewissen Mangel von Sauerstoff steht das Wachstum nach einer gewissen Zeit still. Eine geotropische Reaktion tritt aber nur unter solchen Verhältnissen ein, bei welchen auch das Wachstum andauert (vgl. das bereits erwähnte Resultat von Wortmann). Mit anderen Worten: das Sauerstoffminimum ist sowohl für das Wachstum, als auch für die geotropische Reaktion etwa das gleiche; bei verschiedenen Pflanzen jedoch kann dieses Minimum verschieden sein. Bei Exposition unter dem Minimum tritt auch in normaler Atmosphäre keine Nachwirkung ein. Aus dem Gesagten läßt sich feststellen, daß der Sauerstoff zur Krümmung und zur „Erlangung der Disposition zu derselben“ notwendig ist; daß derselbe jedoch auch Voraussetzung der Perzeption wäre, läßt sich nicht sagen (vgl. die späteren Resultate Czapeks). Es ist aber zu bemerken, daß aus solchen Experimenten die Abhängigkeit der Perzeption vom

---

1) Kraus, Über die Wasserverteilung in der Pflanze. Ref. Justs Bot. Jahresber., Bd. 1884.

2) Correns, Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora 1892.

Sauerstoffe sich nicht deutlich bestimmen läßt; Correns behielt die Versuchspflanzen 1—2 Std. lang in horizontaler Lage, die Expositionszeiten wahrscheinlich so wählend, daß dieselben nur wenig kürzer seien, als die Reaktionszeiten. Bei langer Exponierung ist jedoch auch ein großer Teil der motorischen Phase bereits abgelaufen, sodaß die hierauf folgende Sauerstoffentziehung den Vorgang bereits in sehr vorgeschrittenem, der Reaktion nahem Zustande trifft und unterbricht. Das Erlöschen des Vorganges kann nun in diesem Zustande ganz anders (langsamer, schneller) vor sich gehen als in dem nach kurzer Exponierung ausgelösten Zustande. Ein klares Bild der Beeinflussung der Perzeption durch die Abwesenheit des Sauerstoffes läßt sich nur mit Hilfe kurzer Exponierung gewinnen.

„Was die Vernichtung der induzierten Nachwirkung durch den Sauerstoffentzug anbetrifft“, so erhielt Correns von denjenigen Wortmanns abweichende Werte: die in normaler Atmosphäre begonnene Krümmung wurde auch, nachdem die Versuchspflanze mehrere Stunden lang in Wasserstoff gehalten war, die Krümmung also pausiert hatte, von neuem aufgenommen (während dies laut Wortmann nach 10 Minuten in Wasserstoff nicht mehr der Fall war). Die Abwesenheit des Sauerstoffes bewirkt nur eine Hemmung der Nachwirkung, vernichtet dieselbe jedoch nicht solange, bis nicht eine andere zerstörende Wirkung eintritt.

Czapek<sup>1)</sup> wirft die Frage auf, ob die äußeren Bedingungen der Perzeption und des Eintretens der Reaktion die gleichen seien. Unter anderem versucht er die diesbezügliche Rolle des Sauerstoffes zu bestimmen. Er bemerkt, daß, wenn bei einer Exponierung unter Umständen, welche die Reaktion verhindern, dieselbe dann auch später unter normalen Verhältnissen nicht eintritt, daraus noch nicht folgt, daß die Perzeption nicht erfolgt ist, da möglicherweise irgendein anderer Teil des ganzen Prozesses ausgeschaltet wurde. Und Czapek fand übereinstimmend mit Wortmann und Correns, daß eine Exponierung von 3 Stunden in Wasserstoff keine Reaktion als Nachwirkung erzeugt. Was für eine lange Exponierung hierzu nötig wäre, läßt sich so einfach nicht bestimmen, da ein längerer Aufenthalt in Wasserstoff der Pflanze auch im allgemeinen schädlich ist, also nicht nur die Perzeption, sondern auch die Reaktionsfähigkeit beeinflußt. Jedoch mit Benutzung des Resultates von Chudjakow, daß bei Abwesenheit des Sauerstoffes die Keimwurzeln

1) Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII.

um so schneller zugrunde gehen, je höher die Temperatur ist, wies er nach, daß bei einer Temperatur von 0° C die Sensibilität bei Abwesenheit des Sauerstoffes nicht schwindet, sondern nur geschwächt wird, da bei einem Reiz von 24 Stunden Dauer die Krümmung eintritt. Eine Perzeption ist demnach auch unter solchen Verhältnissen möglich, welche das Wachstum und den Eintritt der Reaktion verhindern.

Dies sind die Resultate der bisherigen, unser Thema berührenden Untersuchungen. Die reizphysiologische Analyse des Geotropismus ist jedoch auch seit dem Erscheinen der neuesten derselben, derjenigen Czapeks, bedeutend fortgeschritten. Für uns besitzen besonders jene Resultate eine Wichtigkeit, welche sich auf die Zeitverhältnisse und auf die gegenseitige Abhängigkeit der Detailprozesse, der sensorischen und motorischen Phase, beziehen: die Bestimmung der Präsentationszeit<sup>1)</sup>, die Bestimmung des Perzeptions- und des Präsentationsvorganges, der Perzeptions- und Präsentationszeit<sup>2)</sup>, die Unabhängigkeit der Reaktionszeit (der Schnelligkeit der motorischen Phase) von der Zeitdauer und Intensität der Reizung und von der Intensität der Erregung<sup>3)</sup>, die verschiedene Abhängigkeit der beiden Phasen von äußeren Faktoren<sup>4)</sup>.

Auf Grund des Gesagten ist die Aufgabe von selbst gegeben: unter Benutzung der neugewonnenen Resultate den Einfluß des Sauerstoff- und Luftdruckes auf die geotropischen Detailprozesse, die Perzeption und Reaktionsentfaltung zu untersuchen. Denn die Einwirkung eines beliebigen äußeren Faktors auf einen gewissen Vorgang, auf das Ganze des Vorganges, läßt sich nur so erkennen, wenn man die Einwirkung desselben auf jeden einzelnen der Detailprozesse besonders bestimmt.

