

## Reizbewegungen an Gentianaceen-Blüten.

Von **Friedl Weber** (Graz).

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz.)

Vom Frühling bis zum Herbst 1923 habe ich in Steiermark und auch in Salzburg Beobachtungen und Versuche über Reizbewegungen der Blumenkrone von Gentianaceen-Blüten angestellt, teils an den natürlichen Standorten der Pflanzen, teils im pflanzenphysiologischen Institute mit Exemplaren, die von Exkursionen frisch mitgebracht worden waren. In einer kurzen Mitteilung (1923) wurde auf diese Reizerscheinungen der Enzianblüten, soweit sie mir damals von den Frühlingsbeobachtungen her bekannt waren, bereits aufmerksam gemacht; nunmehr sei ein etwas ausführlicherer Bericht über die bis zum Herbst fortgeführten Studien erstattet; auch dieser Bericht ist in jeder Hinsicht nur ein vorläufiger. Von einer reizphysiologisch kausalen Analyse sowie von biologisch finalem Verständnis dieser Erscheinungen ist man heute noch sehr weit entfernt; ich beabsichtige selbst, in der nächsten Vegetationsperiode die Beobachtungen wieder aufzunehmen, aber es wird wohl überhaupt nur derjenige alle sich aufdrängenden Fragen der Lösung zuführen können, dem es vergönnt ist, von einer alpinen Versuchsstation aus regelmäßig und leicht am natürlichen Standorte das Leben und Verhalten der Alpenenziane zu studieren.

Wie so vielen Reizbewegungen der Pflanzen ist auch denen der Blüten der Gentianaceen recht viel Launenhaftes eigen, d. h. wir kennen die Bedingungen, die Stimmungen der Pflanzen noch viel zu wenig, unter denen die Reizreaktionen am besten ablaufen. Jahreszeit, Tageszeit, Alter der Blüten, Temperatur, vielleicht auch andere klimatische und Standortverhältnisse, individuelle Verschiedenheiten in der Reizbarkeit der einzelnen Pflanzen sind hier ganz besonders von ausschlaggebender, aber noch keineswegs klar erkannter Bedeutung. Dies bringt es mit sich, daß es nicht immer gelingt, die Reizbewegungen an den Enzianblüten in erwünschter, erwarteter und versprochener Weise auszulösen. Ursachen für zeitweiliges Ausbleiben der Bewegungen sind oft nicht aufzufinden gewesen; ich glaube daher, eine Nachprüfung meiner Befunde am besten zu ermöglichen, wenn die Beobachtungen unter Anführung der Begleitumstände im einzelnen in der Reihenfolge, wie sie sich mir darboten, also nicht systematisch geordnet, geschildert werden. Wiederholungen lassen sich dabei nicht vermeiden, doch läßt sich vielleicht gerade auf diese Weise überzeugend zur Darstellung bringen, daß die auffallenden Bewegungsreaktionen der *Gentiana*-Blüten keineswegs nur an einzelnen besonders empfindlichen Exemplaren zur

Beobachtung kommen; man könnte dies ja — da sie solange unserer Kenntnis entgingen — gewiß leicht vermuten.

### Einzelbeobachtungsreihen.

#### I.

Datum: 22. April 1923. Erster warmer, sonniger Frühlingstag.  
Standort: Buch am Schöckel bei Graz, 700 m.

#### *Gentiana verna* L.

Der Anblick der zahllosen Blüten des Frühlingsenzians erinnert mich daran, daß ich vor Jahren — angeregt durch die Arbeit von Seeger (1912) über die thigmonastische Reizbarkeit der Blumenkrone von *Gentiana prostrata* — vergeblich versucht hatte, durch Berührung eine Schließbewegung der Blüte von *Gentiana verna* auszulösen. Ich erinnere mich auch daran, daß nach Goebel (1920) die Blüten von *Gentiana utriculosa* auf Stoßreize hin sich innerhalb weniger Minuten schließen. Ich versuche nun, ob dies nicht auch bei *Gentiana verna* zu erreichen ist. Ich streiche über eine in dichter Gruppe nebeneinander stehende Anzahl offener Enzianblüten, rasch mit der Hand hin und her fahrend und so immer die Blüten stoßend und an sie streifend, ungefähr eine Viertelminute lang; nach einer weiteren Viertelminute bemerke ich eine rasch fortschreitende Schließbewegung der Blumenkrone bei allen so gereizten Exemplaren; nach zwei Minuten führt die Bewegung zu vollem Blütenverschluß, zur Rückkehr in die gedrehte Knospenlage. Die nicht gestoßenen Blüten im Umkreise behalten alle die tellerförmig ausgebreitete Lage ihrer Petalenzipfel bei. Wiederholungen der Versuche mit Blüten an benachbarten Stellen ergeben ähnliche Resultate, nur meist etwas langsamere Schließbewegung (2—10 Minuten).

In welcher Weise im allgemeinen die Schließbewegung durch Aufrichten der Petalenzipfel und spirilige Drehung ihrer Kanten, das „Zudrehen“ der Blüte, erfolgt, hat schon Müller (1881, S. 340) durch eine Abbildung (Fig. 131) erläutert. Bei der Reaktion auf Stoßreize kommt es allerdings nicht immer zur Einnahme dieser typischen rechts gedrehten Knospenlage. Nicht selten, besonders bei schlecht reagierenden Blüten, stellt sich als Reaktion nur die Aufstellung der Zipfel ein, nicht aber die Drehung. In meiner kurzen Mitteilung (1923) gibt Fig. 2 ein anschauliches Bild von den verschiedenen Modi des Blütenverschlusses nach Stoßreizung; die ganz rechts stehende Blüte hat die typisch gedrehte Knospenlage (annähernd) eingenommen, die ganz links stehende bietet ein wesentlich anderes Bild: die Blumenzipfel haben sich im basalen Teil gehoben und aufgestellt (aber nicht oder nur unvollkommen

gedreht), im oberen Drittel jedoch sind sie zum Teil noch in der horizontal flach auseinander gebreiteten Lage geblieben. Die beiden mittleren Blüten (auf der genannten Abbildung) stellen Übergänge zwischen diesen beiden Verschlussstellungen dar <sup>1)</sup>.

Ich hebe größere Rasenstücke mit vielen Enzianblüten aus und bringe sie in einer verschlossenen, großen Aluminiumdose — so verwahrt, daß sie weder gedrückt werden, noch sich gegenseitig aneinander reiben — in die Stadt. Beim Öffnen der Büchse um 16<sup>h</sup> waren sämtliche Blüten geöffnet. Erschütterungen, wie sie mehrstündiges Tragen im Rucksack sowie Fahren auf der Bahn mit sich bringt, veranlassen also keine Schließbewegung. Es wäre allerdings auch möglich, daß hier ein analoger Fall vorliegt, wie bei *Mimosa*, wo unter den Erschütterungen längerer Wagenfahrten die zunächst in Reizstellung übergegangenen Blätter — wie man annahm, unter Verlust ihrer seimonastischen Reizbarkeit — in ihre Ausgangslage zurückkehren (vgl. Linsbauer, 1923). Ich habe aber niemals beobachtet, daß Enzianblüten, die in geöffnetem Zustande in die Büchse gebracht werden, infolge des Transportes nach kürzerer oder längerer Zeit sich zuerst schließen und dann erst sekundär wieder sich öffnen würden; dagegen fand ich stets geschlossen eingestellte Blüten schon nach etwa einer Stunde des Tragens in der Schachtel geöffnet.

An den frisch am Nachmittag eingebrachten Blüten beobachtete ich noch folgendes: Nach Abheben des Deckels von der Schachtel wird diese mit den Pflanzen offen auf eine Veranda gestellt; wie ich nach etwa 10 Minuten wieder hinsehe, finde ich sämtliche vorhin geöffneten Blüten geschlossen; nach neuerlichem Bedecken mit dem Deckel sind sie alle nach einer Viertelstunde wieder offen und dies kann bis zum Abend noch zweimal wiederholt werden. Da — zunächst wenigstens — die Temperatur auf der Veranda keineswegs niedrig war, dachte ich nicht daran, daß Temperaturschwankungen diese wiederholten Bewegungen ausgelöst haben könnten. Nachdem ich mich aber später oft von der großen Temperaturempfindlichkeit der *Gentiana verna*-Blüten überzeugt habe, halte ich dies jetzt wohl für möglich. Damals vermutete ich eher, es könnten Feuchtigkeitsänderungen oder solche im  $CO_2$ -Gehalt der Luft eine Rolle gespielt haben. Versuche am nächsten Tage galten der Prüfung dieser letzteren Möglichkeiten. Experimente mit eingetopften blühenden *Gentiana*-Pflanzen unter Glasglocken im

<sup>1)</sup> Die Beschreibung zu der hier erwähnten Figur in der „Umschau“ entspricht nicht derjenigen meines Manuskriptes; sie wurde erst nach der Korrektur an Stelle der von mir angegebenen eingesetzt; sie könnte insofern irreführen, als nach „einem“, d. h. einem einzigen Stoß, niemals ein Blütenverschluß eintritt. Es ist dazu immer eine Anzahl von Stößen erforderlich.

feuchten Raum, im Licht und Dunkeln mit und ohne  $CO_2$ -Anreicherung der Atmosphäre, ergaben keinerlei Anhaltspunkte dafür, daß irgendeiner dieser Faktoren einen Einfluß auf die Blütenbewegung des Frühlingsenzians ausübt.

