

Die Bewegung der Primärblätter bei etiolierten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus*.

Von

E. Schweidler und A. Sperlich.

Mit Tafel V und VI.

(Aus dem botanischen und physikalischen Institute der Universität Innsbruck.)

Einleitung.

Im Jahre 1916 erschien eine Arbeit von R. Stoppel¹, betitelt »Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von verschiedenen Außenfaktoren«, in der die Verf.n nach sorgfältig ausgeführten Versuchen zu dem Schlusse gelangte, daß die beobachtete tägliche Periodizität in den Blattbewegungen bei etiolierten Pflanzen der genannten Art nicht autonomer Natur, sondern durch einen äußeren Reiz veranlaßt sei, und zwar daß wahrscheinlich die mit ähnlicher Periode verlaufende elektrische Leitfähigkeit der Luft den Reiz darstelle.

Diese Hypothese war sowohl vom pflanzenphysiologischen als auch vom physikalischen Standpunkte aus sehr bemerkenswert; da die Verf.n selbst auf einige ungeklärte Punkte dieser Auffassung hinwies, schien eine die als Ursachen vermuteten physikalischen Begleitumstände möglichst scharf erfassende experimentelle Nachprüfung erwünscht. In entsprechender Arbeitsteilung unternahmen wir daher eine solche Nachprüfung, wobei wir uns hauptsächlich von den folgenden Gedanken leiten ließen.

Vom rein physikalischen Standpunkt aus war es zunächst zweifelhaft, ob in einem abgeschlossenen Versuchsraum überhaupt eine Periode der Leitfähigkeit von ähnlicher Form vor-

¹) Stoppel, R. Zeitschr. f. Bot. 1916. 8, 609—684.

handen sei, wie sie im Freien regelmäßig beobachtet wurde. Der jeweilige Wert der elektrischen Leitfähigkeit der Luft hängt nämlich ab einerseits von der Stärke der ionenerzeugenden Prozesse, andererseits von Umständen, welche die Wiedervereinigung der erzeugten Ionen zu elektrisch neutralen Aggregaten und die Beweglichkeit der Ionen beeinflussen. Von den ionisierend wirkenden Prozessen war es bereits bekannt, daß sie — soweit sie auf durchdringenden Strahlungen radioaktiven Ursprunges beruhen — in geschlossenen Gefäßen keine merkbare Periodizität besitzen, dagegen — soweit sie auf Änderungen im Gehalte der Luft an den Emanationen von Radium, Thorium und Aktinium beruhen — eine lokal bedingte Veränderlichkeit zeigen, bei der die materielle Beschaffenheit der nächsten Umgebung sowie Temperatur, Sonnenstrahlung und Luftbewegung die Hauptrolle spielen. Über das Verhalten der Umstände, welche die Wiedervereinigung und die Beweglichkeit der Ionen beeinflussen, war für geschlossene Räume eigentlich nichts bekannt und daher keine theoretisch begründete Voraussage zu machen, sondern das experimentelle Ergebnis abzuwarten. Wie später im physikalischen Teile näher ausgeführt wird, ergab sich in der Tat auch im geschlossenen Raume eine tägliche Periode von ähnlicher Form wie im Freien, ein Resultat, das übereinstimmt mit späteren Feststellungen R. Stoppels¹, die uns aber bei Beginn unserer Arbeit noch nicht vorlagen.

Unter der Voraussetzung, daß ein Zusammenhang zwischen Leitfähigkeit und Blattbewegung im Sinne Stoppels tatsächlich bestehe, war es ferner vom physikalischen Standpunkte aus wichtig, zwei theoretisch mögliche Deutungen dieses Verhaltens in Betracht zu ziehen.

Die eine ist das Auftreten elektrischer Ströme in der Pflanze mit entsprechenden elektrochemischen Wirkungen (vgl. Stoppel, S. 641). Im natürlichen elektrischen Felde der Erde beträgt nun die durchschnittliche Stärke des sogenannten »vertikalen Leitungsstromes« etwa $2 \cdot 10^{-12}$ Ampere pro Quadratmeter. Da eine Stange von 1 m Höhe auf ebenem Boden etwa die einer Fläche von 0,5 qm entsprechende Zahl von Stromlinien

¹) Stoppel, R. Göttinger Nachr. 1919. 397—415.

auf sich vereinigt, wäre für eine ähnlich geformte Pflanze im Freien auf einen sie durchfließenden Strom von rund 10^{-12} A und damit auf eine Aufnahme oder Abgabe von $9 \cdot 10^{-10}$ mg-Äquivalenten innerhalb eines Tages zu schließen. Dieser Betrag ist so klein, daß eine physiologische Wirkung wenig wahrscheinlich ist. Im geschlossenen Raume fällt, wie Stoppel selbst betont, das natürliche elektrische Feld der Erde fort; man müßte daher eine spontan in der Pflanze auftretende Potentialdifferenz gegen den Erdboden annehmen, um den Effekt auch hier zu erklären. Solche Potentialdifferenzen müßten aber mindestens die Größenordnung von 50 Volt besitzen, um der oben berechneten, an sich sehr kleinen Wirkung des natürlichen Erdfeldes eben äquivalent zu sein.

Eine zweite Möglichkeit wäre ein indirekter Zusammenhang zwischen Leitfähigkeit und Blattbewegung, derart, daß ein und derselbe Vorgang einerseits ionisierend auf die Luft, andererseits direkt auf die Pflanze einwirkt, so daß beide Erscheinungen die gleiche zeitliche Veränderlichkeit aufweisen. Naheliegend ist es, hierbei an ionisierend und physiologisch wirksame Strahlungen zu denken.

Dementsprechend wurden die Versuche auf künstlich hergestellte periodisch veränderliche Ionisationswirkungen ausgedehnt.

Eine Reihe von Versuchen, die Stoppel beschreibt und bei denen die Pflanze entweder geerdet oder isoliert gehalten oder innerhalb eines Käfigs aufgestellt war, sind sowohl in ihren Resultaten als in der Definiertheit der Versuchsbedingungen zu wenig scharf bestimmt, als daß wir eine Ausdehnung unserer Experimente auf die damit zusammenhängenden Probleme schon jetzt für erforderlich gehalten hätten.

Vom physiologischen Standpunkt schien eine Nachprüfung der von Stoppel wahrscheinlich gemachten Zusammenhänge überaus wichtig. Fürs erste mit Rücksicht auf die allgemeine Frage der Abhängigkeit rhythmischer Vorgänge im Leben der Pflanze von äußeren Faktoren und damit sich ändernden inneren Konstellationen, somit mit Rücksicht auf die Möglichkeit der Einengung des Autonomiebegriffes Pfeffers, wie sie durch Klebs' bekannte Forschungsergebnisse nahegelegt wird. Fürs zweite, weil Stoppels Resultate eine bisher überhaupt unbe-

kannte Reaktionsweise des pflanzlichen Organismus in den Bereich physiologischer Betrachtung führen und hiermit nach langer Unterbrechung einen Angriffspunkt für die Erforschung elektrischer Phänomene zeigen, die im vitalen Geschehen der Pflanze unbeschadet der Gewißheit ihres Vorhandenseins und ihrer Bedeutung bis zu Stoppels Veröffentlichung experimentell kaum faßbar und noch weniger theoretisch auswertbar erschienen. In der Tat wurde seitdem von Stoppel selbst und anderen dieser Frage neuerdings erhöhte Aufmerksamkeit zuteil.