## II. Methodisches.

Über die Ausführung der Experimente sei im allgemeinen folgendes gesagt:

1) Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XLI, 1905.

2) Fitting, a. a. O. — Vgl. Brunn, Untersuchungen über Stoßreizbarkeit. *Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, Cohn, Bd. IX, 1909; ferner Rothert, Über Heliotropismus. *Ebenda*, Bd. VII, 1894.

3) Czapek, a. a. O. — Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXXII, 1898. — Bach, Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. *Ebenda*, Bd. XLIV, 1907. — Fitting, a. a. O.

4) Czapek, a. a. O. — Bach, a. a. O., Grottian, Beiträge zur Kenntnis des Geotropismus. *Beihefte z. Bot. Centralbl.*, Bd. XXIV, I.

Ich bestimmte Reaktions- und Präsentationszeiten; die Angaben der einzelnen Experimente mußten auch unter sich schon möglichst durchschnittlich sein, da dieselben für die Vergleichung miteinander bestimmt waren. Bei solchen Versuchen ist die Ausschaltung der individuellen Abweichungen unbedingt notwendig und das beste Mittel hierzu ist die gleichzeitige Verwendung einer möglichst großen Individuenzahl bei den Experimenten. Außerdem ist es besonders bei Präsentationszeitbestimmungen wichtig, daß die gesamten Exemplare ein und desselben Versuches auf einmal, als ein ganzes und möglichst rasch zu handhaben und aus der normalen Ruhelage in die Versuchslage zu überführen seien. Sodann ist es ratsam, daß die einzelnen Exemplare auf gleicher Entwicklungsstufe befindlich seien. Allen diesen Ansprüchen zu genügen, schien mir nach längeren Versuchen die folgende Methode geeignet.

Nachdem die Mehrheit der in Sägemehl keimenden Samen eine etwa 3—4 mm lange Wurzel getrieben hatte (nach Ablauf von ca. 48 Stunden), spießte ich dieselben, als zur weiteren Behandlung geeignet, auf einen Korkpfropfen von 12 cm Durchmesser und zwar derart, daß die Medianebenen der Keimlinge und dementsprechend auch die Nutationsebenen der Wurzeln zueinander parallel waren. Mit diesem Kork verschloß ich ein Glasgefäß von entsprechender Größe, auf dessen Grunde zum Zweck der Sättigung der Luft mit Feuchtigkeit eine mit Wasser getränkte Torfplatte angebracht war. Die Keimlinge wurden natürlich so aufgespießt, daß die Keimwurzeln im Inneren des Gefäßes senkrecht abwärts gerichtet waren. In diesem feuchten Raum im Dunkeln und in der geotropischen Ruhelage wachsend erreichte die Mehrheit der Wurzeln in 24 Stunden die nötige Länge und Ausbildung. Die wenigen, zum Versuche allenfalls nicht geeigneten, verletzten oder gekrümmten Wurzeln lassen sich jetzt schnell beseitigen und der Kork ist mit den darauf befindlichen Wurzeln zusammen als ein Stück zu handhaben: er ist im Augenblick so zu stellen, daß die Wurzeln in die Expositionslage gelangen wie es bei Reaktionszeitbestimmungen nötig ist, oder auf den Klinostat zu überführen, oder unter die Glocke der Luftpumpe zu bringen usw. Selbstverständlich sorgte ich auch im weiteren Verlaufe des Versuches für die Luftsättigung mit Wasserdampf und zwar entweder ebenfalls durch feuchten Torf oder — unter der Glocke der Luftpumpe — durch eingegossenes Wasser, feuchtes Fließpapier. Daß der Feuchtigkeitsgehalt der Luft genügend war und die Wurzeln weder während der Vorbereitung,

noch während des Versuches ihre Turgeszenz verloren haben, davon überzeugte ich mich mittels der Sachsschen Methode, durch einseitiges Anfeuchten der Wurzeln<sup>1)</sup>.

Zur Luftverdünnung benützte ich die Arzbergersche Wasserstrahlluftpumpe mit Vakuummeter. Die Evakuationsglasglocke war von möglichst geringem Hohlmaße, damit die erwünschte Luftverdünnung rasch zu erlangen sei.

Bei den meisten Versuchen benützte ich 20—30 Wurzeln. Als Reaktionszeit nahm ich die Zeit, während welcher sich die absolute Mehrheit der Wurzeln schon mit freiem Auge sichtbar krümmte. Bei Präsentationszeitbestimmungen war die Aufmerksamkeit darauf gerichtet, ob die Zahl der nach Exponierung von gewünschter Zeitdauer während des Rotierens auf dem Klinostat sich krümmenden Wurzeln die absolute Mehrheit erreicht oder nicht.

Die Möglichkeit der Vergleichung der Resultate untereinander schien mir wichtiger, als die Verallgemeinerung derselben auf mehrere Arten. Deshalb benützte ich bei sämtlichen Versuchen dieselbe Pflanze, die Keimwurzeln von *Phaseolus vulgaris*. Wir haben ja so keinen Grund zu der Voraussetzung, daß wenigstens in dieser Hinsicht andere Pflanzen ein anderes Verhalten zeigen würden.

Die Temperatur betrug bei den Versuchen, bei welchen keine besondere Abweichung angeführt ist, 18—21° C.

Diejenigen Wirkungen der Luftverdünnung, welche im folgenden zur Sprache kommen, sind so zu betrachten, wie die Wirkungen der entsprechenden Partiärpressung des Sauerstoffes<sup>2)</sup>.

### III. Versuche.

1. In verdünnter Luft verlängert sich die geotropische Reaktionszeit. Dies war bereits aus den orientierenden Versuchen ersichtlich. Ich bestimmte serienweise die der verschiedenen, stärkeren und schwächeren Luftverdünnung entsprechenden Reaktionszeiten, bzw. wie sich die Reaktionszeit bei stufenweiser Verdünnung der Luft ändert.