Ich fand nunmehr in dem zitierten Buche, daß Goebel auch für *Gentiana verna* Stoßreizbarkeit bereits nachgewiesen hatte. Er schreibt darüber (S. 373) folgendes: „Offenbar ist die „Reizbarkeit“ der Blumenkronen bei *Gentiana*-Arten weiter verbreitet. Wenigstens fand ich, daß bei *G. verna* jüngere Blüten infolge von Schütteln oder wiederholten Stößen gleichfalls (wenngleich nicht immer vollständige) Schließbewegungen ausführten. Nur ging die Bewegung wesentlich langsamer vor sich. In einem Falle, an einem kühlen Frühlingstage, dauerte es über eine Viertelstunde, bis an den jüngsten von drei Blüten der Verschluß eingetreten war, bei den zwei anderen hatten sich nur einzelne Blumenblätter erhoben.“ Die von mir beobachteten *G. verna*-Blüten hatten also ganz wesentlich raschere Bewegungen ausgeführt und es schien mir daher wert, die Erscheinung weiter zu verfolgen; auch wollte ich die Verbreitung der „Stoßreizbarkeit“ bei den Enzian-Arten feststellen, um so die geeignetste Spezies für eingehendere reizphysiologische Studien ausfindig zu machen.

## II.

Datum: 1. Mai 1923. Am Morgen kühl, später in der Sonne warm.

Standort: Pleschkogel bei Rein, nördlich von Graz; 1060 m.

### *Gentiana verna* L.

Die Stoßreizung erfolgt wie bei I durch wiederholtes Überstreifen mit der Hand, 10—20 Sekunden lang. Bei den am besten reagierenden Blüten ist 30 Sekunden nach Beginn der Reizung das Einsetzen der Schließbewegung bemerkbar; sie schreitet so rasch fort, daß sie leicht mit freiem Auge zu sehen ist und nach weiteren 30 Sekunden zum völligen Blütenverschluß führt. Solche auf Stoßreizung hin geschlossene Blüten zeigen — weiterhin in Ruhe an ihrem Standorte belassen — meist nicht vor einer halben Stunde den Anfang des Wiedereröffnens, das dann in einer Viertelstunde beendet ist. Nur in seltenen Fällen geht das Wiedereröffnen früher und rascher (in 20 bis 30 Minuten) vor sich.

Was die Schließungsreaktion betrifft, so verläuft sie bei anderen Exemplaren an diesem Tage wesentlich langsamer (1—8 Minuten), bei manchen heben sich auch nur 1—3 Petalenhauptzipfel. Letztere Erscheinung kommt immer wieder zur Beobachtung, u. zw. gar nicht selten. Es fragt sich, ob in diesen Fällen die nicht reagierenden Zipfel

nicht entsprechend von der Reizung getroffen wurden, oder ob sie an Empfindlichkeit, bzw. Reaktionsvermögen, den anderen nachstehen; das erstere ist nicht wahrscheinlich, denn solche reaktionslos gebliebene Blumenblattzipfel lassen sich gewöhnlich auch bei nachträglich besonders intensiver Reizung nicht zur Reaktion bewegen; heben sich bei der ersten Reizung nur bestimmte Zipfel, wartet man dann solange, bis diese Zipfel wieder die horizontale Lage eingenommen haben und reizt nun zum zweiten Male, so sind es nun wieder dieselben Zipfel, welche neuerlich die Reizstellung einnehmen, und die gleichen anderen, welche sich reaktionslos verhalten.

Auch am natürlichen Standorte ruft Verdunkelung durch Überdecken mit dem Deckel der Aluminiumbüchse (in der Dauer von 40 Minuten) keinerlei Schließbewegung hervor.

Bei offenem Tragen abgepflückter Blüten in der Hand wird in den ersten 20 Minuten keinerlei Veränderung im Geöffnetsein beobachtet; bei längerem Tragen hebt sich bei einzelnen Exemplaren ein oder der andere Zipfel, u. zw. sind es diejenigen, welche von einseitig anprallenden Windstößen wiederholt leicht gebogen werden.

### *Gentiana Kochiana* Perr. et Song.

An den an den sonnseitigen Hängen ebenfalls schon in zahlreichen vollerblühten Exemplaren angetroffenen Pflanzen werden Stoßreizversuche in gleicher Weise ausgeführt; nur ganz wenige Blüten reagieren darauf überhaupt merklich, auch diese nur bei mindestens zwei Minuten langer Dauerreizung und nachdem von der Beendigung der Dauerreizungen an noch weitere 5—15 Minuten verstrichen sind; die Schließbewegung wird übrigens hier niemals ganz zu Ende geführt. Die Stoßreizreaktion der Blüten von *G. Kochiana* ist also in jeder Hinsicht viel weniger intensiv als die von *G. verna*. (Siehe ferner unter XI.)

### III.

Datum: 6. Mai 1923. Sonniges, warmes Wetter.

Standort: Geierkogel (obere Rannachwiese), nördlich von Graz; 1000' m.

### *Gentiana verna* L.

Der rascheste Blütenverschluß nach Stoßreizung wird an diesem Vormittage nach zwei Minuten erreicht, in der Mehrzahl der Fälle sind dazu etwa drei Minuten erforderlich. Lange wird vergeblich nach Insektenbesuch der Enzianblüten Ausschau gehalten; nur einmal wird an einer Blüte eine Hummel beobachtet, die sich 40 Sekunden lang an ihr zu schaffen machte und dabei auch einzelne Kronenzipfel

umbog; nach diesem Insektenbesuche hebt sich ein einziger dieser Zipfel, aber auch der nur in kaum merklichem Grade. Es sei gleich hier erwähnt, daß ich auch in der Folgezeit nur relativ selten an den Gentianaceenblüten Insektenbesuch gesehen habe. Irgendwelche durch Insekten, Hummeln oder Falter ausgelöste Reizbewegungen, wenn auch nur ganz geringfügiger Art, konnte ich später überhaupt nie mehr feststellen; wiederholt habe ich auch Ameisen auf Enzianblüten abgesetzt, ohne jemals die Auslösung einer Reizbewegung durch sie zu bemerken.

## IV.

Datum: 10. Mai 1923.

Standort: Einöd, östlich von Graz; 400 m.

*Gentiana verna* L.

Auch ältere Blüten reagieren auf Stoßreize noch gut, Schließungszeit 2—3 Minuten; doch sieht man im allgemeinen, daß junge Blüten prompter reagieren als alte. An mitgenommenen Exemplaren werden nachmittags folgende Versuche gemacht: Die Reizreaktion nach Stoßen kann dreimal hintereinander an ein und derselben Blüte in ca. 40 Minuten Intervallen mit dem gleichen Erfolge völligen Blütenverschlusses ausgelöst werden.

Starker, kalter Wasserstrahl der Wasserleitung bewirkt in einer Minute aktiven Rückgang in die Knospelage (Luft 22° C, Wasser 12° C).

Auch ruhiges Eintauchen für ca. zwei Minuten in 12° C Wasser veranlaßt völliges Schließen.

## V.

Datum: 13. Mai 1923. Kalter, trüber Morgen.

Standort: Schüsserlbrunn am Hochlantsch; 1360 m.

*Gentiana verna* L.

Die Blüten scheinen sich um 10 Uhr vormittags eben erst geöffnet zu haben, viele erwachsene sind noch geschlossen; die offenen reagieren auf Stoßreiz gar nicht oder sehr träge; völliges Schließen kommt im besten Falle erst nach 20—30 Minuten zustande; gegen Mittag, nach Beginn der Insolation, läuft die Stoßreaktion schneller ab (12—15 Minuten).