A. Physiologischer Teil.

1. Zur Methode.

Die Versuche wurden möglichst in Anlehnung an die Versuchsmethodik Stoppels ausgeführt. Durch die gegebenen Arbeitsverhältnisse wurden einige Abweichungen notwendig. Der Mangel an Heizmaterial gestattete eine regelmäßige Beheizung der physiologischen Institutsräume nicht, es mußten daher die Versuche auf die Sommermonate beschränkt bleiben; gearbeitet wurde 1920 vom April bis Ende Juli, 1921 von Anfang Mai bis Ende Juli. Die Temperatur im Versuchszimmer, dem großen, mit elektrischem Ventilator versehenen, vollkommen gasfreien Dunkelraume des botanischen Institutes, stieg 1920 allmählich von 14° bei Beginn, auf 20° am Ende, 1921 von 16° auf 21° , wobei die täglichen Schwankungen niemals mehr als $\frac{1}{2}^{\circ}$ betrug. Im Juni machte sich die durch unsere klimatischen Verhältnisse gegebene allgemeine Abkühlung auch im Versuchsraume geltend, wo ein allmählicher Abfall von 18° auf 16° und gegen Ende des Monats erneute allmähliche Steigerung zu verzeichnen war. Die Luftfeuchtigkeit hielt sich um 75%. Zur Registrierung der Blattbewegungen wurden durch den Mechaniker des physikalischen Institutes zwei einfache Uhrwerksklinostaten (Jos. Nemetz-Wien) entsprechend hergerichtet. An die vertikale Klinostatenachse kam eine möglichst dünne Eisenstange; um diese und um eine auf konischen Lagern sich drehende, durch Spannschrauben in wechselnder Entfernung fixierbare Messingrolle lief der berußte Papierstreifen. Der breite Klinostatenkasten machte eine gleichzeitige Tätigkeit mehrerer Versuchspflanzen an einem Apparate unmöglich, auch

mußte, der kurzen Laufzeit des Uhrwerks entsprechend, alle 24 Stunden aufgezogen werden, was zur Vermeidung von allzulangen Unterbrechungen in der Registrierung möglichst rasch und unbehindert zu geschehen hatte. Es konnten demnach mit den verfügbaren Apparaten stets nur zwei Versuche gleichzeitig ausgeführt werden. Die große Umdrehungsgeschwindigkeit der Klinostatenachse brachte den Papierstreifen trotz des kleinen Durchmessers des darauf gesteckten Eisenstabes in 24 Stunden in seine Ausgangsstellung zurück, so daß die gezeichneten Kurven viel langgezogener ausfallen mußten, als sie uns aus Stoppels und noch mehr aus Pfeffers Darstellungen geläufig sind. Auch die daraus sich ergebende Durchschneidung von Kurven aufeinanderfolgender Tage ließ es geraten sein, von einer gleichzeitigen Registrierung der Blattbewegung auch nur zweier Pflanzen an einem Apparate abzusehen. Den Unbequemlichkeiten der etwas primitiven Apparatur steht als Vorteil die genauere Verfolgbarkeit des stündlichen Wechsels der Bewegung gegenüber, was sich mit Rücksicht auf die in kleinen Zeitintervallen erfolgende Registrierung der Leitfähigkeit der Luft für den Vergleich der beiden Zustandsänderungen als sehr günstig erwies. Die Armlängen des Schreibhebels verhielten sich in allen Versuchen wie 2:1; die Originalkurven geben die wirkliche Bewegung in zweifacher Vergrößerung.

Die Anzucht der Versuchspflanzen erfolgte wöchentlich. Es wurden hierbei zehn Samen, je einer in eigenem Gefäße, ohne Vorquellung wurzelrecht in Erde gepflanzt und, vor direkter Sonnenbestrahlung geschützt, im Versuchssüdhaushaus des Instituts so lange belassen, bis zwischen den Kotyledonen das sich vordrängende Sproßknie eben bemerkbar wurde. In 6 bis 8 Tagen war dies eingetreten und die Pflanzen kamen in das Dunkelmzimmer, wo sie nach der aus Stoppels Darlegungen bekannten Behandlung nach zwei, längstens drei weiteren Wochen verwendbar wurden. Durch Auswahl der zwei bestentwickelten Individuen aus jeder Zehnergruppe konnten alle Wachstumsstörungen, die uns durch Stoppel bekannt geworden sind¹⁾, vermieden werden. Die Samen ent-

¹⁾ Stoppel, a. a. O., S. 612—613.

stammten einer eigenen Kultur, die wenigen Samen einer bestimmten Bohnenpflanze erwachsen, seit 1912 alljährlich weit ab von *Phaseolus multiflorus*-Anpflanzungen gehalten wurde. Es dürfte sich demnach um ein ziemlich reines Material handeln.

2. Versuche bei gleichzeitiger Registrierung der Leitfähigkeitsveränderungen der Luft im Versuchsraume.

Es zeigte sich vor allem, daß die einzelnen Pflanzen, auch gleichzeitig arbeitende, durchaus verschiedene Bewegungskurven zeichnen. Im allgemeinen war wohl eine annähernd 24stündige Periodizität der Hebung und Senkung feststellbar, im einzelnen wichen aber sowohl Zeitpunkt der maximalen Senkung als auch Schwingungsamplitude und insbesondere die kleineren Bewegungen, die sich in wellenförmigen Linien der verschiedensten Länge und Amplitude ausdrücken, sehr voneinander ab. Die große, der annähernd 24stündigen Bewegungsperiode entsprechende Welle tritt erst dann klar in Erscheinung, wenn Epikotyl und Blattstiel vollkommen ausgewachsen sind. Vor Erreichung dieses Zustandes zeichnet das Blatt, der Verlängerung der genannten Organe entsprechend, eine allmählich fallende Wellenlinie (Abb. 1). Die große Welle bleibt selten länger als über zwei bis drei Tage — und auch nur annähernd — konstant. In der Regel verändert sich in den folgenden Tagen der Zeitpunkt der maximalen Senkung, meist die Bewegungsamplitude und auch die in sehr verschiedenen Zeitintervallen erfolgenden kleineren Bewegungen nach oben und unten (Abb. 2). Es fällt bei Durchsicht der Kurven auf, daß die Bewegung in kleineren Intervallen die große Hebungs- und Senkungslinie sehr beeinträchtigt. Starke und häufige Oszillationen halten das Blatt offenbar davon ab, die sich über 24 Stunden erstreckende allmähliche Hebung und Senkung so auszuführen, wie ein Blatt dies vermag, bei dem die kurzfristigen Bewegungen fast ganz fehlen oder nur zeitweise und schwächer auftreten (Abb. 3). Bei Blättern mit lebhaften Oszillationen, die oft auch im Zustande maximalster Senkung nicht aussetzen, ist eine genaue Zeitbestimmung dieser Senkung unmöglich. Die Starre wird nach dem allmählichen Abklingen der Bewegungen

in verschiedener Stellung erreicht: entweder ist zu diesem Zeitpunkte die Spreite nach unten, in seltenen Fällen nach oben, am häufigsten horizontal oder annähernd horizontal gerichtet.

In einem späteren Kapitel wird darauf einzugehen sein, wovon, abgesehen von zweifellos vorhandenen großen individuellen Verschiedenheiten, das geschilderte mannigfaltige Verhalten unter gleichen Außenbedingungen wachsender Bohnenpflanzen abhängt. Hier sei festgestellt, wie sich die Bewegungen der Blätter zu den gleichzeitig im Versuchsraume registrierten Veränderungen in der Leitfähigkeit der Luft verhielten. Die Darlegungen im physikalischen Teile werden zeigen, daß sich im Durchschnitt tatsächlich zwischen 3^h und 4^h morgens ein Maximum der Leitfähigkeit beobachten läßt, dazu kommt ein zweites schwächeres Maximum am Nachmittag. Aus der beistehenden Abb. 4, welche die Häufigkeit der Senkungsmaxima unserer Versuchspflanzen in 158 Tagesperioden und zum Vergleiche die Häufigkeit der Senkungsmaxima bei Versuchspflanzen Stoppels in 67 Tagesperioden (gestrichelte Linie) graphisch darstellt, ist ersichtlich, daß die Bewegung der Blätter in unseren Versuchen keineswegs den gewünschten Zusammenhang mit den Veränderungen der Leitfähigkeit zeigen. Im Gegensatz zu Stoppels Versuchspflanzen, die ein scharf ausgeprägtes, der Leitfähigkeitsänderung in der Luft entsprechendes Frequenzmaximum für die Hauptsenkung ergeben, verteilt sich die Häufigkeit der erreichten stärksten Senkung bei unseren Versuchen auf drei Maxima (Mitternacht, 8^h und 11^h), wobei auch das stärkste unter ihnen (8^h) den Leitfähigkeitsverhältnissen in der Luft nicht entspricht.