Die Reaktionszeit wird durch verschiedene, unberechenbare oder nicht leicht zu regulierende Faktoren ziemlich stark beein-

1) Sachs, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, Bd. I., 1873, Gesamm. Abh. üb. Pflanzenphys., Bd. II, Nr. XXXI.

2) Vgl. Czapek, Biochemie der Pflanzen. Jena, 1905, Bd. II, S. 393. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1897—1904, Bd. I, S. 542 und die dort zitierten Arbeiten.

flußt<sup>1)</sup>. Die Abweichungen können auch beträchtlich sein; die Reaktionszeit besitzt keinen konstanten Wert — wenigstens bei meiner Versuchseinrichtung nicht —. Eine Vorversuchsreihe ergab für die Reaktionszeit unter normalem Luftdrucke bei 17—20° C folgende Werte: 110, 120, 105, 105, 115, 120, 110, 105, 75 Minuten. Und ähnliche Abweichungen konnte ich für die Reaktionszeiten bei Luftverdünnung erwarten und sodann auch tatsächlich beobachten. Die beobachteten Zahlen sind also auch untereinander nicht vergleichbar. Auch die normale Reaktionszeit ist nicht so beständig, daß sich die Reaktionszeiten bei Luftverdünnung mit dem für ein und allemal festgestellten Werte derselben vergleichen ließen. Ebenso nichtssagend ist auch die Differenz der verlängerten und der normalen Reaktionszeit, der absolute Wert der Reaktionsverlängerung. Dieser Umstand machte einen beständigen, vergleichenden Kontrollversuch nötig. Die zur Vergleichung dienende normale Reaktionszeitbestimmung geschah mit Material aus derselben Kultur wie bei den Versuchen, mit denselben in gleicher Zeit, unter gleichen Bedingungen und mit der gleichen Einrichtung. Damit aber die Reaktionsverlangsamungszahlen der Serie untereinander vergleichbar seien, nahm ich als Maßstab der Verlängerung nicht deren absoluten Wert oder den absoluten Wert der verlängerten Reaktionszeit, sondern das Verhältnis der in verdünnter Luft verlängerten Reaktionszeit zu der Reaktionszeit des Kontrollversuchs, resp. den Quotient der beiden, den Verlängerungsquotient, welcher also zeigt, wieviel mal länger die verlängerte Reaktionszeit ist als die normale Reaktionszeit.

Bei den Versuchen habe ich die in verdünnter und normaler Atmosphäre bestimmten Reaktionszeiten verglichen. Auf diese Art läßt sich die Fehlergrenze durch Vergleichung der unter normalem Drucke beobachteten Reaktionszeit mit der zur selben Zeit ebenfalls unter normalem Drucke beobachteten Reaktionszeit feststellen. Die aus diesen Werten berechneten Quotienten müßten im idealen Falle 1,00 ergeben und die +- und -Abweichungen von dieser Zahl ergeben die Fehlergrenze in mit den späteren Quotienten unmittelbar vergleichbarer Form. Dieselben zeigen, welche Abweichungen unter den an Material aus derselben Keimung, zur selben Zeit und unter denselben äußeren Bedingungen bestimmten Reaktionszeiten möglich sind.

---

1) Vgl. Bach, a. a. O.

Tabelle I.

Versuch I		Versuch II		Quotient der beiden Reaktionszeiten
Zahl der Keimwurzeln	Reaktionszeit	Zahl der Keimwurzeln	Reaktionszeit	
33	100 Min.	25	100 Min.	1,00
31	75 "	35	75 "	1,00
33	90 "	33	85 "	1,05
17	70 "	17	75 "	0,93

Die Fehlergrenze beträgt also in Quotienten ausgedrückt 0,08. Die bei den Versuchen beobachteten Abweichungen haben diese Grenze auch nicht überschritten.

Die sich auf die Reaktionszeit bei Luftverdünnung beziehenden Resultate der einzelnen Versuche sind in der folgenden Tabelle II zusammengefaßt.

Auf Grund der Mittelwerte der Tabelle II läßt sich die Kurve (Fig. 1) der Verlängerung der Reaktionszeitverlängerung bei vermindertem Luftdrucke konstruieren.

Sowohl aus dieser Kurve, als aus den Mittelwerten selbst ist ersichtlich, daß die Reaktionszeiten mit den entsprechenden Luftverdünnungen, beziehentlich Sauerstoffpartiärpressungen nicht einfach im umgekehrten Verhältnis stehen, sondern daß der Zusammenhang ein komplizierterer ist.

Im allgemeinen ist das wahrscheinlichste, daß die Reaktionsverlängerung eigentlich durch eine Verminderung der Atmungsintensität hervorgerufen wird. Die Veränderung der Atmungsintensität der Partiärpressung des Sauerstoffes gemäß verrät jedoch einen Zusammenhang ganz anderer Art, gibt ein anderes Grafikon als die Veränderung der geotropischen Reaktionszeit. Nach den Versuchen von Wilson, Stich, Johannsen<sup>1)</sup> genügen 4—2—1% Sauerstoff zur normalen Atmung; störend wirkt nur eine noch geringere Partiärpressung des Sauerstoffes. Wenn man dies mit dem vorigen Resultate vergleicht, wird klar, daß die geotropische Reaktionszeit der Atmungsintensität nicht einfach proportional ist.

1) Wilson, Über die Atmung der Pflanzen. Vorl. Mitteil. Flora, 1882; ferner bei Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen, Bd. I, S. 654. — Stich, Die Atmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung und bei Verletzung. Flora, Bd. 74, 1891. — Johannsen, Über den Einfluß hoher Sauerstoffspannung auf die Kohlensäureausscheidung einiger Keimpflanzen. Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen, Bd. I, 1885. — Vgl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, S. 547 und Czapek, Biochemie der Pflanzen, 1905, Bd. II, S. 393.

Tabelle II.