In einer verschlossenen Schachtel werden Blüten nach Graz mitgebracht; sie sind um 16 Uhr nach zweieinhalbstündigem Tragen und eineinhalbstündiger Bahnfahrt alle geöffnet und bleiben, in der Sonne aufgestellt, auch so; sie werden sofort zu folgenden Versuchen verwendet: Bespritzen mit einer Blumenspritze mit 20° C Wasser,

1—3 Minuten hindurch, ruft völliges Schließen hervor; Wiedereröffnen in der Sonne erfolgt in einer Stunde. Nach Bespritzen mit kaltem Wasser (12° C) schließen sich die Blüten noch rascher (in 2—4 Minuten). Am 14. Mai um 5 Uhr früh sind alle im Freien bei 6° C stehenden Blüten „geschlossen“; dabei nehmen sie aber zumeist nicht die normale gedrehte Knospenlage ein, sondern jeder Zipfel ist für sich hyponastisch zu einer Röhre eingerollt und alle diese Röhren stehen steil nach oben, wobei immerhin ein schmaler Eingang in die Blüte frei bleibt. Um  $\frac{1}{2}$  7 Uhr früh werden so geschlossene Blüten in ein ostseitiges Zimmer in die Sonne gebracht; in 20 Minuten sind alle offen; dabei findet das Aufrollen der Zipfel und ihr Senken in die Horizontallage im allgemeinen gleichzeitig statt. Das erstmalige Aufblühen einer am Vortage als Knospe mitgebrachten Blüte braucht hier 15 Minuten.

Am 15. Mai wurden mit eingetopften *G. verna*-Pflanzen Schüttelversuche gemacht. Die Töpfe werden am Schüttelapparat<sup>1)</sup> befestigt und dieser zunächst für vier Minuten und dann nach kurzer Pause für weitere zehn Minuten in Gang gesetzt. Die Blüten werden dabei dauernd kräftig hin und her gerüttelt, geschüttelt, aber so, daß sie sich dabei nirgends an festen Gegenständen reiben. Irgendeine Reaktion im Sinne einer angestrebten Schließbewegung findet nicht statt.

Andere Pflanzen werden nachmittags um 15<sup>h</sup> 22 im Freien einem mittelstarken Regen im geöffneten Zustande ausgesetzt, um 15<sup>h</sup> 26 sind bereits alle Blüten geschlossen; auch hiebei findet an meinem Material wie in der kalten Nacht meist keine typische Eindrehung statt, sondern außer der Hebung eine Einrollung jedes Einzelhauptzipfels.

### *Gentiana Clusii* Perr. et Song.

Bei Schüsslerbrunn, 1900 m, konnten nur Knospen von *G. Clusii* aufgefunden werden, dagegen beim Abstieg in tieferer Lage, ca. 800 m, einige voll erblühte Exemplare. Stoßreize, eine halbe Minute lang, bringen diese Blüten nach 3—6 Minuten zu vollständigem Verschuß.

## VI.

Datum: 20. Mai. Kalter Vormittag, Neuschneereste.

Standort: Schüsslerbrunn, wie bei V.

### *Gentiana verna* L.

Reagiert sehr schlecht oder gar nicht, mit ganz vereinzelt Ausnahmen, bei denen sich die Blüten nach starker Stoßreizung in einigen Minuten schließen; in den übrigen Fällen dauert es, wenn überhaupt der Verschuß ganz bis zum Ende fortschreitet, 30 Minuten oder noch länger.

<sup>1)</sup> Über den Bau des Schüttelapparates siehe Linsbauer, 1921 und 1923.

### *Gentiana Clusii* Perr. et Song.

Reagiert an diesem Tage auf Stoßreize gar nicht. Es wird reichlich Material mitgenommen und damit vom 21.—25. Mai experimentiert:

Warmer oder kalter künstlicher „Regen“ — mit einer Gießkanne 1—2 Minuten lang aus einer Höhe von 1 m — veranlaßt die Blüten dazu, die Knospenlage in typischer Weise anzunehmen.

Drei Minuten andauernder künstlicher kräftiger „Wind“ — erzeugt durch eine Radfahrluftpumpe — ruft nach 3—6 Minuten völligen Blütenverschluß hervor; durch entsprechendes Anbinden der Blüten oder durch Einstecken der Stiele abgeschnittener Blüten in Glasröhrchen war dabei das Berühren der Blumenkrone mit festen Fremdkörpern vermieden. Läßt man nicht von der Seite her, sondern nur von oben den Luftstrom in die offene Blüte blasen, dann finden auch keine Reibungen der Kronenzipfel untereinander statt, sondern nur Zerrungen der Blumenkrone; diese Zerrungen müssen also wohl der eigentliche Reizanlaß sein, denn auch in diesem Falle beginnt nach ca. zwei Minuten die Schließbewegung. Die Windversuche wurden zu verschiedenen Tageszeiten stets mit positivem Erfolge wiederholt.

Offene Blüten wurden 10 Minuten lang in 20° C Wasser schwimmend gehalten, u. zw. so, daß die Blumenkronenröhre innen voll mit Wasser ist; die Kronenzipfel liegen dabei auf der Wasseroberfläche flach ausgebreitet; es erfolgt keine Blütenbewegung; werden nunmehr die Blüten vorsichtig, unter Vermeidung jeder Erschütterung, aus dem Wasser genommen und umgedreht, so daß das Wasser aus- und abfließen kann, so schließen sich die Blüten nunmehr vollkommen, u. zw. oft ziemlich rasch (80 Sekunden bis 4 Minuten). Es ist ungeklärt, worin hier der Reizanlaß gegeben ist; vielleicht sind es auch hier Zerrungen infolge abnormal ausgebreiteter Lage der Kronenzipfel oder des Druckes des in der Röhre befindlichen Wassers. Berührung mit Wasser — die Blumenkrone von *G. Clusii* ist schwer benetzbar — dürfte nicht allein maßgebend sein, das zeigt folgender Versuch: Offene Blüten werden, wie vorhin im Wasser, für 3—6 Minuten in Speiseöl eingetaucht; nach dem Herausnehmen erfolgt auch hier, wenn auch etwas langsamer, Blütenverschluß. Werden die Blüten länger in dem reinen Öl gelassen, so sterben sie überraschend bald ab (unter Verblassen); vielleicht spielt die Behinderung der Atmung eine Rolle.

Schüttelversuche mit *G. Clusii*: Wie vorhin *G. verna*, werden nunmehr auch eingetopfte *G. Clusii*-Pflanzen auf den Schüttelapparat gebracht und bis zu 40 Minuten lang kräftigen Erschütterungen ausgesetzt. Es war in keinem Falle irgendwelche Reaktion zu bemerken; die Blüten waren aber keineswegs etwa überhaupt reaktionsunfähig,

denn als sie nachher mit einer Gießkanne bespritzt wurden, schlossen sie sich rasch.

## VII.

Juni. Botanischer Garten.

### *Gentiana lutea* L.

Im Monat Juni hinderte mich die Heufieberzeit, weitere Beobachtungen mit Gentianaceen an ihrem natürlichen Standorte anzustellen; ich mußte meine Versuche beschränken auf die in der Alpenanlage des botanischen Gartens zur Blüte kommenden Enzian-Arten. Hier konnte ich vom 4. Juni ab durch fast zwei Wochen an kräftigen, vielblütigen Infloreszenzen von *Gentiana lutea* das Verhalten dieser Art verfolgen. Wiederholt wurden in gewohnter Weise einzelne Blüten durch Stöße „gereizt“, u. zw. mit verschiedener Intensität und verschieden lange; niemals konnte ich auch nur das geringste Anzeichen einer seimonastischen Schließbewegung sehen. Auch kühle Dauerregen (bei 12° C) sowie warme, intensive Gewitterregen bringen die Blüten nicht zum Verschuß; während nach Hansgirg (1896) die Enzian-Arten sonst zu den Pflanzen mit regenscheuen Blüten gehören, die ihre Perianthien bei Regenwetter schließen, scheint *G. lutea* hierin demnach eine Ausnahme zu sein; es ist mir nicht bekannt, ob sie sich etwa am natürlichen Standorte anders verhält.

### *Gentiana cruciata* L.

Die ersten Exemplare dieses Enzians blühen auf der Alpenanlage am 4. Juli auf; an diesem Tage ruft kräftiges Stoßen keinerlei Schließbewegung hervor. Am 5. Juli und den folgenden warmen Tagen finde ich die Blüten meist bis kurz vor 9 Uhr geschlossen. Künstlicher Regen mit mehreren Gießkannen Leitungswasser (14° C) bringt die Blüten zum Schließen, aber nach sehr verschieden langer Zeit, Minimum drei Minuten, Maximum 20 Minuten. Auch Besprengen mit warmem Wasser (22° C) gibt Anstoß zur Schließbewegung. Die Blüten dieses Enzians reagieren ganz besonders launenhaft und unberechenbar, so daß ich oft dachte, überhaupt keine Reaktion zu erzielen, dann aber plötzlich durch das relativ prompte Reagieren einer einzelnen Blüte oder auch nur eines Zipfels derselben überrascht wurde. Am sichersten noch konnte ich Schließbewegung durch Kälteeinwirkung erzielen, indem ich die Blütenstände in einer Schale mit Eis-Salz-Gemisch umgab; sie schließen sich dabei meist innerhalb von 3—6 Minuten. Das Wiedereröffnen bei Zimmertemperatur sowie auch sonst nach Verschuß infolge Stoßreizung nimmt immer 1—2 Stunden in Anspruch.