Aber auch eine genaue statistische Verfolgung der stündlichen Änderung in der Bewegungsrichtung des Blattes, verglichen mit der entsprechenden stündlichen Änderung in der Leitfähigkeit, ergibt das Fehlen jedes Zusammenhanges. Wie im physikalischen Teile näher ausgeführt ist, stehen auf Grund dieser Statistik den Fällen gleichsinniger Veränderung bei beiden Geschehnissen genau soviel Fälle gegensinniger Veränderung gegenüber, ein Verhalten, das jeden Zusammenhang restlos aufhebt.

2. Versuche, der Blattbewegung einen anderen Verlauf durch ein Mesothoriumpräparat aufzuzwingen.

Ähnliche Versuche wurden schon von Stoppel ausgeführt, von denen der eine, wie die Verf.n angibt, infolge allzu starker Wirkung des verwendeten Radiumpräparats zur Schädigung der Versuchspflanze führte, der andere, mit Glühstrumpfstren eines Auerbrenners durchgeführte, bemerkbare Veränderungen in der Blattbewegung zeigte¹.

Für unsere Versuche kam ein Mesothoriumpräparat zur Anwendung, das in einer Kristallisierschale derart untergebracht wurde, daß es nur in der Richtung eines Radius voll wirken konnte; die Füllung der ganzen Schale mit Bleischrotkugeln sorgte für eine gegen die entgegengesetzte Seite hin zunehmende Dämpfung der Wirkung des Präparates. Diese Schale wurde auf eine horizontale rotierende Scheibe gestellt, deren Umlaufzeit 8,8 Stunden betrug. In einer Entfernung von 120 cm kam in der Höhe des Präparates zunächst an zwei diametral gegenüberliegenden Orten je eine Versuchspflanze mit ihrem Registrierapparat zur Aufstellung. Die Veränderung der Leitfähigkeit der Luft bei voller und am stärksten gedämpfter Wirkung des Präparats für die gewählte Entfernung ist im physikalischen Teil der Abhandlung näher angegeben.

Bei vorhandenem Zusammenhang der Blattbewegung mit der Zu- und Abnahme der elektrischen Leitfähigkeit müßte sich ein annähernd acht- bis neunständiger Rhythmus in den gezeichneten Kurven und bei den zwei gleichzeitig arbeitenden Pflanzen in jedem Zeitpunkte ein gegensinniger Verlauf der Bewegung zeigen.

Die zwölf Pflanzen der ersten Versuchsgruppe boten keine Andeutung der geforderten Gesetzmäßigkeit. Im Gegenteil: ganz unabhängig von der durch die Drehung des Präparates gegebenen Rhythmik in der Zu- und Abnahme der Leitfähigkeit führten alle, bis auf eine, die gewöhnliche Hebung und Senkung in den aus dem früheren Kapitel bekannten Varianten aus. Diese eine Ausnahme verdient allerdings unsere weitere Beachtung, da wir aus der beistehenden Abb. 5 ersehen, daß es sich hier um einen ungewohnten Kurvenverlauf handelt. Drei, etwa

¹) Stoppel, a. a. O., S. 661—663.

12 bis 15 Stunden voneinander abstehende starke Senkungsmaxima werden bemerkbar, denen bescheidenere, aber immerhin dem ersten Rhythmus annähernd entsprechende Maxima folgen. Wie aus der Angabe der Wirkungsweise des Präparates ersichtlich ist — der Zeitpunkt vollster Wirkung ist durch ein Blitzzeichen erkenntlich gemacht — steht der Bewegungsrhythmus des Blattes in keinem einfachen Zusammenhang mit den durch das Präparat geschaffenen Veränderungen: bald findet sich das Blitzzeichen unter der Hebung, bald unter der Senkung, bald dazwischen. Immerhin war die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß es sich bei dieser Kurve um den Ausbruch eines komplexen Geschehens handelt¹, bei dem sich zu der bekannten, annähernd 24 stündigen Hebung und Senkung, deren Beeinflussung durch das Leitvermögen der Luft nach dem Früheren kaum mehr in Frage kommt, irgendwelche Reaktion auf die vom Präparate ausgehende Strahlung gesellt. Die sonderbare Tatsache, daß die gleichzeitig arbeitende, ungefähr in der Mitte des Versuchsraumes aufgestellte Pflanze den ungewohnten Kurvenverlauf nicht aufwies, war möglicherweise damit zu erklären, daß die andere, knapp vor der Zimmerwand stehende, der Strahlung durch hinzukommende Reflexwirkung stärker ausgesetzt war als jene. Die Tatsache ferner, daß sich bei keinem weiteren Blatte — das in Frage

¹) Zum erstenmal wurde etwas Derartiges von R. Stoppel (Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten, Zeitschr. f. Bot., 1910, 2, 369) bei den Blüten von *Calendula arvensis* und *Bellis perennis* aufgedeckt, die neben der Reaktion auf einen 6:6stündigen und noch deutlicher neben der Reaktion auf kürzere Beleuchtungswechsel die tagesrhythmischen Bewegungsbestrebungen hervortreten lassen. Über die mögliche Art des Zusammenwirkens photonastischer Reaktionen und autonomer Bestrebungen bei den Bewegungen von Blättern, u. a. von *Phaseolus*, hat sich zunächst ganz im allgemeinen W. Pfeffer in: Der Einfluß von mechanischer Hemmung und Belastung auf die Schlafbewegungen (Abh. der math.-phys. Kl. der sächsischen Gesellsch. der Wissensch., 1911, 32, 274 ff.) ausgesprochen. Eine eingehende Analyse des komplexen Geschehens findet sich in: Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen (Abh. der genannten Gesellsch., 1915, 34), wo unter Hinweis auf Stoppels Versuche mit Blüten (S. 46 ff.) und auf Grund eigener Versuche mit Blättern von *Phaseolus vulg.* (S. 48 ff.) und den andere Verhältnisse zeigenden Blättern von *Flemingia* und *Mimosa* das Zusammengreifen der tagesautonomen Bewegungen und der aitionastischen Reaktionen (S. 124 ff.) weitgehend geklärt wird.

kommende war eines der ersten Versuchspflanzen — die bemerkenswerte Kurve auch nur andeutungsweise wiederholte, ließ die Möglichkeit offen, daß die im Versuchsraum in etwa 3 Meter Entfernung vom Präparate sich seit Beginn der Epikotylstreckung entwickelnden Pflanzen unter dem, wenn auch bedeutend schwächeren, so doch ungefähr zwei Wochen währenden Einflusse der Strahlung soweit verändert waren, daß sie für die im Versuche wirkenden Unterschiede unempfindlich wurden. Da insbesondere aus Molischs Untersuchungen¹ die große Empfindlichkeit der Pflanze der Radiumbestrahlung gegenüber sowohl im tropistischen Verhalten als auch bei anderen Wachstumsvorgängen hervorgeht, war es notwendig, die Versuche mit Berücksichtigung der geschilderten Möglichkeiten zu wiederholen.

Bei den im folgenden Jahre durchgeführten Versuchen wurden die Pflanzen vom Beginn der Epikotylstreckung bis zur Gebrauchsfähigkeit in einem gesonderten dunklen Raume aufgezogen, der durch einen kleinen Vorraum und ein großes Zimmer vom eigentlichen Versuchsraume getrennt ist. Die Temperatur betrug hier um etwa 1—2° weniger als im Versuchsraume, die Feuchtigkeit der Luft höchstens 80%. Die Übersiedelung der versuchsreifen Individuen erfolgte unter Dunkelsturz. Um die Bestrahlung für beide gleichzeitig in Beobachtung stehenden Pflanzen möglichst gleich zu gestalten, wurden beide nebeneinander vor eine Zimmerwand aufgestellt.