Versuch mit Luftverdünnung			Kontrollversuch		Quotient der Reaktions- zeitver- längerung	Mittel- wert
Atm.- Druck	Zahl der Keim- wurzeln	Reaktions- zeit	Zahl der Keim- wurzeln	Reaktions- zeit		
0,74	42	75	39	70	1,07	1,09
	20	100	17	90	1,11	
	12	105	15	95	1,10	
0,61	24	100	21	85	1,17	1,15
	20	120	19	105	1,14	
	16	110	18	95	1,15	
0,53	23	95	21	80	1,18	1,18
	24	80	20	65	1,23	
	38	75	43	65	1,15	
0,47	21	80	15	65	1,23	1,22
	29	90	23	75	1,20	
	30	80	25	65	1,23	
0,41	21	115	13	90	1,27	1,28
	21	125	22	100	1,25	
	20	125	28	95	1,32	
0,38	28	115	30	85	1,35	1,32
	20	90	16	70	1,29	
0,34	17	125	14	90	1,39	1,39
	26	100	28	70	1,42	
	29	90	22	65	1,38	
	24	95	20	70	1,36	
	20	100	17	70	1,42	
0,28	29	135	39	95	1,42	1,51
	34	130	30	85	1,52	
	20	120	20	80	1,50	
0,21	10	130	5	80	1,63	1,60
	23	110	20	70	1,57	
0,14	28	130	28	70	1,85	1,80
	37	145	31	80	1,81	
0,08	20	> 150	14	70	> 2,14	2,20 <sup>1)</sup>
	24	170	24	85	2,00	
	24	180	19	75	2,40	
	19	220	17	100	2,20	

1) Die Abweichungen der Zahlen der vier letzten Versuche voneinander überschreiten zwar die festgestellte Fehlergrenze, dies ist jedoch mit Hinsicht auf die starke Verdünnung zu gestatten. Der Mittelwert ist nur aus den drei letzten Quotienten berechnet. —

Nebenbei muß ich erwähnen, was mir bei der Beobachtung auffiel, daß, je stärker die Verdünnung der Luft ist, desto größer die individuellen Abweichungen in der Reaktionszeit der bei demselben Versuche benützten Exemplare sind.

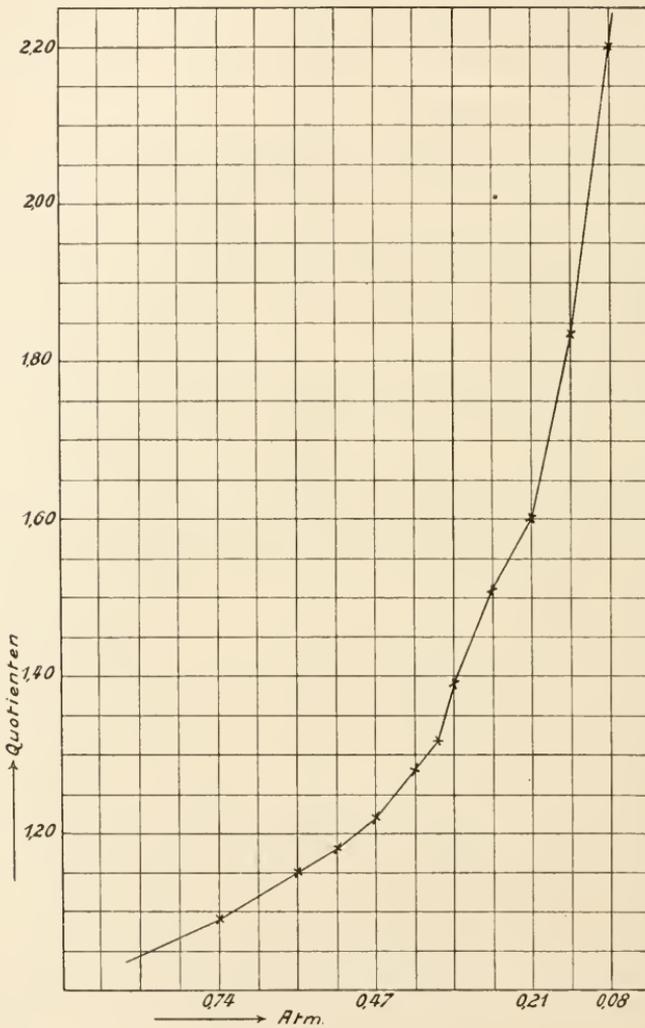


Fig. 1.

2. Derart wird die geotropische Reaktion, resp. Reaktionszeit durch die Luftverdünnung beeinflusst. Diese Reaktion ist jedoch das Ergebnis von Detailprozessen, von Phasen. Wie werden also die einzelnen Phasen durch die Luftverdünnung beeinflusst?

Ich untersuchte aus diesem Gesichtspunkte die sensorische und die motorische Phase, die duktorische jedoch nicht und zwar teils deshalb, da die Reizleitung nach Czapek<sup>1)</sup> im allgemeinen von denselben Faktoren und in derselben Weise abhängig ist, wie die Perzeption. Andernteils ist eine für unsere Zwecke geeignete Trennung der duktorischen Phase von den übrigen und eine gesonderte Untersuchung derselben auf experimentellem Wege nicht durchzuführen.

Zur Unterscheidung der sensorischen und motorischen Phase zitiere ich die Worte Fittings: „Die Erregung ist durch den Reizanlaß ausgelöste Änderung des Gleichgewichtszustandes im Plasma; die Reaktionsvorgänge umfassen alle diejenigen, durch die Erregung veranlaßten Veränderungen im Plasmakörper, die direkt auf die Hervorrufung der sichtbaren Reaktion hinarbeiten“<sup>2)</sup>.

3. Der Einfluß der Luftverdünnung auf die sensorische Phase kann in einer Beschleunigung oder Verlangsamung der Perzeption bestehen. Als Maßstab für die Beschleunigung der Perzeption unter verschiedenen Bedingungen diene die Präsentationszeit.