## VIII.

Datum: 12. Juli 1923. Sonniger, sehr heißer Vormittag.

Standort: Schellenbergersattel am Untersberg bei Salzburg; 1400 m.

*Gentiana verna* L.

wird hier trotz der vorgerückten Jahreszeit in der Nähe von Lawinen-Schneeresten noch als Bestandteil der Frühlingsflora reichlich angetroffen. Alle auf Stoßreizbarkeit geprüften Exemplare reagieren ohne Ausnahme rasch. Schließungsdauer meist 1—2 Minuten. Auch Anblasen (mit dem Munde), etwa eine Minute lang, hat Rückkehr in die Knospenlage zur Folge. Auffallend rasche Bewegungen der Blumenblattzipfel sieht man bei folgender Behandlung: Die abgepflückte Blüten werden ohne Berührung in ein in den Schnee gegrabenes Loch gestellt, darin eine Minute belassen und dann noch im geöffneten Zustande herausgenommen; sofort setzt nun die Schließbewegung ein und ist innerhalb von 15 Sekunden!! bis zum Ende, d. h. dem Erreichen der gedrehten Knospenlage, durchgeführt.

## IX.

Datum: 19. Juli 1923, vormittags 10 Uhr. Starker, warmer Regen.

Standort: Moorwiesen an der Glan, südlich von Salzburg; ca. 500 m.

*Gentiana pneumonanthe* L.

Alle Blüten — wohl infolge des Regenwetters — geschlossen.

Ins Zimmer (21—23° C) gebrachte Blüten öffnen sich langsam im Laufe des Tages und bleiben auch nachts über offen<sup>1)</sup>. Um 5 Uhr früh des nächsten Tages sind die Blüten bei 20° C geöffnet, vor das Fenster gestellt (16° C) nach 2—3 Minuten geschlossen; an diesem Tage suchte ich bei schönem Wetter den Enzian am gleichen Standorte wieder auf; nunmehr fand ich um 8 Uhr früh die meisten Blüten in den tautriefenden Wiesen geöffnet; nach erprobter Stoßreizung war als rascheste Reaktion drei Minuten Schließungszeit festzustellen; viele Blüten reagierten wesentlich träger, manche, u. zw. nicht nur alte, gar nicht.

## X.

Datum: 21. Juli 1923. Sonniger, warmer Vormittag.

Standort: Roßfeld, Eckersattel am Hohen Göll bei Berchtesgaden; 1500—1600 m.

*Gentiana pannonica* Scop.

Junge Exemplare, die Mehrzahl der Pflanzen mit Blüten, noch im Knospenzustande. Bei mindestens zwei Minuten langer Stoßreizung

<sup>1)</sup> Nach Knuth (1899, S. 77) sollten sie „während der Nacht“ geschlossen sein.

Blütenverschluß nach 10 Minuten. Kürzere Reizung hat keine Reaktion zur Folge. Beim Öffnen der Schachtel in Salzburg nach achtstündigem Transport werden die Blüten im geöffneten Zustande angetroffen. Am nächsten Tage sind die Blüten an den ganz normal frisch aussehenden Pflanzen auch nach sehr kräftiger mechanischer Reizung nur zu ganz geringfügiger Schließbewegung zu bringen; dagegen genügte zwei Minuten langes Halten unter den Strahl der Wasserleitung, um aktives, annähernd vollständiges Schließen zu veranlassen. Herr Prof. Dr. Karl Linsbauer hatte die Liebenswürdigkeit, mir über diesen Enzian noch folgendes mitzuteilen: Er fand ihn Mitte August bei der Austriahütte im Dachsteingebiet. Offenes Tragen sowie auch Stoßen löste keine Schließung aus, dagegen waren die Blüten von Exemplaren, die in mäßig kaltes Quellwasser getaucht wurden, alsbald geschlossen.

## XI.

Datum: 29. Juli. Schwüler, sonniger Morgen.

Standort: Schmittenhöhe bei Zell am See; 1960 m.

### *Gentiana Kochiana* Perr. et Song.

Am Ostabhange unter dem Gipfel sind hier alljährlich bis in den Hochsommer hinein Schneereste von Wächten erhalten, in deren Umgebung die Frühlingsflora bei hochsommerlichen Lufttemperaturen blüht. Ohne Ausnahme reagiert an diesem Tage — im Gegensatz zu meinen Frühlingsbeobachtungen an *G. Kochiana* — jede Blüte auf Stoßreize; der Blütenverschluß ist in 4—12 Minuten beendet; bei Einstellen in Schneelöcher wird die Knospenlage in 4—8 Minuten erreicht. Je nach der Entfernung von den Schneeresten findet man auf engstem Raume eben zum ersten Male aufgeblühte junge und auch ältere bis dem Verblühen nahestehende Exemplare; es zeigte sich hier kein wesentlicher Unterschied im Reaktionsvermögen verschieden alter Blüten. Nach Zell am See herabgebrachte Pflanzen kommen mit geöffneten Blumen an; sie werden bei einem mittags einsetzenden starken Hagelgewitter vor das Fenster gestellt, wo sie auch von Hagelkörnern getroffen werden; in vier Minuten sind alle Blüten geschlossen.

Die nach Salzburg mitgebrachten Exemplare hielten sich einige Tage reaktionsfähig in bezug auf Stoß- und Kältereiz. In der Nacht schlossen sich die Blüten im Zimmer niemals; ich erwähne dies deshalb, weil z. B. Kirchner (1911, S. 240) von *Gentiana acaulis* anführt: „In der Nacht ... sind die Blumen durch Zusammenfaltung und Drehung der Krone geschlossen“. Bei einem nächtlichen Zudrehen der Blüten ist sicherlich nur die nächtliche Abkühlung und nicht die Dunkelheit der Anlaß (vergl. Müller, 1881, S. 334). Wie Seeger (1912, S. 1095)

gezeigt hat, ist auch bei *Gentiana prostrata* der Öffnungszustand der Blumenkrone vom Lichte unabhängig.

## XII.

Datum: 3. August 1923. Sonniger, heißer Mittag.

Standort: Teichalpe, 1200 m, und Schüsserlbrunn am Hochlantsch, 1360 m.

### *Sweertia perennis* L.

Nach langer, kräftiger Stoßreizung kein Verschuß der Blüten; nur folgende Reaktionsweise wird nach 10—30 Minuten bei einigen Exemplaren beobachtet: die einzelnen Blütenblätter rollen sich hyponastisch zu einer Tüte ein und krümmen sich gleichzeitig in ihrer oberen Hälfte leicht aber deutlich nach aufwärts, die untere Hälfte dagegen bleibt bewegungslos horizontal. Das Gleiche läßt sich in den nächsten Tagen an nach Graz mitgebrachten Pflanzen beobachten; auch unter dem Strahl der Wasserleitung geht keine andersgeartete Reaktion vor sich.

Bei Kälteeinwirkung — Blütenstände in einer Schale von Eis umgeben — geht die Bewegung etwas weiter und verläuft bei jungen und alten Blüten verschieden; bei den ersteren heben sich die linealen Petalen zur Gänze und krümmen sich besonders stark im oberen Drittel einander zu, bei den letzteren bleibt der basale Teil der schmalen Blumenblätter horizontal, bewegt sich nicht und nur das zugespitzte Ende richtet sich auf und geht in seiner Einwärtskrümmung weit über die Vertikale hinaus. Typische Knospelage nehmen die Blütenblätter bei Stoß- oder Kältereizung aber niemals ein.

### *Gentiana nivalis* L.

Als Reaktion auf kurze Stoßreizung ist völliger normaler Blütenverschluß in 1—2 Minuten zu sehen. Die Blüten kommen nach vierstündigem Transport in der Büchse im geschlossenen Zustande in Graz an und öffnen sich erst am nächsten Morgen wieder.

### *Gentiana verna* L.

Auffallend promptes Reagieren auf kurzes Stoßen; Schließungszeit 40 Sekunden bis zwei Minuten; nicht eine Blüte versagt; die Blüten kommen offen in Graz an.

### *Gentiana cruciata* L.

Zahlreiche verschieden alte Exemplare werden auf Stoßreizbarkeit geprüft; sie reagieren überhaupt nicht; nur eine Blüte bietet eine Ausnahme, an der ein einziger Blumenblattzipfel sich hebt und nach innen krümmt. Solche einzeln reagierende Petalenzipfel schießen nicht selten

(wie später gesehen wurde) über ihr natürliches Bewegungsziel hinaus, d. h. während — wenn alle Zipfel sich aufrichten und eindrehen — die Bewegung des einzelnen nach Zustandekommen der gegenseitigen Berührung in der Knospenlage das naturgemäße Ende findet, setzt ein allein reagierender Zipfel auch nach Erreichung der entsprechenden Stellung seine Einwärtskrümmung weiter hemmungslos fort.