Keines der 17 zur Beobachtung gelangten Individuen zeigte irgendwelche Abweichung vom gewöhnlichen Verhalten. Auch der Vergleich der Bewegung im Versuchsraume entwickelter Blätter mit gleichzeitig arbeitenden Individuen aus dem gesonderten Anzuchtraume — es wurden drei solche Parallelversuche durchgeführt — ließ keinen Unterschied erkennen. Es blieb demnach nur die Möglichkeit offen, daß die Beeinflussung durch das radioaktive Präparat während der Vorbereitungen zum Versuche (Befestigung der Blätter am Schreibhebel) genügt, um die Reaktion zu beeinträchtigen. Auch an

¹) Molisch, H., Über Heliotropismus im Radiumlichte. Sitzgsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl. 1911. 120, 1, 305 ff.

—, Über das Treiben von Pflanzen mittels Radium. Ebenda. 1912. 121, 1, 121 ff.

eine gewisse Zeit der Gewöhnung an die, wenn auch nur unbedeutend höhere Temperatur im Versuchsraume konnte vielleicht noch immer gedacht werden, obwohl schon Stoppels entsprechende Versuche einen ziemlich weiten Spielraum für diesen Faktor dargetan hatten¹. Um auch diesem Einwande zu begegnen, wurde das Präparat aus dem Versuchsraume entfernt und erst dann zur Stelle gebracht, als die Blätter durch zwei Tage normale Bewegungskurven geschrieben hatten. Bei diesen Versuchen standen die Pflanzen in einer Entfernung von 240 cm von dem unbewegten, seine volle Wirkung ausübenden Präparate. Das eine Mal dauerte die Wirkung $8\frac{1}{2}$ Stunden, dann 1 Stunde, schließlich ungefähr 24 Stunden. Die Abbildungen 6, a für die achtstündige, b für die einstündige Einwirkung zeigen wohl ganz klar, daß die Blattbewegung durch die vom Präparate ausgehenden Wirkungen, durch seine Strahlung und durch die Erhöhung der Leitfähigkeit der Luft, in keiner Weise irgendwie beeinflußt wird.

Es stellt somit die in Abb. 5 dargestellte Kurve einen Ausnahmefall dar, der nie wieder zur Beobachtung gelangt ist. Am ehesten wird sich der Fall, nachdem die völlige Unwirksamkeit des verwendeten Mesothoriums in zahlreichen, unter Bedachtnahme auf alle denkbaren Möglichkeiten wiederholten Versuchen erwiesen wurde, als extreme Verwirklichung einer nicht selten und auch von Stoppel beobachteten² Bewegungsweise des Phaseolusblattes auffassen lassen, bei der vor dem eigentlichen Senkungsmaximum ein niederer Vorberg in der betreffenden Kurve zum Ausdruck kommt. Die dadurch gekennzeichnete Hebung vor der Senkung zum endgültigen Maximum führt in unserem Falle das Blatt viel weiter nach aufwärts. Etwas Ähnliches, aber in viel weniger ausgeprägter Gesetzmäßigkeit zeigt ein Blatt, das bei Abwesenheit des radioaktiven Präparates die in Abb. 7 dargestellte Kurve gezeichnet hat. Durch diese Bilder vervollständigt sich unsere Vorstellung von der großen Mannigfaltigkeit und individuellen Verschiedenheit der

¹) So schon bei den 1912 mitgeteilten Versuchen. Stoppel, R., Über die Bewegungen der Blätter von Phaseolus bei Konstanz der Außenbedingungen. Ber. d. d. bot. Ges. 1912. 30, 32—33.

²) Vgl. Stoppel, R. 1916. S. 618 u. Abb. 1 (S. 616).

Bewegung der Primärblätter etiolierter Phaseoluspflanzen, deren in vielen Fällen sicher erkennbarer 24stündiger Rhythmus, der aber keineswegs bei allen Individuen zeitlich gleich verläuft, nicht anders als die kurzandauernden Hebungen und Senkungen durch innere Dispositionen des Organismus gegeben ist. Eine Nastie, die man im Sinne der von Stoppel angenommenen Abhängigkeit von den periodischen Änderungen der elektrischen Leitfähigkeit der Luft vielleicht Elektronastie nennen könnte, existiert bei *Phaseolus multiflorus* ebensowenig, wie eine Nastie, die durch Strahlung des verwendeten Mesothoriums veranlaßt wird.

3. Welche Erklärungsmöglichkeiten bieten sich für die abweichenden Versuchsergebnisse Stoppels.

Bei der bekannt exakten Arbeitsweise der Verfasserin ist es ausgeschlossen, daß für das von ihr bei fast allen Pflanzen in zahlreichen Versuchen aufgedeckte regelmäßige Eintreffen des Senkungsmaximums um die vierte Morgenstunde entsprechend dem um diese Zeit auftretenden Hauptmaximum der Leitfähigkeit irgendwelche Versuchs- oder Beobachtungsmängel verantwortlich gemacht werden können. Um die Versuche mit Samen außereuropäischer Herkunft, die eindeutig gegen die zunächst mögliche Annahme eines ererbten, zeitlich gefestigten Tagesrhythmus sprechen, muß man Stoppel ebenso dankbar sein, wie um die vielen mühsamen Versuche über die Beteiligung des Schwerkraftreizes an der Blattbewegung. Es muß daher der Unterschied im Ausfall unserer und Stoppels Versuche dort gesucht werden, wo die Behandlung der Versuchspflanzen eine andere war als bei Stoppel, also in der Zeit von der Quellung des Samens bis zur eben beginnenden Streckung des Epikotyls. Stoppel ließ die Samen vor dem Anbau in Wasser von Zimmertemperatur quellen und beließ die Töpfe mit den Keimlingen bis zum bezeichneten Zeitpunkte in einem wohl annähernd gleichmäßig temperierten Gewächshause. Wie schon eingangs erwähnt, wurden die Samen für unsere Versuche ohne Vorquellung wurzelrecht in Erde gepflanzt und die Pflanzen bis zur beginnenden Sproßstreckung, vor direkter Sonnenbestrahlung geschützt, im Versuchssüdhaus belassen, dessen Temperaturverhältnisse die stärksten Kontraste aufweisen. Bei bedecktem

Himmel und von Sonnenunter- bis -aufgang entspricht die Temperatur hier, wenn, wie bei unseren Versuchen, für reichliche Durchlüftung gesorgt wird, annähernd der Außentemperatur, bei Sonnenbestrahlung hingegen, die an klaren Tagen um 9 Uhr beginnt und bis Sonnenuntergang andauert, kann trotz Dämpfung durch Vorhänge und Durchlüftung die Temperatur weit über 30° ansteigen. Wenn wir von individuellen Schwankungen jetzt absehen — und solche sind, wie gleichzeitig arbeitende Blätter aus Pflanzengruppen zeigten, die vom Anbaue an unter vollkommen gleichen Bedingungen lebten, zweifellos in hohem Maße vorhanden —, so können die Unterschiede für den allgemeinen Bewegungsverlauf und insbesondere für den Zeitpunkt des Senkungsmaximums nur auf den Verschiedenheiten beruhen, die von der Quellung bis zur beginnenden Epikotylstreckung, also während einer Zeitspanne von durchschnittlich 6—8 Tagen, das Leben des Keimlings beeinflusst haben. Von der Sproßstreckung an waren bekanntlich die Außenfaktoren für alle Individuen gleich; zudem geht aus Stoppels Versuchen¹ hervor, daß vorhergehende periodische Temperaturveränderungen auf versuchsfertige oder sich streckende Pflanzen ohne Nachwirkung bleiben, wenn die Pflanzen hernach bei konstanter Temperatur beobachtet werden. Und auf die Temperatur kommt es zweifellos in der kritischen ersten Entwicklungszeit vor allem an, denn die Lichtunterschiede an trüben und klaren Tagen dürften für fast vollständig von Erde bedeckte Samen keine nennenswerte Bedeutung haben.