Es läßt sich zwar nicht sagen, daß die Präsentationszeit einen absoluten Maßstab der Perzeptionsschnelligkeit darstelle, da die Steigerung der Perzeption und der Erregung länger anhält, als die Dauer der Präsentationszeit; dieselbe kann aber einen relativen vergleichenden Maßstab bilden, da im Falle die Perzeption — aus irgendeiner beliebigen Ursache — träger ist, eine Erregung, welche eine sichtbare Reaktion hervorzurufen imstande ist, eine um ebensoviel längere Zeit benötigt, mit anderen Worten, die Perzeptionsschnelligkeit steht mit der Präsentationszeit im umgekehrten Verhältnis<sup>3)</sup>.

Eine derartige Anwendung der Präsentationszeit als Maßstab der sensorischen Phase steht nicht im Widerspruche zur Präsentationszeittheorie Fittings und auch nicht zu dem Zusammenhange, welcher nach demselben Forscher zwischen der Präsentationszeit, der Relaxationszeit und der Reaktionszeit besteht<sup>4)</sup> da die motorische Phase bei meinen Experimenten durch die Luftverdünnung nicht oder nur in sehr geringem Maße beeinflußt werden konnte (S. 18).

1) Czapek, 1898, a. a. O.

2) Fitting, a. a. O., Abschn. VIII.

3) Vgl. Jost, Vorl. über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1908, S. 522.

4) Fitting, a. a. O., Abschn. XII.

Zu bestimmen waren also die den verschiedenen Luftverdünnungen entsprechenden Reaktionszeiten.

Als Grundlage der Vergleichung bestimmte ich jedoch schon vorher die normale Präsentationszeit aus den folgenden Versuchsdaten (Tabelle III):

Tabelle III.

	Exposition in Min.	Zahl der Keimwurzeln	Beobachtung		Präsen- tationszeit in Min.
			nach Min.		
1	10	14	90	Es krümmen sich	7
			100	" " "	9
			110	" " "	11
2	8	12	60	Es krümmen sich	3
			80	" " "	7
3	7	14	90	Es krümmen sich	7
			100	" " "	8
			125	Rektipetalität	
4	7	18	120	Es krümmen sich	12
5	5	13	75	Es krümmen sich	3
			105	Rektipetalität	
6	5	19	100	Es krümmen sich	9
			115	" " "	10
			150	Rektipetalität	
7	5	9	100	Es krümmen sich	3
			120	" " "	4
			140	Rektipetalität	
8	5	9	95	Es krümmen sich	3
			105	" " "	4
			—	Rektipetalität	
9	6	19	110	Es krümmen sich	7
			120	" " "	10
10	6	19	110	Es krümmen sich	9
			125	" " "	10
			150	Rektipetalität	
11	6	21	120	Es krümmen sich	10
			160	Rektipetalität	
12	6	8	100	Es krümmen sich	4
			120	" " "	4
			—	Rektipetalität	
13	6	16	105	Es krümmen sich	6
			115	" " "	9
			140	Rektipetalität	

## **Druckfehlerberichtigung.**

---

Seite 12 Zeile 2:

Präsentationszeiten statt Reaktionszeiten.

Bei der Feststellung der Präsentationszeit bei Luftverdünnung wurden die Keimwurzeln, nachdem dieselben eine gewisse Zeitlang in Luft von gewisser Verdünnung in horizontaler Lage gehalten waren, auf den Klinostat überführt. Ich bestimmte — mit Ausnahme einiger zuerst ausgeführter Versuche — zugleich auch den Einfluß der Verlängerung der Präsentationszeit in verdünnter Luft auf die Reaktionszeit der bei normalem Luftdrucke eintretenden Krümmung, mit anderen Worten, welche Reaktionszeiten lassen sich bei Gelegenheit der Präsentationszeitbestimmungen beobachten? Deshalb führte ich auch in dieser Versuchsreihe beständig ver-

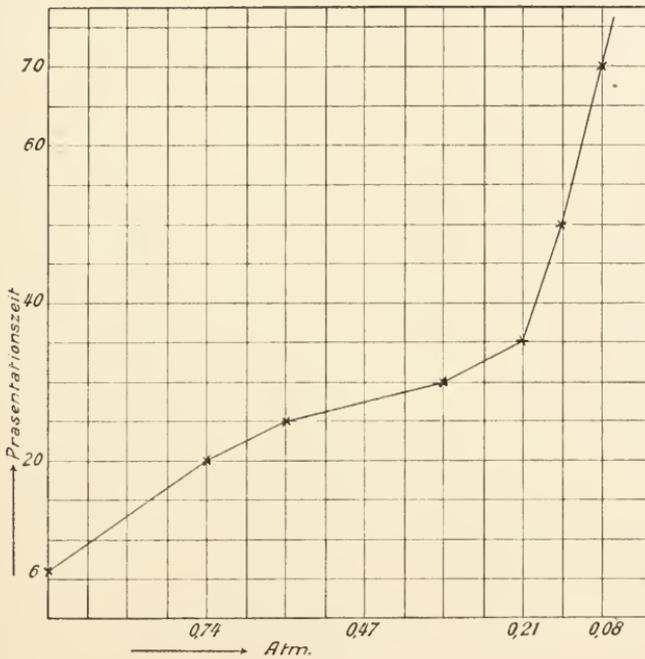


Fig. 2.

gleichende Reaktionszeitbestimmungen aus. Bei den Parallelversuchen verblieben die Wurzeln über die Präsentationszeit hinaus, bis zum Ende horizontal, in der Expositions-lage, da dies bekanntlich auf die Reaktionszeit keinen Einfluß hat. Die Verlängerung der Reaktionszeit bei den in verdünnter Luft exponierten Exemplaren im Vergleich zu derjenigen der Parallelversuche ist in Kolonne III der Tabelle IV angeführt. Was sich aus den hier beobachteten Reaktionszeiten entziffern läßt, darauf komme ich später zurück.

Die Resultate der Versuche sind in Tabelle IV zusammengefaßt.

Auf Grund dieser Resultate läßt sich die Kurve der Präsentationszeit konstruieren (Fig. 2).