### XIII.

Datum: 7. August 1923. Sonniger Morgen, wechselnd bewölkter Mittag, kühl.

Standort: Feisterscharte, Sinnabel im Dachsteingebiet; 2000 bis 2300 m.

#### *Gentiana bavarica* L.

Um 8 Uhr früh, bevor die Pflanzen von den Sonnenstrahlen getroffen werden, sind die meisten Blüten geschlossen, die wenigen offenen schließen sich nach Stoßreizung langsam in 8—10 Minuten. Um 11 Uhr ist die Schließungsdauer bei in der Sonne stehenden Exemplaren bedeutend kürzer: 1—3 Minuten. In Schneelöcher eingegrabene Blüten brauchen zur Schließbewegung im Durchschnitt zwei Minuten. Gegen Mittag, nachdem Wolken die Sonne über eine halbe Stunde verdeckt hatten, findet man wieder die meisten Pflanzen mit geschlossenen Blüten.

#### *Gentiana nivalis* L.

Mittags, bei ca. 1800 m, im Waldesschatten viele Exemplare mit geschlossenen Blüten (vgl. Kerner, 1898, S. 108); diejenigen, welche offen waren, schließen sich bei Überstreichen in 1—2 Minuten. Die nach Graz mitgenommenen Pflanzen kommen dort am Abend des nächsten Tages nach sechsstündiger Bahnfahrt mit offenen Blüten an, ebenso diejenigen von *Gentiana bavarica*.

### XIV.

#### *Gentiana asepiladea* L.,

in der nächsten Umgebung von Graz sehr häufig, wird vom 17. August bis Mitte September zu wiederholten Malen auf ihre Reizbarkeit untersucht, sowohl am natürlichen Standorte (meist in der Nähe von Maria Trost) als auch im pflanzenphysiologischen Institute.

Schnelligkeit und Ausmaß der Schließbewegung wechselt bei diesem Enzian sehr stark. In der ersten Zeit erhielt ich meist nur geringfügige oder oft auch gar keine Reaktion; die kürzeste Schließungszeit, die ich (am 14. August) feststellte, war sechs Minuten; in der Regel werden 8—16 Minuten benötigt, manchmal auch 20 Minuten, ja noch mehr; dies gilt für Stoßreizung. Bei Abkühlversuchen — umgeben

von Eis — schließen in der Regel nur junge Blüten innerhalb von 10—24 Minuten; dabei rollen sich die Spitzen der Petalenzipfel zuerst hyponastisch ein und dann erst krümmen sie sich einwärts. Am 25. August, 9—10 Uhr früh, bei starkem Regen und 16° C wurden im Leechwalde bei Graz die Blüten durchwegs geöffnet angetroffen; ombrophobe Bewegungen kommen also, zumindest regelmäßig, nicht vor. Bei Eintauchen in Wasser, das so heiß ist, daß die Blüten dadurch geschädigt werden und alsbald absterben, schließen sie sich innerhalb weniger Sekunden in typischer Weise. Über einen besonderen Befund bei *G. asclepiadea* siehe unter XV.

### XV.

Datum: 26. August 1923. Wechselnd bewölkt, warmes Wetter.

Standort: Kalkleiten am Schöckel bei Graz, 800 m, und Rannachwiese, 1000 m.

#### *Gentiana pneumonanthe* L.

Um 9 Uhr früh wird an einem beschränkten Standorte eine kleine Gruppe dieses Enzians angetroffen, die meisten Pflanzen haben geschlossene Blüten, nur bei ganz wenigen sind die Blüten anscheinend eben im Begriffe, sich zu öffnen; eine solche etwa zu einem Viertel geöffnete Blüte wird in gewöhnlicher Weise mit Stößen behandelt; sie öffnet sich dabei in zwei Minuten ganz und bleibt dauernd offen. Darauf hin werden weitere voll entwickelte, aber noch geschlossene Blüten in gleicher Weise gereizt; diese alle öffnen sich dabei völlig oder fast ganz in 1½—4 Minuten und bleiben offen, während die ungeritzten noch weiter im geschlossenen Zustande verharren. Es handelt sich hier also um einen zu allen bisherigen Beobachtungen im Gegensatz stehenden Fall, daß sich *Gentiana*-Blüten auf Stöße hin öffnen. Die Blüten waren nach einem Regentage an diesem Morgen von der Sonne noch nicht beschienen worden und hätten sich wohl alsbald im Laufe des Vormittags von selbst geöffnet. Es wäre wohl denkbar, daß die Stöße, bei der bereits bestehenden mit inneren Gewebsspannungen verbundenen Tendenz zum Öffnen, die dieser Bewegung entgegenstehenden Hemmungen beseitigt haben.

Am nächsten Tage und auch noch später versuchte ich vergebens, an einem anderen Standorte (Einöd bei Graz, ca. 500 m) an kräftigen, vielblütigen Exemplaren von *G. pneumonanthe* noch einmal eine solche Öffnungsbewegung durch Stöße auszulösen.

#### *Gentiana verna* L.

Überall, wo im Frühling *G. verna* in großer Menge blüht, sind auch im Hochsommer und bis in den Herbst hinein ganz allgemein

und meist ziemlich häufig blühende Exemplare des „Frühlingsenzian“ anzutreffen. Diese reagieren stets auf Stoßreize ganz besonders gut, vielleicht deswegen, weil die Lufttemperatur zu dieser Jahreszeit so wesentlich höher ist als im Frühling. Ein Versagen einzelner, besonders älterer Blüten — wie dies im Frühjahr immer wieder vorkommt — ist im August fast nie zu bemerken.

Am 25. August wurden ganz besonders kurze Reaktionszeiten gesehen. Bei einer Präsentationszeit von nur 10 Sekunden erreichten manche Blüten in 25 Sekunden, vom ersten Stoß an gerechnet, die typische Knospenlage.

### *Gentiana ciliata* L.

Trotz lang fortgesetzter, kräftiger mechanischer Reizung findet kein Blütenverschluß statt, sondern als Reaktion nur Einrollen der Korollenzipfel sowie leichtes Heben derselben.

### *Gentiana asclepiadea* L.

Sonnen-Pflanzen, die am Rande der Rannachwiese stehen, zeigen nach kräftiger, etwa 30 Sekunden langer Stoßreizung zunächst eine starke Abwärts-Krümmung der vorher horizontal oder leicht nach aufwärts gerichteten Zipfel; dieses Herabschlagen, gewissermaßen eine Fortsetzung der Öffnungsbewegung über das normale Ziel hinaus, geht so weit, daß die Zipfel schließlich senkrecht nach abwärts gerichtet sind; diese Bewegung ist nach  $1\frac{1}{2}$ —2 Minuten beendet; dann erst setzt entweder ohne oder noch besser bei weiterer Stoßreizung eine rückläufige, also aufwärts gerichtete Schließbewegung ein, die nach 4—10 Minuten zu annähernd normalem Blütenverschluß führt. Eine derartige merkwürdige Reaktionsweise habe ich später an verschiedenen Standorten noch ab und zu an einzelnen Pflanzen gesehen; sie bildet aber stets eine seltene Ausnahme.

## XVI.

Datum: 2. und 8. September. Sonniges, warmes Wetter.

Standort: Göstinger Hütte am Schöckl; 1200 m.

*Gentiana stiriaca* Wettst. (*Gentiana rhaetica* f. *stiriaca* Wettst.)

Dieser hier in großer Menge und prächtigen, kräftigen Exemplaren vorkommende Enzian zeigt bei Stoßreizung in keinem Falle irgendwelche Bewegungsreaktion. Dasselbe gilt auch für Beobachtungen an anderen Standorten, wie Rannachwiese und Einöd bei Graz.

### *Gentiana ciliata* L.

Nach vier Minuten langer mechanischer Reizung findet nur ± starkes Heben der Blumenblätter, aber kein gänzlich Schließen

der Blüten statt; ebenso verhalten sich auch Pflanzen am Lineck bei Graz; an allen Standorten findet man stets in der Mehrzahl Blüten, die gar nicht reagieren.

### *Gentiana verna* L.

Äußerst rasches Schließen der Blüten nach wenigen Stößen in 25 Sekunden bis einer Minute; von den zahlreichen geprüften Blumen blieb keine einzige reaktionslos.

Bei einem am 2. September eine Stunde andauernden Nebel-einfall mit empfindlichem Temperaturrückgang verhalten sich die Blüten der auf der Göstinger Alpe beobachteten Enzianarten wie folgt: Zuerst, nach einer Viertelstunde, schließen sich diejenigen von *Gentiana verna*, dann (nach einer halben Stunde) die von *Gentiana ciliata* und schließlich auch die meisten Blüten der zahllosen *Gentiana stiriaca*; nur bei *Gentiana asclepiadea* bleiben die Blüten unverändert offen.