Eine nachträgliche Prüfung der Versuchsergebnisse bei Berücksichtigung der Bedingungen, unter denen die erste Entwicklung des Keimlings vor sich ging, deren Verfolgung an der Hand freundlichst zur Verfügung gestellter meteorologischer Tabellen² leicht möglich war, ergab, daß das Bewegungsbild um so gesetzmäßiger ausfällt, und um so klarer die 24stündige Periode zeigt, je günstiger die Temperaturverhältnisse in der kritischen Zeit waren. Die Schwingungsamplitude der großen Periode ist ansehnlich, die Ausprägung des Senkungsmaximums

¹) Stoppel, a. a. O., S. 618ff.

²) Hierfür danken wir Herrn Kollegen A. Defant, dem Vorstande unseres Institutes für kosmische Physik.

ist deutlich, die kleinen Oszillationen sind weniger störend, wenn der Keimungsbeginn an schönen Tagen einsetzte, trübe Tage, wie solche bei uns im Juni oft mit einem Tagesmittel von nur $8-10^{\circ}$ häufig sind, lieferten ganz träge Individuen oder Pflanzen mit stark veränderlichem Bewegungsbilde. Hierbei stellte es sich heraus, daß schon der von der Temperatur sehr abhängige Verlauf der Quellung für das Bewegungsbild der entwickelten Blätter ausschlaggebend sein könnte, denn der Vergleich von Pflanzen, die beim Anbau und nur in den ersten zwei Tagen tiefer Temperatur ausgesetzt waren, mit Pflanzen, die erst nach 3—4 Tagen unter ungünstige Verhältnisse kamen, zeigte ganz auffallend eine Bevorzugung dieser vor jenen. In dieser Beziehung sind auch einige Parallelversuche lehrreich, die mit Pflanzen aus vorjährigem Samen und mit Pflanzen aus zweijährigem Saatgute gleicher Herkunft durchgeführt wurden. Wie die beigegebenen Abbildungen zeigen (Abb. 8), weichen die Bewegungskurven solcher vom Anbeginn unter gleichen Bedingungen lebender, gleichzeitig beobachteter Individuen sehr weit voneinander ab. Wenn bedacht wird, daß ältere Samen schon wegen der stärkeren Eintrocknung der Wasseraufnahme zunächst mehr Widerstand entgegensetzen als frische, somit auch bei jenen, die mit der Quellung einsetzenden stofflichen Umsätze zum mindesten in der ersten Zeit zeitlich und graduell anders verlaufend anzunehmen sind als bei diesen, so mag aus dem verschiedenen Ausfall der Bewegung der entwickelten Primärblätter die große Bedeutung des Verlaufes der ersten Keimungsschritte für die ganze folgende Lebenszeit des Individuums bei konstanten Außenbedingungen ermessen werden. Und dieser Gedanke festigt unsere Vorstellung von der vollkommen autonomen¹ Natur der in Frage kommenden Bewegung, deren in sehr vielen Fällen annähernd 24stündige Periodizität, die sich bald über wenige, bald aber auch, allmählich ausklingend, über 6 bis 8 Tage erstrecken kann, uns mit Rücksicht auf das durch alle Zeit unter dem Wechsel von Licht und Dunkelheit verbrachte Leben der Art nicht weiter wundern soll. Sehr sonderbar und für Pflanzen von Standorten verschiedener geographischer Länge ganz unverständlich wäre allerdings die

¹) Im mehrfach klar ausgesprochenen Sinne Pfeffers.

Konstanz der Zeitpunkte für die Umkehrung der Bewegungsrichtung, insbesondere des Senkungsmaximums. Nach unseren Versuchen gibt es eine solche Konstanz nicht, Stoppel konnte sie beobachten. Auf Grund des vorhin Dargelegten wird dies verständlich. Stoppel hat alle Versuchspflanzen jeder Herkunft vom Quellungsbeginn der Samen an unter annähernd gleichen Bedingungen herangezogen; die ersten Schritte aus dem latenten Leben des Samens erfolgten bei allen Individuen, soweit wir dies ermessen können, gleichartig und inaugurierten derart einen gleichartigen Verlauf im stofflichen Ab- und Aufbau, als dessen schließliche energetische Ausprägung die Blattbewegung unter konstanten Außenbedingungen eben auch gleichartig in Erscheinung treten mußte. Stoppel hatte zudem das Glück, Individuen weitgehend gleichartiger Konstitution zu beobachten und dürfte unbewußt die Samen stets um dieselbe Stunde des Tages ins Wasser gelegt haben.

Über die mannigfaltigen Versuche Stoppels, durch Änderungen des angenommenen Potentialgefälles zwischen Wurzel und Blatt einen direkten Beweis für den Einfluß der Leitfähigkeit der umgebenden Luft auf die Blattbewegung zu erbringen, ist, was die physikalischen Voraussetzungen betrifft, einleitend schon gesprochen worden. Hier sei auf Grund eigener Erfahrungen über die Veränderlichkeit des Bewegungsbildes in aufeinanderfolgenden Tagen, wobei es sehr darauf ankommt, ob sich das Blatt am Beginn, im Höhepunkte oder mehr gegen das Ausklingen seiner rhythmischen Bewegungsperiode befindet, nur bemerkt, daß die Entscheidung sehr schwer fallen dürfte, ob eine beobachtete Änderung im Bewegungsverlaufe die Folge experimentell veränderter Außenfaktoren ist oder nicht. Zudem erscheint es bedenklich, daß gerade der erste Versuch, der Stoppel in ihren theoretischen Annahmen Recht zu geben scheint und sie zu ähnlichen und allen weiteren Versuchen ermuntert hat, nach ihrer eigenen Mitteilung nur dies eine Mal gelang¹.

B. Physikalischer Teil.

1. Messung der elektrischen Leitfähigkeit der Luft.

Zu dieser Messung wurde eine Registriermethode angewandt; eine ausführliche Beschreibung mit Angabe der Details

¹) Stoppel, a. a. O., S. 639.

findet sich in einem Berichte¹ über luftelektrische Messungen im Jahre 1910, auf den hiermit verwiesen sei. Hier soll nur das Wesentliche kurz zusammengefaßt werden.

Das Meßinstrument ist ein mechanisch registrierendes Elektrometer nach Benndorf, ein Apparat vom Typus der Quadrantenelektrometer, bei dem ein Uhrwerk einerseits den Registrierstreifen gleichmäßig vorschiebt, andererseits Minutenkontakte herstellt, wobei durch kleine Elektromagnete ein mit der »Nadel« (Lemniskate) des Instruments starr verbundener, aber von ihr isolierter Zeiger herabgedrückt wird, so daß er mittels zwischengelegten Blaupapieres punktförmige Marken auf den Registrierstreifen erzeugt und dadurch (in Minutenintervallen) den Ladungszustand der Nadel registriert. Die Nadel ist hier dauernd mit dem »Zerstreuungskörper« leitend verbunden. Das früher erwähnte Uhrwerk erfüllt — mittels eines auf die Minutenzeigerachse aufgesetzten, mit Kontaktstiften versehenen Zylinders — noch folgende Funktion: Einige Minuten vor Beginn einer runden Stunde wird die Nadel geerdet; hierbei entstehen einige Punkte, die die Nullage der Nadel kennzeichnen und zugleich eine Zeitmarke darstellen; einige Minuten später wird vorübergehend eine Verbindung der Nadel mit einer Hilfsbatterie hergestellt, so daß sie geladen wird und einen Ausschlag macht, worauf der Kontakt gelöst wird. Bis zur nächsten Erdung (also etwas über $\frac{1}{4}$ Stunden) bleibt das System (Nadel + Zerstreuungskörper) isoliert und entladet sich langsamer oder rascher, je nach der gerade vorhandenen Leitfähigkeit der Luft, wobei der Verlauf der Entladung durch die Registrierkurve abgebildet wird. Die Differenz der Logarithmen des Anfangs- und des Endausschlages sind der mittleren polaren Leitfähigkeit während dieser Zeit proportional; hier wurde negatives Vorzeichen der Aufladung gewählt, also die positive (d. h. auf der Anwesenheit positiver Ionen beruhende) polare Leitfähigkeit in willkürlichen Einheiten gemessen. Mit Rücksicht auf den Zweck der Untersuchung: Prüfung des täglichen Ganges und seines Verhaltens zum Verlauf der Blattbewegungen, wurde von einer Umrechnung in absolute Einheiten abgesehen. Auch wurde der — genau genommen für ein rund $\frac{1}{4}$ stündiges Inter-

¹) Schweidler, E. v., Sitzsber. d. Wiener Akad., Abt. IIa. 1910. **119**, 1839.

vall geltende — berechnete Wert der Leitfähigkeit als Repräsentant der mittleren Leitfähigkeit eines Stundenintervalles in die Urtabellen eingetragen.