Tabelle IV.

Atm.- Druck	Versuch mit Luftverdünnung				Kontrollversuch		Verlängerung der Reaktionszeit	Präsentationszeit in Min.
	Zahl der Keimwurzeln	Exposition in Min.	Es krümmen sich:	Reaktionszeit in Min.	Zahl der Keimwurzeln	Reaktionszeit in Min.		
0,74	29	10	9	— <sup>1)</sup>	—	—	—	20
	33	20	13	— <sup>1)</sup>	28	75	—	
	17	23	9	105	17	90	15	
	22	15	8	— <sup>1)</sup>	18	120	—	
	23	20	11	— <sup>1)</sup>	17	105	—	
	12	20	7	130	11	110	20	
0,61	28	15	4	— <sup>1)</sup>	—	—	—	25
	43	20	16	— <sup>1)</sup>	42	90	—	
	29	20	11	— <sup>1)</sup>	25	130	—	
	22	15	7	— <sup>1)</sup>	14	100	—	
	30	25	16	155	36	140	15 <sup>2)</sup>	
	30	27	16	110	23	100	10	
	24	25	13	115	24	105	10 <sup>3)</sup>	
	16	25	9	95	13	85	10	
0,34	25	30	13	150	—	—	—	30
	38	25	8	— <sup>1)</sup>	—	—	—	
	20	30	10	135	18	110	25	
	32	35	17	130	34	110	20	
	14	30	8	95	14	75	20	
	17	30	9	130	18	120	10	
	18	30	10	105	23	90	15	
0,21	34	35	17	135	—	—	—	35
	26	40	14	110	23	95	15	
	40	40	22	90	27	65	25	
	24	35	13	135	17	115	20	
	22	35	11	110	24	90	20	
0,14	17	45	5	— <sup>1)</sup>	16	65	—	50
	27	45	10	— <sup>1)</sup>	21	90	—	
	22	50	12	150	18	120	30	
	22	50	11	120	21	90	30	
0,08	14	60	4	— <sup>1)</sup>	13	75	—	70
	21	70	11	125	15	85	40	
	18	70	10	135	27	95	40	

1) Die Exposition war zu kurz. 2) 17° C. 3) 16° C.

Die Präsentationszeit verlängert sich also in verdünnter Luft, bzw. die Perzeption wird träger und zwar auch schon bei schwacher Verdünnung (bei einem Drucke von 0,74 Atm.) ziemlich beträchtlich; die weitere, gesteigerte Verdünnung hat verhältnismäßig keine so starke Wirkung mehr bis etwa zu einem Drucke von 0,21 Atm.; sehr rasch sinkt aber die Sensibilität bei noch geringerem Drucke. Ersichtlich läßt sich — wie bei der Reaktionszeit — auch die Veränderung der Präsentationszeit nicht durch irgendeinen einfachen Zusammenhang definieren und auch die Schnelligkeit der Perzeption ist der Atmungsintensität nicht proportional. (Nach Czapek ist die von ihm sogenannte Impressibilität von der Temperatur in demselben Maße abhängig, wie die Atmung<sup>1)</sup>.)

Bei den Versuchen zur Bestimmung der Präsentationszeit beobachtete ich auch die Reaktionszeit; und aus diesen Angaben ist folgendes von allgemeinerer Gültigkeit bezüglich des Verhältnisses der sensorischen zur motorischen Phase zu ersehen.

Die Reaktionszeit verlängert sich nicht nur bei ständigem Aufenthalt der Keimwurzeln in verdünnter Luft, sondern — obwohl in geringerem Maße — auch dann, wenn sich die Keimwurzeln nur während der Präsentationszeit in verdünnter Luft und sodann bis zum Eintritt der Krümmung auf dem Klimostat in normaler Atmosphäre befinden. Diese Verlängerung der Reaktionszeit beobachtete ich bei der Bestimmung der Präsentationszeit in der bereits erwähnten Weise durch Parallelversuche; die diesbezüglichen Daten sind in Kolonne III der Tabelle IV angegeben.

Wenn die Sache so stände, daß die Reizung von Präsentationszeitdauer dazu nötig wäre, um die motorische Phase, die die Krümmung hervorrufenden Vorgänge einzuleiten: so müßte sich die Reaktion in diesen Fällen umsoviel verspäten, als die Dauer der verlängerten Präsentationszeit ausmacht. Aus den Daten läßt sich jedoch ersehen, daß die Verspätung bedeutend geringer ist. Z. B. bei einem Druck von 0,34 Atm. (bei diesen machte ich die meisten solcher Bestimmungen) beträgt die Präsentationszeit 30 Minuten, die in Rede stehende Reaktionsverspätung hingegen 15, 10, 20, 10, 15 Minuten.

Daß die Verlängerung der Reaktionszeit in diesen Fällen geringer ist, als die Präsentationszeit, das kann — da die motorische Phase die gleiche ist, wie unter normalen Umständen und durch

---

1) Czapek, a. a. O., 1898.

die Luftverdünnung nicht beeinflußt wird — keine andere Erklärung haben, als daß die motorische Phase noch vor Ablauf der Präsentationszeit beginnt. Sie beginnt, bevor die Erregung noch den zum Hervorrufen der Krümmung nötigen Grad erreicht hätte, aber natürlich, hält sie nicht bis zum Zustandekommen der Reaktion an, sondern erlischt vorher, falls der Reiz nicht von Präsentationszeitdauer war; dies folgt bereits aus der Definition der Präsentationszeit. Auf diese Weise schiebt sich also die motorische Phase in die sensorische hinein.

So muß es auch dann sein, wenn die Präsentationszeit nicht durch Luftverdünnung verlängert wird, also auch unter normalen Bedingungen, nur bleibt dann dieses Verhältnis verborgen. Die Erkennung desselben wird eben dadurch möglich, daß bei verlängerter Präsentationszeit die Reaktion im übrigen einen ganz normalen Verlauf nimmt. Übrigens ist es ganz nebensächlich, durch was diese Verlängerung der Präsentationszeit bewirkt wird, ob durch Luftverdünnung oder andere Faktoren. Und tatsächlich: dieselbe Beobachtung machte auch Fitting bei der Untersuchung des Einflusses der intermittierenden Reizung auf die Präsentationszeit. (Seine „Präsentationszeit bei intermittierender Reizung“ entspricht der Präsentationszeitverlängerung in unserem Falle<sup>1</sup>.)