Über das Verhalten von

### *Centaurium umbellatum* Giiß.

soll nicht in chronologischer Reihenfolge, sondern zusammenfassend berichtet werden. Die ersten Versuche mit *Centaurium* wurden im Juli in Salzburg gemacht; an den wenigen Pflanzen, die ich auf den Moorwiesen an der Glan fand, konnte ich an heißen Vormittagen keine Stoßreizbarkeit nachweisen. Ich kaufte dann einige Sträuße der Pflanze in Salzburg, wo sie leider in großen Massen auf den Markt gebracht werden. Meine Erwartung, mit diesem reichlichen frischen Material die Frage, ob die Blumenkrone stoßreizbar ist, bald zu entscheiden, ging nicht in Erfüllung. Im Zimmer bleiben nämlich die Blüten, sofern sie nicht direkt von der Sonne beschienen werden, dauernd geschlossen; es war auch bald zu sehen, daß die Korolle ganz besonders temperatur-empfindlich ist; sie verhält sich auch recht verschieden zu den verschiedenen Tageszeiten oder je nachdem, ob sie sich eben erst geöffnet hat oder schon die Tendenz zur Schließbewegung in sich trägt. Schon Pfeffer (1873) hatte ja an temperaturempfindlichen Blüten von *Crocus*, *Tulipa* u. a. gesehen, „daß das Öffnen der Blüten durch Temperatursteigerung ungleich schneller erfolgt, wenn die Blüten zuvor längere Zeit in geschlossenem Zustande verharren“ und umgekehrt. Bei *Centaurium* scheint auch für die Reaktion auf Stoßreize die jeweilige Stimmung der Blüte von ausschlaggebender Bedeutung zu sein; dafür sprechen Beobachtungen an verschiedenen Standorten der Umgebung von Graz (Maria Trost, Einöd, Schöckelgebiet, Rannach). Am Morgen, etwa um 8 Uhr, erhält man fast nie nach Stößen eine Bewegungsreaktion, gegen Mittag dagegen nicht selten nach 3—12 Minuten Blütenverschluß. Die einzelnen Blumenkronenzipfel „schließen“ in der Regel nacheinander;

findet man am Nachmittage Blüten mit zum Teil aufgerichteten, zum Teil horizontal abstehenden Blättern, so ist anzunehmen, daß solche Blüten im Begriffe stehen, sich zu schließen; werden sie in diesem Zustande durch Stöße gereizt, so krümmen sich die vorher noch ausgebreiteten Petalen in kurzer Zeit (40 Sekunden) auf- und einwärts. Bei offenem Tragen blühender Pflanzen von sonnigen Waldblößen durch schattigen, kühleren Wald schließen die Blüten am Nachmittage innerhalb weniger Minuten, am Vormittage dagegen selbst nach einer Stunde nicht. In einer mir im Original nicht zugänglichen Arbeit machen Virville und Obaton (1922) Angaben über die thermonastischen Bewegungen der *Centaurium*-Blüten. Nach meinen Erfahrungen dürften sich an dieser Pflanze alle Erscheinungen, die Pfeffer (a. a. O.) bei den thermonastischen Bewegungen der *Crocus*-Blüten beschreibt, gut beobachten lassen. So konnte ich viermal an einem Nachmittage durch abwechselndes Aufstellen in der Sonne und im Schatten Öffnen und Schließen hervorgerufen. Die durch Erwärmung ausgelöste Öffnungsbewegung geht bei erneuter Temperaturabnahme zunächst weiter. Am Morgen öffnen sich die Blüten bei einer Temperatur (16° C), bei der sie sich am Nachmittage schließen. Die hohe Temperaturempfindlichkeit und der Wechsel der Stimmung und Bewegungstendenz erschweren die Beobachtung der Reaktion auf mechanische Reize ungemein. Es sei erwähnt, daß Bremekamp (1915) bei *Erythraea* (= *Centaurium*) keine Stoßreizbarkeit nachweisen konnte.

#### Allgemeine Betrachtungen.

Die beschriebenen Bewegungen der Gentianaceen-Blumenkrone auf mechanische Reize sind als Nastien zu bezeichnen, denn die Richtung der Krümmung wird durch die Natur der Blumenblätter und nicht durch die Angriffsrichtung des Reizes bestimmt. Dies ist eigentlich so ziemlich das einzig Sichere — im Sinne einer reizphysiologischen Analyse —, was sich darüber aussagen läßt. Der mechanische Reiz selbst wurde im obigen stets als „Stoßreiz“ bezeichnet. „Ganz allgemein ist unter einem Stoßreiz jedwede die Pflanze treffende Erschütterung (gewaltsame Lageveränderung der einzelnen Teile der Pflanze zueinander) zu verstehen. Dieselbe kann von festen Körpern, Flüssigkeiten (z. B. auffallenden Regentropfen), Luftbewegungen usw. ausgehen“ (Kniep, 1913, S. 284). Diese Kriterien treffen für die mechanische Reizung der Enzianblüten, zu und man wird daher wohl diesen Fall der Reizbarkeit als Seismonastie als Stoßreizbarkeit bezeichnen dürfen. Den gleichen Standpunkt nimmt auch Goebel (1920) ein. Es ist nur zunächst befremdlich, daß, nach meinen Beobachtungen, Erschütterungen (bei längerem Tragen oder am Schüttelapparat) keine Reaktion auslösen. Dasselbe gibt Seeger (1912)

für die von ihm studierten Reizbewegungen der *Gentiana prostrata*-Blüten an. Bei dieser Spezies erfolgt das Schließen der Blumenkrone „stets auf Berühren des Röhreneinganges, besonders der Stellen am Ansatz der Intrapetalzipfel“. „Durch Erschütterung wird die Bewegung nicht veranlaßt.“ Seeger bezeichnet daher den Reizvorgang als Thigmonastie. Ich habe wiederholt bei allen von mir studierten *Gentiana*-Arten versucht, ob sie nicht durch Kitzelreiz auf Berührung irgendwelcher Stellen, besonders am Eingang der Blumenkrone, auch reagieren — stets mit negativem Erfolge; dasselbe gibt auch Goebel für *Gentiana utriculosa* an und er weist eigens auf die auffallende Verschiedenheit mit der Reizbarkeit von *Gentiana prostrata* nach Seeger hin. An der völligen Exaktheit der Angaben Seegers kann kein Zweifel bestehen und es kommt daher bei *Gentiana*-Blüten sowohl Thigmonastie als auch Seismonastie vor; es spricht dies vielleicht dafür, daß doch kein allzu prinzipieller Unterschied zwischen diesen beiden Reizperzeptionsarten besteht<sup>1)</sup>.

Goebel hat den Verschuß der Blüten von *G. utriculosa* durch tüchtiges Schütteln ausgelöst, anscheinend ohne die Blüten selbst mit der Hand zu herühren. (Dies dürfte auch ein wesentlicher Grund sein, warum Goebel, speziell auch bei *G. verna*, nur relativ langsam fortschreitende Schließbewegung erzielte.) Ich glaube nicht, daß meine negativen Erfolge am Schüttelapparat irgendwie einen prinzipiellen Unterschied gegenüber den positiven Erfolgen Goebels zum Ausdruck bringen. Auf dem — wenn auch recht kräftig arbeitenden — Schüttelapparat erleiden die an kurzen Stielen stehenden Einzelblüten von *G. verna* und *Clusii* keine so argen Erschütterungen, daß ihre einzelnen Teile dabei wesentliche Lageänderungen zueinander erfahren; dies wird dagegen bei „tüchtigem“ Schütteln der vielblütigen dichten Infloreszenzen von *G. utriculosa* wohl meistens der Fall sein. Der negative Ausfall der Schüttelapparatversuche dürfte nur darauf beruhen, daß trotz der langen Dauer der Reizung die Reizschwelle nicht erreicht wurde. Bei meinen gewöhnlichen Stoßversuchen mit positivem Reaktionserfolge handelt es sich stets darum, daß ein einzelner Stoßreiz immer unerschwellig bleibt — auch wenn er mechanisch noch so heftig ist — und nur durch Wiederholung, also Summation solcher Reize, die Reaktionsschwelle erreicht werden kann. Ich habe speziell bei *Gentiana verna* oft versucht, einen oder alle Zipfel durch einen einzelnen Stoß so kräftig

---

<sup>1)</sup> Bemerkenswert ist auch, daß es sich bei den Bewegungen der Blumenkrone von *Gentiana quadrifaria* Bl. aus dem zentralasiatischen Hochgebirge, die mit *G. prostrata* der gleichen Sektion der *Chondrophyllae* angehört, auf mechanische Reize hin nach Bremekamp (1915) ebenfalls um Stoßreizbarkeit handelt.

zu reizen, daß eine wenn auch geringfügige Bewegung ausgelöst wird; es gelang aber nie.