Die Dunkelheit des Raumes, die eine genaue Überwachung des Apparates erschwerte, die infolge der Anwesenheit der Pflanzen für elektrische Versuche nicht sehr günstigen Feuchtigkeitsverhältnisse und endlich der Umstand, daß der Beobachtungsraum überhaupt möglichst selten betreten werden durfte, führten zu mancherlei Störungen (Isolationsfehler, Kontaktfehler u. dgl.), so daß eine ziemliche Anzahl von Beobachtungsstunden kein verwertbares Material ergab; immerhin verblieben 424 brauchbare Stundenintervalle, also eine für die Ableitung von Gesetzmäßigkeiten nicht allzukleine Zahl.

Bezüglich des täglichen Ganges ergab sich nun das in der folgenden Tabelle dargestellte Resultat; dabei enthält die zweite Kolumne die Anzahl der zur Mittelberechnung verwendeten Einzelmessungen, die dritte den direkt berechneten Mittelwert des betreffenden Intervalles, die vierte die nach dem Schema

$$\frac{1}{4} (x_{k-1} + 2x_k + x_{k+1})$$
 ausgeglichenen Werte.

Man erkennt ein Hauptmaximum zwischen 3^h und 4^h, ein Hauptminimum zwischen 12^h und 13^h, ein sekundäres Maximum zwischen 15^h und 16^h und ein sekundäres Minimum zwischen 17^h und 18^h, bzw. bei den ausgeglichenen Werten zwischen 18^h und 19^h. Die Amplitude ist allerdings nicht groß (etwa 6%), aber der reelle Charakter der Erscheinung unzweifelhaft.

Damit ist die eine Voraussetzung R. Stoppels (deren experimentelle Stützung durch Stoppels spätere Versuche uns bei Beginn unserer Arbeit noch unbekannt war) in ihrer Richtigkeit bestätigt, nämlich daß in geschlossenen Räumen eine Periodizität der Leitfähigkeit von ähnlicher Form wie im Freien vorhanden sei, was von vorneherein (vgl. Einleitung) als zweifelhaft gelten mußte.

Es sei schon hier bemerkt, daß H. W. Schlenk im selben Raume mit einer im wesentlichen gleichen, nur in Details verbesserten Anordnung und unter günstigeren Nebenbedingungen unsere Versuche fortgesetzt hat. Seine im Winter-Frühjahr 1921/1922 erhaltenen (noch nicht veröffentlichten) Resultate

Tabelle des täglichen Ganges der Leitfähigkeit.

| Intervall | Zahl d. Beob. | Mittel | Mittel, ausgegl. |
|-------------------|------------------|--------------|---------------------|
| 0— 1 ^h | 16 | 201,5 | 204,4 |
| 1— 2 | 17 | 207 | 205,9 |
| 2— 3 | 14 | 208 | 208,5 |
| 3— 4 | 14 | 211 | 209,6 |
| 4— 5 | 17 | 208,5 | 209,5 |
| 5— 6 | 15 | 210 | 208,9 |
| 6— 7 | 17 | 207 | 205,0 |
| 7— 8 | 16 | 196 | 199,0 |
| 8— 9 | 15 | 197 | 196,4 |
| 9—10 | 16 | 195,5 | 195,0 |
| 10—11 | 17 | 192 | 191,9 |
| 11—12 | 18 | 188 | 187,5 |
| 12—13 | 19 | 182* | 184,9* |
| 13—14 | 17 | 187,5 | 189,4 |
| 14—15 | 23 | 200,5 | 192,8 |
| 15—16 | 21 | 202,5 | 200,8 |
| 16—17 | 20 | 197,5 | 195,8 |
| 17—18 | 20 | 185,5* | 190,0 |
| 18—19 | 18 | 191,5 | 189,5* |
| 19—20 | 20 | 189,5 | 190,2 |
| 20—21 | 19 | 190,5 | 190,6 |
| 21—22 | 18 | 192 | 193,6 |
| 22—23 | 18 | 201 | 200,4 |
| 23—24 | 19 | 207,5 | 204,4 |
| Tagesmittel | 424 | 197,8 | 197,8 |

stimmen mit obigen Ergebnissen qualitativ überein; die Amplitude ist sogar noch beträchtlich erhöht, die Lage des Hauptmaximums etwas (um etwa 2 Stunden) verspätet. Zugleich ergab sich, daß auch unperiodische Änderungen der Leitfähigkeit (z. B. Erhöhung bei Föhn oder Westwettereinbruch oder Erniedrigungen bei antizyklonalem dunstigen Wetter oder Nebel) wider Erwarten im geschlossenen Raume ohne merkliche Verspätung und in überraschend großem absoluten Betrage sich einstellen; ferner daß die Ursache dieser Erscheinung in der Änderung der Zahl der ionenadsorbierenden Staubkerne liegt, die in viel stärkerem Maße den Änderungen in der Freiluft parallel geht, als man es gefühlsmäßig für einen gut verschlossenen kellerartigen Raum erwarten möchte.

Der zweite Teil von R. Stoppels Ergebnissen, der Parallelismus zum täglichen Gang der Blattbewegung,

hat sich bei unsern Versuchen nicht bestätigt, wie bereits im physiologischen Teile ausgeführt wurde.

Zur Untersuchung der Frage, ob dies vielleicht in unserem Falle durch die relativ kleine Amplitude im täglichen Gange der Leitfähigkeit bedingt sei, und ob nicht vielleicht zwischen den unperiodischen Änderungen der beiden Größen Leitfähigkeit und Blattstellung ein Zusammenhang bestehe, wurde das Beobachtungsmaterial in folgender Weise statistisch bearbeitet.

Aus den Registrierstreifen wurden alle Stundenintervalle herausgesucht, für die sowohl Leitfähigkeit als auch Blattbewegung aufgezeichnet waren. Es wurde nun ausgezählt, wie oft die Änderung der Leitfähigkeit und der Blattbewegung von einem Stundenintervall zum unmittelbar folgenden positiv, negativ oder unmerklich war. Wenn beide Änderungen positiv oder beide negativ waren, wurde der Fall als »gleichsinnig« gezählt; wenn die eine Änderung positiv, die andere negativ war, dagegen als »entgegengesetzt«; war endlich eine der beiden Änderungen oder alle beide Null, so galt der Fall als »unbestimmt«. Nach Stoppels Annahme wäre ein Überwiegen der »gleichsinnigen« Fälle zu erwarten, da die Änderung vom Standpunkte der Registrierkurve beurteilt wird, also das Kurvenmaximum einer tiefsten Blattstellung entspricht.

Die Statistik der 298 beobachteten Fälle lieferte 83 »gleichsinnige«, 84 »entgegengesetzte« und 131 »unbestimmte«.

Gleichsinniges und entgegengesetztes Verhalten sind in so nahe gleicher Anzahl vertreten, als dies nur die Wahrscheinlichkeitsrechnung bei tatsächlicher Unabhängigkeit der beiden Ereignisse und reiner Zufälligkeit ihrer Kombination voraussehen läßt.

2. Versuche mit ionisierend wirkenden radioaktiven Präparaten.

Die Versuchsanordnung sowohl als die (negativen) Ergebnisse sind bereits im physiologischen Teile ausführlich besprochen. Hier seien nur einige quantitative Daten nachgetragen. Die wirksame radioaktive Substanz war ein Mesothorpräparat, eingeschlossen in einer Hartgummikapsel, die auf der einen Seite mit einem Glimmerplättchen bedeckt war. Nach der üblichen Bemessung in »Radiumäquivalenten«, d. i. die Menge

von Radium-Element, deren Gammastrahlung dieselbe Stärke besitzt wie die des zu messenden Präparates, war unser Mesothorium mit 0,3 mg zu bewerten.