Ebenso läßt sich die Ineinanderschiebung der Phasen auch aus den Versuchsangaben Bachs ersehen, in welchen dieser Forscher die (verlängerten) Präsentationszeiten bestimmte, welche geringeren Zentrifugalkräften als 1 g entsprechen<sup>2</sup>).

Daß also die Reizung zur Einleitung der motorischen Phase nicht notwendig von Präsentationszeitdauer sein muß, läßt sich sowohl mit Luftverdünnung, als auch mit Klinostat- und Zentrifugalversuchen nachweisen.

4. Nachdem der Einfluß der Luftverdünnung auf die Reaktionszeit und Präsentationszeit, also auf die sensorische Phase festgestellt ist, ergibt sich jetzt die Frage, welchen Einfluß kann die Luftverdünnung auf die Reaktionsfähigkeit haben, auf die Vorgänge, welche, durch die Erregung eingeleitet, die sichtbare Reaktion hervorrufen, mit einem Worte, auf die motorische Phase<sup>3</sup>).

---

1) Fitting, a. a. O., Absehn. XI.

2) Bach, a. a. O., Die diesbezüglichen Versuchsdaten siehe S. 29, 31, 32 des Separatabdruckes.

3) Vgl. Pfeffer, a. a. O., Bd. II, S. 623.

Oben habe ich die Zahlen mitgeteilt, welche sich darauf beziehen, in welchem Maße sich die Präsentationszeit bei Luftverdünnung verlängert und um wieviel die Reaktionszeit länger wird, als unter normalen Bedingungen. Werden daraus die sich auf denselben Atmosphärendruck beziehenden Werte ausgesucht und verglichen, z. B.: unter einem Druck von 0,21 Atm. verlängert sich:

1. Die Reaktionszeit um 50—70 Minuten,
2. Die Präsentationszeit um 35 Minuten;

so geht deutlich hervor, daß sich die Reaktion (bei beständigem Aufenthalt in verdünnter Luft!) stets mehr verlängert, als die Präsentationszeit. Die Ursache der Reaktionsverspätung kann demnach nicht die Verlängerung der sensorischen Phase allein sein; auch die motorische Phase muß sich sehr verlangsamen.

Ebenfalls aus den bisherigen Versuchen läßt sich dies auch noch auf eine andere Weise herauslesen. Nach den im vorhergehenden Kapitel Gesagten beginnt die motorische Phase nicht erst nach Ablauf der Präsentationszeit, sondern bereits vorher, kurz nach Beginn der Reizung. Daraus folgt aber, daß, wenn bei der Luftverdünnung die motorischen Vorgänge sich nicht verlangsamen würden, die Verlängerung der Präsentationszeit allein keine so starke Verspätung der Reaktion bewirken könnte. Die Reaktion verspätet sich jedoch bei Luftverdünnung; infolgedessen muß sich auch die motorische Phase verlängern. Die Verlängerung der motorischen Phase ist natürlich etwas geringer, als die Reaktionsverspätung.

Diese auf zweierlei Weise abgeleitete theoretische Voraussetzung muß sich auch durch Experimente bestätigen lassen. Hierzu genügen bereits einige, selbstverständlich ebenfalls nach der vergleichenden Methode ausgeführten Versuche. Und zwar um auf die Beeinflussung der motorischen Phase schließen zu können, ist es notwendig, daß die Exponierung bei jedem der beiden parallelen Versuche unter denselben Bedingungen geschehe, ob in normaler Atmosphäre, oder in solcher von geringem Drucke; die motorische Phase hingegen muß bei dem einen in verdünnter, bei dem anderen in normaler Atmosphäre eintreten. So läßt sich erreichen, daß verschiedene Außenverhältnisse nur auf die motorische Phase fallen, die Reaktionsabweichungen also — denn wir bestimmen ja unmittelbar die Reaktionszeit — den Abweichungen der motorischen Phase zuzuschreiben sein können.

Zwei Methoden sind für diesen Zweck geeignet. Die eine Methode: Nach Exponierung unter normalen Verhältnissen gelangt

der eine Teil des Versuchsmaterials in verdünnte Luft, der andere verbleibt auch weiter in gewöhnlicher Luft. Tabelle V.

Tabelle V.

Versuch mit Luftverdünnung				Kontrollversuch unter normal. Drucke		Verlängerung der motor. Phase in Min.
Zahl der Keimwurzeln	Unter normal. Drucke während . . . Min.	Sodann unter . . . Atm. Druck	Reaktionszeit	Zahl der Keimwurzeln	Reaktionszeit	
19	13	<b>0,34</b>	95	21	80	<b>15</b>
17	15	<b>0,28</b>	110	15	75	<b>35</b>
39	15	<b>0,28</b>	80	18	60	<b>20</b>
22	14	<b>0,21</b>	85	19	60	<b>25</b> 23° C
20	14	<b>0,14</b>	130	20	85	<b>45</b>

Die andere Methode: der eine Teil des Vergleichungsmaterials gelangt nach Exponierung von entsprechender Präsentationszeitdauer bei verdünnter Luft auf den Klinostat; der andere Teil verbleibt beständig in ebenso verdünnter Luft in horizontaler Lage. Neben diesen führte ich noch einen dritten parallelen Vergleichungsversuch aus, indem ich die normale Reaktionszeit — bei beständig horizontaler Lage — bestimmte. Die Resultate der Versuche s. Tabelle VI.

Tabelle VI.