Wird ein Blumenblattzipfel von *G. verna* ruhig zwischen zwei Fingern gehalten und innerhalb vitaler Grenzen  $\pm$  heftig gedrückt, so erfolgt keine Reaktion; wird aber ein so gehaltener Zipfel mehrmals auf und ab bewegt, so kann nachher eine Aufwärtskrümmung dieser Zipfel sich einstellen.

Über die Wirkung von Verletzungen wurde folgendes ermittelt: Anbrennen eines oder mehrerer Zipfel blieb immer ohne Reaktionserfolg. Schneidet man von einem Blumenblatt die Spitze oder an der Flanke einen schmalen Streifen weg, so stellt sich ebenfalls keine Bewegung ein; wird aber ein Zipfel mit der Schere durch einen Längsschnitt in der Mitte bis auf den Eingang in die Röhre gespalten, dann richtet sich oft die kräftigere Hälfte, bisweilen auch beide auf.

Herr cand. phil. Karl Umrat hat ferner orientierende Versuche über elektrische Reizung hauptsächlich an *Gentiana ciliata* ausgeführt, ist aber noch zu keinem endgiltigen Urteil gelangt.

Chemonastisch scheinen die Petalenzipfel nicht reizbar zu sein; wenigstens habe ich weder in  $CO_2$ -reicher Atmosphäre, noch in Essigsäure-, Salzsäure- oder Ammoniakdämpfen Schließbewegung gesehen. Bei den Versuchen mit Essigsäuredämpfen — die Blüten wurden dabei in gut verschließbare Gläser gesteckt, auf deren Boden sich mit Essigsäure-, durchtränkte Watte befand — wurde folgende Beobachtung gemacht, die mich lange beschäftigte. Werden durch Stöße gereizte Blüten von *G. asclepiadea*, die eben im Begriffe sind, sich zu schließen, gleichzeitig mit ungereizten offenen Blüten in den Essigsäureraum gebracht, so verfärben sich die gereizten Blüten innerhalb von etwa 10—30 Sekunden vom Blauen ins Rote, die nicht gereizten aber bleiben blau oder beginnen doch erst nach etwa doppelt so langer Zeit sich zu röten. Ich habe solche Versuche mit Hunderten von Blüten ausgeführt, am häufigsten von *G. asclepiadea*, aber auch von *G. pneumonanthe* und *G. verna* (Sommerblüten); immer war dieser Farbenunterschied zwischen den seimonastisch gereizten und den ungereizten Blüten einwandfrei festzustellen. Es gibt zwei Erklärungsmöglichkeiten für diese auffallende Erscheinung. Entweder werden durch die Stöße makroskopisch unsichtbare Verletzungen, Risse in der Kutikula hervorgerufen und so das Eindringen der Säure erleichtert, oder aber es wird die Permeabilität der Zellen infolge der Reizung, bzw. während der Reaktion, physiologisch erhöht. Eine Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten ließe sich vielleicht herbeiführen durch Versuche mit thermonastischer Reizauslösung. *Gentiana asclepiadea*, die mir im Herbst vor allem zur Verfügung stand, ist dazu

nicht besonders geeignet wegen ihrer relativ hohen Unempfindlichkeit gegenüber Temperaturreizen. Immerhin konnte ich in einigen Fällen auch bei thermonastisch sich schließenden Blüten im Essigsäureglas rascheres Erröten als bei den nicht gereizten Kontrollen sehen. Diese Versuche genügen aber in keiner Weise, um bereits eine Entscheidung zu treffen. Permeabilitätsänderungen anlässlich pflanzlicher Reizreaktionen wurden oft schon postuliert (vergl. Small, 1918); ihr exakter Nachweis wäre von großer Wichtigkeit.

Betreffs einer weiteren Erörterung nach reizphysiologischen Gesichtspunkten will ich mich derzeit kurz fassen; es wäre dabei sonst eigentlich nur aufzuzählen, was wir alles noch nicht wissen. „Es ist ja unter anderem,“ sagt Seeger, „noch nicht einmal festgestellt, ob wir eine Wachstums- oder eine bloße Turgorbewegung vor uns haben. Trotz der Raschheit des Verlaufes der Reizreaktion ist doch das erstere möglich...“ (Für die Möglichkeit der Turgorbewegung würde der oben erwähnte momentane Verschluss der Blüten von *G. asclepiadea* in heißem Wasser sprechen; es ist nicht anzunehmen, daß dieser Momentverschluss durch prämortale Wachstumsvorgänge zustande komme.) Ebensowenig wie Seeger habe ich ferner den Nachweis irgendeines Perzeptionsorganes erbringen können; auch Anhaltspunkte für das Vorhandensein einer Reizleitung sind nicht gegeben; wir können vielmehr mit Bremekamp (1915) annehmen: „Perzeption und Reaktion sind hier also in demselben Organe lokalisiert.“

Kurz soll auf den auffallenden Inhaltsreichtum der Epidermiszellen der Blumenkrone vieler Gentianaceen hingewiesen werden. Lämmermayr (1914) hat auf das massenhafte Auftreten von Fettkugeln in den Korollen von *Gentiana asclepiadea* aufmerksam gemacht. Da in bezug auf die nunmehr bekannt gewordenen seismonastischen sowie die thermonastischen Bewegungen das Vorhandensein eines Betriebsmaterials (für rasches Wachstum) von Interesse wäre, habe ich mich über das Vorkommen dieser „Fettmassen“ orientiert; dabei wurde die chemische Natur der Substanz noch nicht geprüft, sondern nur durch Färbung mit Sudan III ein Überblick über ihr Auftreten gewonnen.

Ordnet man die Gentianaceen-Blüten, soweit ich sie untersucht habe, nach ihrem Fettgehalt der Blumenkrone, so ergibt sich folgende Reihe:

- |  |   |
|--|---|
| 1. <i>Gentiana nivalis</i> , kein Fett.            | 6. <i>Gentiana stiriaca</i> , sehr viel Fett. |
| 2. <i>G. bavarica</i> , kein Fett oder nur Spuren. | 7. <i>G. cruciata</i> , massenhaft Fett.      |
| 3. <i>G. ciliata</i> , sehr wenig Fett.            | 8. <i>G. pneumonanthe</i> „                   |
| 4. <i>G. verna</i> , wenig Fett.                   | 9. <i>G. asclepiadea</i>                      |
| 5. <i>Sweertia perennis</i> , viel Fett.           | 10. <i>Centaurium</i>                         |

Dieser Reihe sei eine solche der Stoßreizempfindlichkeit entgegengestellt, die sich vorläufig weniger nach der Höhe der Reaktionsschwelle als nach der Schnelligkeit der Schließungsreaktion anordnen läßt.

- |  |  |
|--|--|
| <ol style="list-style-type: none"> <li>1. <i>Gentiana verna</i>.</li> <li>2. <i>G. bavarica</i>.</li> <li>3. <i>G. nivalis</i>.</li> <li>4. <i>G. utriculosa</i> nach Goebel.</li> <li>5. <i>G. prostrata</i> nach Seeger (Kontaktreizbarkeit).</li> <li>6. <i>G. quadrifaria</i> nach Bremekamp.</li> <li>7. <i>G. Clusii</i>.</li> </ol> | <ol style="list-style-type: none"> <li>8. <i>Gentiana Kochiana</i>.</li> <li>9. <i>G. pneumonanthe</i>.</li> <li>10. <i>G. asclepiadea</i>.</li> <li>11. <i>G. cruciata</i>.</li> <li>12. <i>G. ciliata</i>.</li> <li>13. <i>G. lutea</i>.</li> <li>14. <i>G. stiriaca</i>.</li> <li>15. <i>G. serrata</i> nach Bremekamp</li> <li>16. <i>G. amarella</i> „</li> </ol> |
|--|--|

Von dieser Reihe würden 1—5 auf mechanische Reizung sehr raschen Blütenverschluß aufweisen, 6—9 raschen, 10—12 langsamen und oft unvollständigen, während 13—16 überhaupt keine Reaktion erkennen lassen (wobei allerdings von 15 und 16 bei geeigneter Reizung vielleicht doch Bewegungen zu erwarten wären).

Der Vergleich der beiden Reihen ergibt, daß jedenfalls „Fettreichtum“ und Schnelligkeit der Reaktion nicht parallel gehen; es fällt eher auf, daß die prompt reagierenden Arten kein oder nur wenig Fett in der Korolle führen.