Durch Vorversuche im physikalischen Institute wurde festgestellt, in welchem Maße die natürliche Leitfähigkeit der Luft geändert wurde, wenn das Mesothor in der später gewählten Anordnung (vgl. Physiol. Teil) aus 120 cm Entfernung je nach der Stellung der absorbierenden Hülle mit minimaler oder maximaler Intensität ionisierend wirkte.

Das Ergebnis war:

| | | |
|---------------------------|------------------------|-----|
| Mesothor nicht vorhanden: | Leitf. in willk. Einh. | 100 |
| „ minimal strahlend: | „ „ „ „ | 123 |
| „ maximal | „ : „ „ „ „ | 293 |

Die Differenzen sind also groß genug, um merkbar zu sein, da sie die natürlichen Schwankungen der Leitfähigkeit beträchtlich übersteigen, aber doch nicht so groß, daß eine direkte schädigende Einwirkung der Strahlung zu erwarten wäre.

Zusammenfassung.

1. Die Voraussetzung R. Stoppels, die durch spätere Versuche der Verfasserin ihre experimentelle Stützung fand, wurde als zutreffend befunden: auch in geschlossenen Räumen ist eine Periodizität der elektrischen Leitfähigkeit der Luft von ähnlicher Form wie im Freien vorhanden.

2. Die periodische Bewegung der Primärblätter etiolierter Phaseoluspflanzen hat keinen Zusammenhang mit den Änderungen der Leitfähigkeit. Dies ergibt sich aus dem Vergleich der gleichzeitig registrierten Veränderungen beider Geschehnisse im gleichen Raume und aus dem Ausbleiben der Reaktion nachweislich aktionsfähiger Blätter auf rhythmische Änderungen der Luftionisierung, wie sie künstlich durch ein Mesothoriumpräparat erzielt werden. Hierbei erweist sich die Pflanze auch der aktinischen Wirkung des Präparats gegenüber völlig indifferent.

3. Die periodische Bewegung der Primärblätter, die erst nach Vollendung des Streckungswachstums von Epikotyl und Blattstiel rein zutage tritt, ist sowohl rücksichtlich der Zeit und Amplitude als auch rücksichtlich der Häufigkeit und Form kleiner

Oszillationen und der Dauer der Beweglichkeit bei den einzelnen Pflanzen sehr verschieden. Abgesehen von stark fühlbaren individuellen Schwankungen hat bei nachträglich gleichen Außenbedingungen die Temperatur in den ersten Keimungsstadien (mit viel Wahrscheinlichkeit schon bei der Quellung) auf das Bewegungsbild der erwachsenen Primärblätter einen entscheidenden Einfluß. Dadurch wird die Bewegung als autonomer Vorgang im Sinne Pfeffers gut gekennzeichnet.

4. Die Gleichartigkeit des Bewegungsbildes bei den Versuchspflanzen Stoppels läßt sich durch weitgehende innere Übereinstimmung der betreffenden Individuen und durch die annähernd gleiche Behandlung des Saatgutes von der Quellung an erklären.

Tafelerklärung.

Tafel V.

Abb. 1. Ind. Nr. 1 (1920); vom 5. V. 16^{15h} bis 7. V. 17^h.
Blattbewegung bei gleichzeitiger Streckung des Blattstiels.

Abb. 2. Ind. Nr. 30 (1920); vom 12. VII. 11^h bis 15. VII. 16^{30h}.
Veränderlichkeit des Bewegungsbildes in aufeinanderfolgenden Tagen.

Abb. 3. a) Ind. Nr. 5 (1920); vom 13. V. 0^h bis 15. V. 16^{30h}.
Bewegungsbild ohne Schwingungen kurzer Dauer.

b) Ind. Nr. 8 (1921); vom 23. VI. 19^h bis 27. VI. 3^h.
Bewegungsbild mit sehr regelmäßigen Schwingungen kurzer Dauer.

Abb. 4. Frequenzkurve für das Eintreten des Senkungsmaximums in 158 Tagesperioden; zum Vergleich (gestrichelte Linie) das Senkungsmaximum in 67 Tagesperioden bei den Versuchen Stoppels.

Tafel VI.

Abb. 5. Ind. Nr. 26 (1920); vom 1. VII. 17^h bis 4. VII. 14^{15h}.
Erklärung im Text.

Abb. 6. a) Ind. Nr. 18 (1921); vom 20. VII. 22^h bis 23. VII. 21^h.
Unbeeinflussbarkeit der Bewegung durch ungefähr achtstündige (22. VII. 13^{30h}—22^h) Einwirkung des Mesothoriums.

b) Ind. Nr. 20 (1921); vom 26. VII. 0^h bis 28. VII. 5^h.
Unbeeinflussbarkeit der Bewegung durch zweimalige einstündige (27. VII. 12^{30h}—13^{30h} und 21^{50h}—22^{50h}) Einwirkung des Mesothoriums.

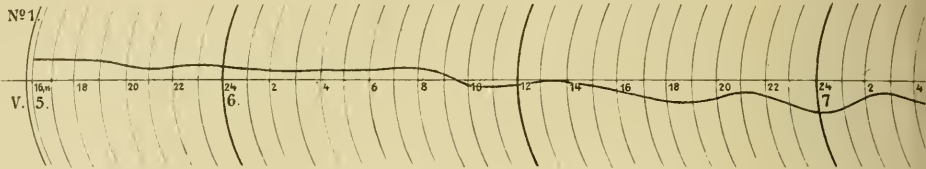
Abb. 7. Ind. Nr. 17 (1920); vom 9. VI. 18^h bis 12. VI. 16^{50h}.
Erklärung im Text.

Abb. 8. a) Ind. Nr. 5 (1921); vom 14. VI. 18^h bis 17. VI. 17^h.

b) Ind. Nr. 4 (1921); gleichzeitig. Nr. 5 aus einjährigem, Nr. 4 aus zweijährigem Samen.

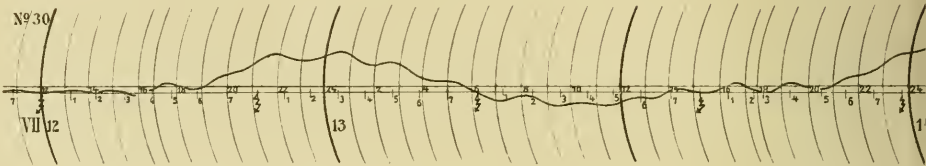
Nº 11

V. 5.



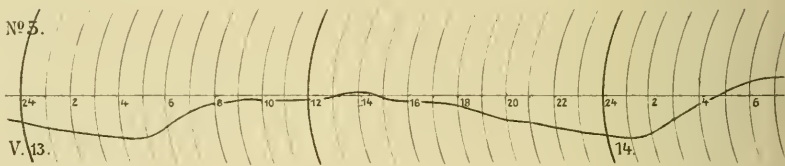
Nº 30

VII. 12



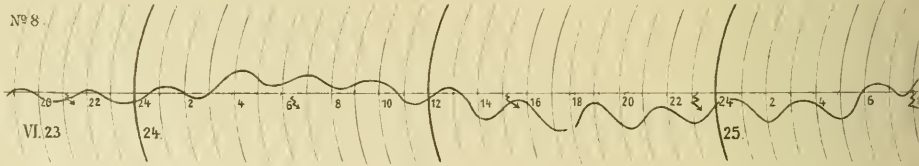
Nº 5.

V. 13.



Nº 8.