Versuch				Kontrollversuch I			Kontrollversuch II		Verlängerung der motor. Phase	
Exposition		Zahl der Keimwurzeln	Reaktionszeit	Bei Luftverdünnung während des ganzen Versuches			Unter norm. Drucke während des ganz. Versuches			
Zeitdauer in Min.	Atm. Druck			Atm. Druck	Zahl der Keimwurz.	Reaktions- zeit	Zahl der Keimwurz.	Reaktions- zeit		
23	<b>0,74</b>	Sodann unter normalen Drucke auf dem Klinostat	14	105	0,74	12	105	15	95	<b>0</b> 23° C
25	<b>0,47</b>		15	105	0,47	11	115	11	95	<b>10</b> 23° C
30	<b>0,34</b>		19	75	0,34	13	90	8	65	<b>15</b>

Hieraus ist ersichtlich, daß eine schwächere Luftverdünnung keinen Einfluß auf die motorische Phase ausübt, eine stärkere jedoch dieselbe verlangsamt.

Die Verlängerung der Reaktionszeit ist als Gesamtergebnis der Verlängerung der sensorischen und der motorischen Phase und der Ineinanderschiebung der Phasen zu betrachten.

Die motorische Phase wird größtenteils — vielleicht sogar ausschließlich — jedenfalls durch Wachstumserscheinungen gebildet. Es ist daher naheliegend, zwischen dem Einflusse der Luftverdünnung auf das Wachstum und auf die motorische Phase einen Zusammenhang zu suchen. Die bisherigen Untersuchungen<sup>1)</sup> jedoch, welche sich mit dem Einflusse der Luftverdünnung auf das Wachstum befassen, ergaben kein solches Resultat, welches auch im gegenwärtigen Falle, nämlich auch für Keimwurzeln unbedingt gültig wäre. Es läßt sich also nicht sagen, ob ein enger Zusammenhang zwischen dem Einflusse der Luftverdünnung auf das Wachstum und auf die motorische Phase besteht oder nicht.

In bezug auf das in einem vorhergehenden Teile über die Präsentationszeiten bei Luftverdünnung Festgestellte muß ich noch eine einschränkende Bemerkung machen. In jenen Versuchen gelangten die Keimwurzeln nämlich nach Exponierung in verdünnter Luft auf den Klinostat; die Luftverdünnung übte daher — nach Ablauf der Präsentationszeit — keinen Einfluß mehr auf dieselben aus. Wenn jedoch die Luftverdünnung auch über die Exponierung von Präsentationszeitdauer hinaus anhält — wie dies bei den Versuchen zur Bestimmung der Reaktionszeit der Fall war — so muß nach dem vorher Gesagten auch die motorische Phase sich verlangsamen, was die Verlängerung der Reaktionszeit nach sich zieht. Aus der Präsentationszeittheorie Fittings jedoch, aus dem Zusammenhange, welcher nach ihm zwischen der Präsentationszeit, Reaktionszeit und Relaxationszeit besteht, folgt, daß wenn sich die Reaktionszeit verlängert, auch die Präsentationszeit oder das Relaxationsverhältnis (oder beide) eine Änderung erleiden muß, da sonst, anstatt daß die Reaktion später eintreten würde, dieselbe überhaupt nicht eintritt. Welche der beiden Änderungen in der Wirklichkeit tatsächlich eintritt, ist unbekannt; theoretisch jedoch sind beide möglich. Aus unserem Gesichtspunkte aber ist die erste Möglichkeit beachtenswert, nach welcher in dem Falle, wenn die Luftverdünnung auch nach Ablauf der Präsentationszeit noch lange einwirkt, die Präsentationszeit eine andere sein kann, als die, welche ich bei meinen Versuchen beobachtete.

---

1) Wieler, a. a. O. — Jaccard, *Revue générale de botanique*, Tom. V, 1893. — Schaible, *Beitr. z. wiss. Bot.*, Bd. IV, 1901. — Pfeffer, a. a. O., Bd. II, S. 132. — Ferner: Bert, *Compt. rend.* 1873, Tom. 76, p. 1493 — Boehm, *Sitzungsber. Akad. Wien*, Bd. LXVIII, 1873, S. 132—141.

#### IV. Resultate.

Die Resultate meiner Untersuchungen lassen sich demnach im folgenden zusammenfassen:

1. In verdünnter Luft verlängert sich die geotropische Reaktionszeit. Der Zusammenhang der Druckverminderung und der Reaktionszeitverlängerung ist in dem I. Graphikon dargestellt.

2. Diese Wirkung steht weder mit der Druckverminderung, noch mit der Atmungsintensität in einfach proportionalem Zusammenhange.

3. Die sensorische Phase (der Maßstab der Schnelligkeit derselben ist die Präsentationszeit) verlangsamt sich bei Luftverdünnung. Der Zusammenhang der Druckverminderung und der Präsentationszeitverlängerung ist in dem II. Graphikon dargestellt.

4. Auch diese Wirkung steht weder mit der Druckverminderung, noch mit der Atmungsintensität in einfach proportionalem Zusammenhange.

5. Auch die Verlangsamung der sensorischen Phase allein bedingt eine gewisse Verlängerung der Reaktionszeit. Aus den diesbezüglichen Zahlen ist zu ersehen, daß die motorische Phase nicht erst bei Ablauf der Präsentationszeit eintritt, sondern bedeutend früher. (Ineinanderschiebung der Phasen.)

6. Eine stärkere Luftverdünnung verlängert die motorische Phase.

7. Die Verlängerung der Reaktionszeit ist als Gesamtergebnis der Verlängerung der sensorischen und der motorischen Phase und der Ineinanderschiebung der Phasen zu betrachten.

8. Es ist theoretisch möglich, daß in dem Falle, wenn die Luftverdünnung auch während der Dauer der motorischen Phase einwirkt, die Präsentationszeit eine andere sein kann, als die, welche ich bei meinen Versuchen beobachtete.

Budapest, Botanisches Institut der Universität, im März 1911.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [50](#)

Autor(en)/Author(s): Paal Arpad

Artikel/Article: [Analyse des geotropischen Reizvorgangs mittels Luftverdünnung. 1-20](#)