Der Reihe der Stoßreizempfindlichkeit entspricht im allgemeinen wenigstens — aber wohl nicht ganz — eine solche der Empfindlichkeit, bzw. des Reaktionsvermögens auf thermische Reize. An der Spitze dürfte hier (nach Kerner) *Gentiana nivalis* stehen; sehr empfindlich und rasch auf Temperaturschwankungen reagierend ist ferner *G. prostrata*, *G. verna* und wohl auch noch viele andere. Es wäre von besonderem Interesse, den Beziehungen zwischen Seismo- und Thermonastie bei den *Gentiana*-Blüten genauer nachzugehen. Es steht fest, daß die seimonastischen Bewegungen um so rascher verlaufen und wohl auch die Empfindlichkeit für Stoßreize um so größer ist, je höher die Lufttemperatur ist und umgekehrt; das ist deswegen überraschend, weil ja andererseits Temperaturerhöhung gerade die Öffnungsbewegung auslöst und der Schließbewegung entgegenarbeitet. Die Abschwächung der seimonastischen Reaktion bei niederen Temperaturen liegt vielleicht nicht so sehr an einer Herabsetzung der Reaktionsfähigkeit als an einer solchen der Sensibilität für Stoßreize.

Die Reihe der Empfindlichkeit für mechanische Reize ist wohl auch noch viel zu unvollständig, um mit Gewinn in die Diskussion der Frage eintreten zu können, ob Beziehungen bestehen zwischen

dem Grade der Stoßreizempfindlichkeit und der Verwandtschaft der Arten innerhalb und zwischen den Sektionen der Gattung *Gentiana*.

Das weitere Problem der Beziehungen zwischen den Standortverhältnissen und den Reizreaktionen mündet ein in die ebenfalls noch recht dunkle Frage nach einer eventuellen blütenbiologischen Bedeutung dieser auffallend raschen Bewegungen. Für die thernomastischen Reaktionen liegt es ja nahe, darauf hinzuweisen, daß sie besonders gut ausgebildet sind bei Arten, die entweder infolge ihrer hochalpinen Standorte (*Gentiana nivalis*, *G. bavarica*) oder ihrer Hauptblütezeit (*Gentiana verna*) niederen Temperaturen sowie starken Temperaturschwankungen regelmäßig ausgesetzt erscheinen; aber schon *Gentiana utriculosa* paßt nicht recht in dieses Schema.

Von der thigmonastischen Bewegung bei *G. prostrata* sagt Seeger 1912: „Es besteht wohl kein Zweifel, daß die Einrichtung der Bestäubung dient.“ Er bezeichnet die Kategorie solcher blütenbiologischer Einrichtungen als „Klappenfallentypus“. Von einem Insektenfang kann bei den seimonastischen *Gentiana*-Arten wohl keine Rede sein (vergl. Goebel, 1920). Durch Insekten wird, soweit meine Erfahrung reicht, seimonastischer Blütenverschluß wohl nie zustande gebracht; unter natürlichen Verhältnissen kommen demnach als auslösende Faktoren wohl nur Regen (Hagel) und starker Wind in Betracht. Die Frage auch nur kurz zu erörtern, ob und inwieweit durch seimonastischen Blütenverschluß bei regnerischem, stürmischem Wetter — also unter Bedingungen, bei welchen das Schließen wohl auch durch Thernomastie gesichert wäre — der Blüte ein Vorteil erwächst, dürfte ohne die Grundlage genauer Beobachtungen keinen Gewinn bringen. Wie Kerner (1898, 333/4) für *G. asclepiadea* und *G. pneumonanthe* auseinandersetzt, wird Autogamie gewährleistet dadurch, daß die bei Schließung tief gegen den Innenraum des Trichters vorspringenden Falten mit der Antherenröhre in Berührung kommen, einen Teil des klebrigen Pollens übernehmen und ihn später auf die spreizend gewordene Narbe übertragen. In diesem Sinne wäre es denkbar, daß auch durch Stoßreiz (Regen, Wind) ausgelöste Schließbewegungen im Dienste der Selbstbestäubung stehen.

### Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Werden geöffnete Blumenkronen verschiedener Gentianaceen-Arten durch wiederholtes Streifen und Stoßen (mit der Hand) mechanisch gereizt, so führen sie mehr oder weniger rasch die Schließbewegung aus.

2. Diese Reaktion auf mechanische Reize ist als Seismonastie zu bezeichnen.

3. Nach dem Grade der seismischen Empfindlichkeit, bzw. der Schnelligkeit der Reaktion lassen sich die daraufhin untersuchten Arten in folgende Gruppen reihen:

- I. Besonders rasche Reaktion: *Gentiana verna*, *nivalis*, *bavarica*, *utriculosa* (nach Goebel).
- II. Rasche Reaktion: *Gentiana Clusii*, *Kochiana*, *quadrifaria* (nach Bremekamp), *pneumonanthe*; *Centaureum umbellatum*.
- III. Langsame, zum Teil unvollständige Reaktion: *Gentiana asclepiadea*, *cruciata*, *ciliata*.
- IV. Ohne Reaktion: *Gentiana lutea*, *stiriaca*, *serrata* und *amarella* (nach Bremekamp); *Sweetia perennis*.

Dazu kommt noch nach Seeger die nicht seismonastisch, sondern thigmonastisch empfindliche, u. zw. sehr rasch reagierende *Gentiana prostrata*.

4. Dieser Reihe der seismonastischen Reaktionsfähigkeit entspricht — im allgemeinen wenigstens — auch die der thermonastischen.

5. Bei *Centaureum umbellatum* erschwert die besonders stark ausgeprägte Temperaturempfindlichkeit sowie der Wechsel der Reizstimmung die Beobachtung der seismonastischen Reaktion.

6. Bei natürlichem oder künstlichem (warmen) Regen schließen sich (nach eigenen Beobachtungen) die Blüten von *Gentiana verna*, *Clusii*, *pneumonanthe*, dagegen nicht die von *Gentiana lutea*, *asclepiadea*.

7. Photonastie und Chemonastie wurden an Gentianaceen-Blüten nicht beobachtet.

8. Auf Stoßreize hin sich schließende Blüten von *Gentiana asclepiadea* (*pneumonanthe*, *verna*) zeigen in Essigsäuredämpfen rascheren Farbenumschlag von Blau in Rot als ungereizte offene. Ob es sich dabei um eine physiologische Permeabilitätsänderung handelt, konnte noch nicht entschieden werden.

9. Blumenkronenschluß infolge von Insektenbesuch wurde bei den seismonastischen Blüten niemals beobachtet; die Seismonastie der Blumenkrone dürfte also wohl nicht im Dienste der Fremdbestäubung stehen.

10. Unter natürlichen Verhältnissen dürften die seismonastischen Bewegungen nur durch Wind und Regen (Hagel) ausgelöst werden; dabei kommt ihnen möglicherweise blütenbiologische Bedeutung zu.

Graz, am 20. Jänner 1924.

## Literatur.

- Bremekamp C. E. B., 1915, Stoßreizbarkeit der Blumenkrone bei *Gentiana quadrifaria* Bl. Rec. Trav. bot. Néerl., 12, 27.
- Goebel K., 1920, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena.
- Hansgirg A., 1896, Übersicht der vier Typen von regenscheuen Blüten. Österr. botan. Zeitschr., 46., 357.
- Kerner A. v., 1898, Pflanzenleben, 2. Aufl., II. Bd. Leipzig u. Wien.
- Kirchner O., 1911, Blumen und Insekten. Leipzig u. Berlin.
- Kniep K., 1913, Nastien. Handw. d. Naturwissensch., 8., 281.
- Knuth P., 1899, Handbuch der Blütenbiologie, II, 2. Leipzig.
- Lämmermayr L., 1914, Ein neuer anatomischer Befund bei *Gentiana asclepiadea*. Die Kleinwelt, 6., 40.
- Linsbauer K., 1921, Methoden der pflanzlichen Reizphysiologie. Abderhaldens Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 1.
- — 1923, Über die Interferenz von Stoßreizen und über Ermüdungserscheinungen an Blattgelenken von *Mimosa pudica*. Jahrb. f. wiss. Bot., 62., 283.
- Loew E., 1894, Blütenbiologische Floristik. Stuttgart.
- Müller H., 1881, Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten. Leipzig.
- Pfeffer W., 1873, Physiologische Untersuchungen, 2. Leipzig.
- Seeger R., 1912, Über einen neuen Fall von Reizbarkeit der Blumenkrone durch Berührung, beobachtet an *Gentiana prostrata* Haenke. Sitzb. d. Ak. d. Wiss. Wien, 121., Abt. I.
- Small J., 1918, Changes of electrical conductivity under geotropic stimulation. Proc. R. Soc. London, Ser. B, 90., 349.
- Virville A. D. de et Obaton E., 1922, Sur l'ouverture et la fermeture des fleurs météoriques persistantes. C. R. Acad. Sc. Paris, 175, 841.
- Weber F., 1923, Stoßreizbarkeit des Enzian. Die Umschau, 27., 408.
-

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [073](#)

Autor(en)/Author(s): Weber Friedl

Artikel/Article: [Reizbewegungen an Gentianaceen-Blüten. 86-109](#)