VI. 23



Nº 26

VII. 1

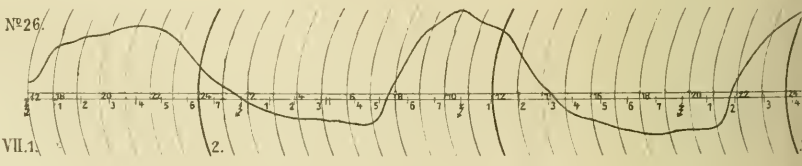
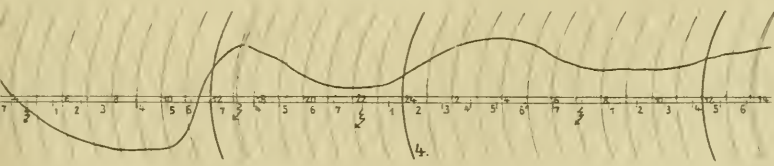
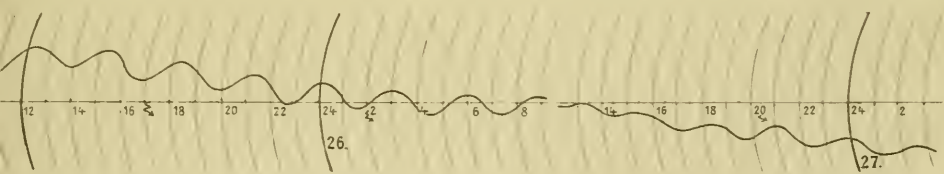
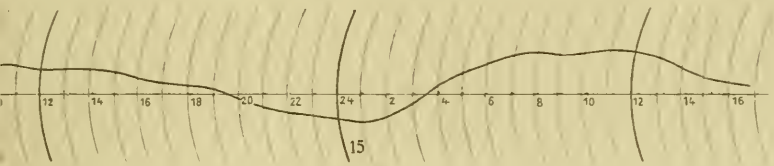
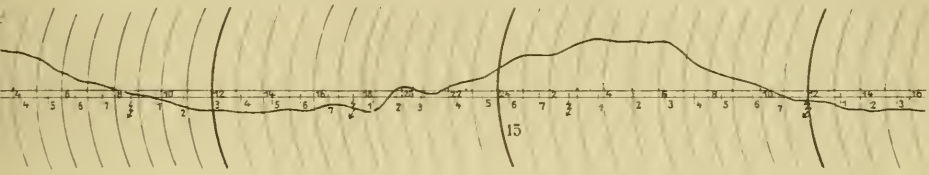
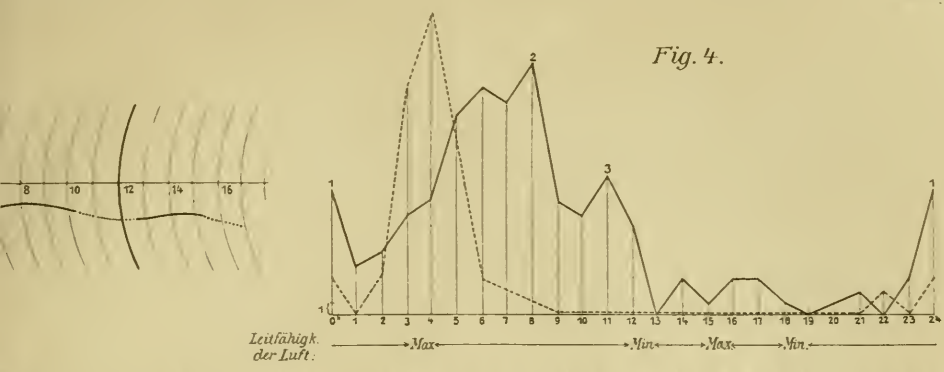
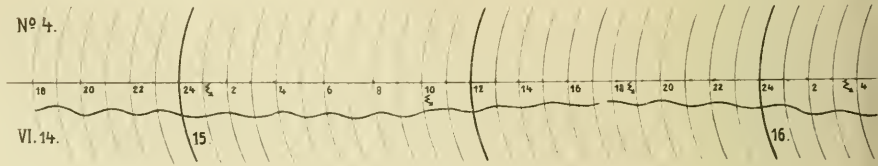
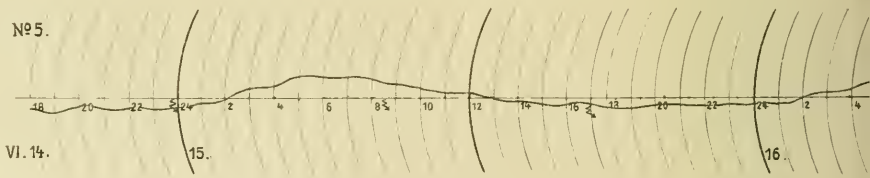
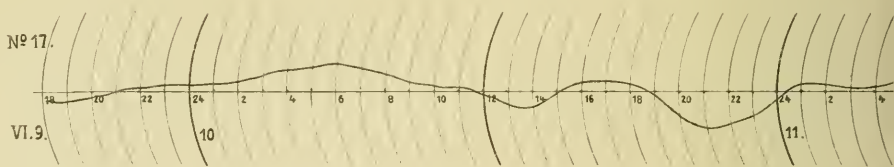
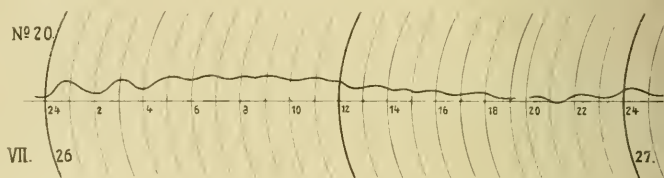
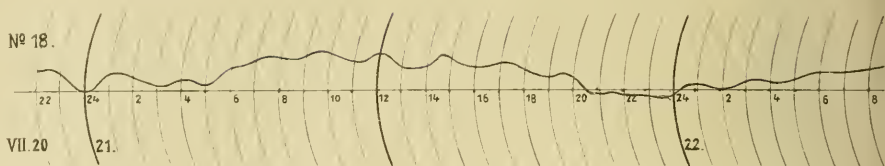
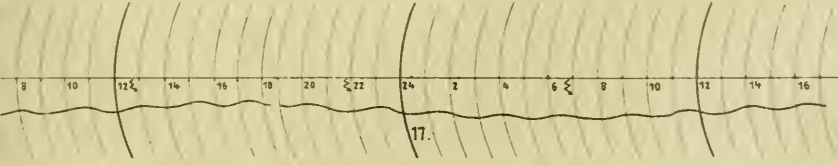
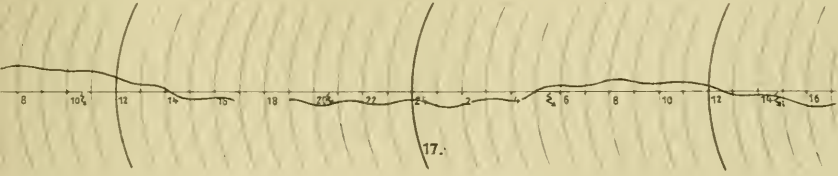
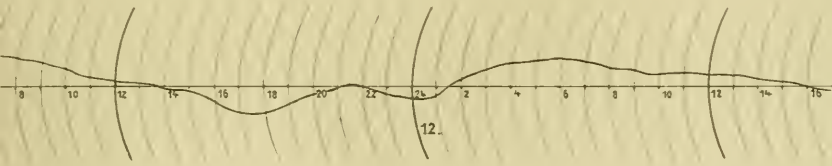
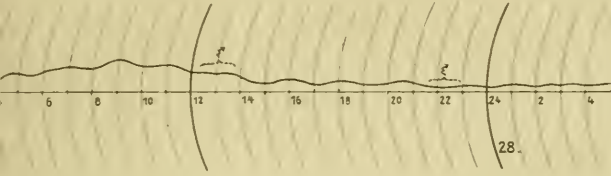
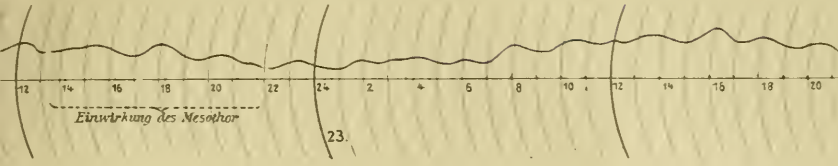


Fig. 4.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Sperlich Adolf, Schweidler E.

Artikel/Article: [Die Bewegung der Primärblätter bei etiolierten Keimpflanzen von Phaseolus multiflorus. 577-597](#)