

# Über thermonastische Krümmungen der Drosera-Tentakel.

Von  
W. Benecke.

LIBRARY  
NEW YORK  
BOTANICAL  
GARDEN.

Im vierten Kapitel seines Buches über insektenfressende Pflanzen hat Darwin<sup>1)</sup> Beobachtungen über die Wirkung von Temperaturerhöhungen auf die Blätter von *Drosera rotundifolia* veröffentlicht; seine zahlreichen Versuche führten ihn zu dem Ergebnis, daß die Blätter auf Temperaturerhöhung mit Einbiegung ihrer Tentakel antworten; diese führen also nach Darwin Bewegungen aus, die wir heutigen Tags als thermonastische bezeichnen.

Brachte er nämlich *Droserablätter* in destilliertes Wasser, das eine Temperatur von  $46,1-51,6^{\circ}$  hatte, so fand rasche Einkrümmung der Tentakel statt; ebenso wirkte minder hoch temperiertes Wasser, nur trat in solchem der Erfolg langsamer ein; in Wasser von  $37^{\circ}$  reagierte ein Blatt beispielsweise gar nicht, ein anderes zeigte nach 6 Minuten nur unbedeutende Biegung einiger Tentakel; nach 10 Minuten war die Krümmung nur wenig stärker geworden. Betrug die Wassertemperatur  $40-41^{\circ}$ , so fand nach 6 Minuten mäßige Einbiegung statt. In Wasser von  $43,3^{\circ}$  erfolgte nach 6-7 Minuten beträchtliche Tentakelkrümmung. — Betrug die Temperatur des Wassers  $54,4^{\circ}$  oder mehr, so unterblieb die Krümmung, ohne daß die Blätter abstarben; sie waren »wärmestarr« geworden.

Durch das »warme Bad«, so fand Darwin weiter, war die Empfindlichkeit der Blätter gegen chemische Reize gesteigert worden; Blätter, die in Wasser verweilt hatten, dessen Tempe-

<sup>1)</sup> Übersetzung von Carus. Stuttgart 1876.

ratur auf  $43,3^{\circ}$  stieg, krümmten ihre Tentakel schneller um ein Stückchen Fleisch, als solche, die aus dem Wasser herausgenommen wurden, ehe die Temperatur diese Höhe erreicht hatte. Auch zeigten Blätter, die in Wasser von  $54,4^{\circ}$  gelegen hatten, in Ammoniumkarbonatlösungen, die so stark waren (ca.  $1\%$ ), daß sie sonst keine Krümmung bewirkten, Einbiegung ihrer Tentakel.

Zu diesen Angaben Darwins nahm im Jahre 1896 Correns<sup>1)</sup> Stellung; er konnte die Versuchsergebnisse Darwins durchaus bestätigen, kam jedoch zu einer anderen Deutung derselben; Darwin hatte alle seine Versuche über die Wirkung erhöhter Temperatur derart angestellt, daß er die *Droserablätter* in warmes Wasser einlegte; Correns ergänzte, was offenbar notwendig war, diese Versuche durch solche, bei denen er ganze Pflanzen in Luft »langsamer oder rascher bis zu jenem Grad erwärmte, bei dem Darwin an den im Wasser liegenden Blättern eine Reaktion beobachtet hatte.« Hierbei konnte er nicht beobachten, daß Temperaturerhöhung Einbiegung der Tentakel auslöste; da er andererseits, wie erwähnt, fand, daß Blätter in warmem Wasser sich ganz so verhielten, wie es Darwin angegeben hatte, wurde er zu folgendem Schluß gedrängt: »Das destillierte Wasser wirkt schon bei gewöhnlicher Temperatur reizend, wengleich zumeist nur in fast verschwindendem Grade; die Temperaturerhöhung beschleunigt und verstärkt die Reaktion nur.« Hierdurch war also das Wasser zum auslösenden Faktor geworden, die Höhe der Temperatur war nur mehr formale Bedingung. Die von Darwin beobachteten Krümmungen waren nicht als thermoplastische, sondern als hydronastische anzusprechen. Correns konnte sich übrigens bei dieser Deutung auf einige Angaben von Darwin selbst berufen; dieser gibt nämlich an, daß ca.  $10\%$  aller untersuchten Blätter in destilliertem Wasser von gewöhnlicher Temperatur Einkrümmung zahlreicher Tentakel zeigte. An einer anderen Stelle sagt er, daß Tentakel an den Blättern von Pflanzen, die in Luft von  $23,8^{\circ}$  gehalten worden waren, in gleich hoch temperiertes Wasser gebracht, ihre Tentakel in geringem Grade einbogen. —

<sup>1)</sup> Botanische Zeitung 1896, Bd. 54, S. 21.

Ich selbst wurde dazu geführt, zu diesen Fragen Stellung zu nehmen, als ich im vorigen Jahr damit begann, Versuche über die chemische Reizbarkeit der *Drosera*-Tentakel anzustellen. Denn es leuchtet ein, daß, falls bei einer Pflanze hydronastische Reizbewegungen vorkommen, chemonastische, durch in Wasser gelöste Stoffe bewirkte Krümmungen unabhängig von jenen nicht studiert werden können, und daß die Kombination beider Reizwirkungen zu verwickelten Ergebnissen führen kann. Auf alle Fälle mußte ich prüfen, wie hohe Temperaturen bei den chemonastischen Versuchen in Anwendung kommen dürfen, ohne daß Gefahr vorliegt, daß chemonastische Reizung vollkommen durch hydronastische verschleiert wird.

Wider mein Erwarten führten mich meine Versuchsergebnisse zu der alten Darwinschen Erklärung zurück. Da ich hoffe, daß meine Versuche, welche die Darwinschen in mannigfacher Weise ergänzen, bei einer zusammenfassenden Bearbeitung thermonastischer Reizkrümmungen mit verwertet werden können, möchte ich im folgenden alles, was ich über thermonastische Reizbarkeit an drei *Drosera*-arten ermittelte, zusammenstellen; es handelt sich um Versuche, die teilweise nach der Darwinschen Methode des Einlegens in warmes Wasser, teilweise nach der Corrensschen der Erwärmung im Luftbad ausgeführt wurden.

*Drosera rotundifolia*: Ich besorgte mir *Drosera rotundifolia* von einem Moor aus der Nähe Kiels und züchtete die Pflanzen in großen, mit *Sphagnum* gefüllten Schalen im botanischen Garten weiter. Fast immer dienten solche Blätter zu den Versuchen, die am natürlichen Standort ganz oder beinahe ganz ausgewachsen waren. Die meisten Versuche wurden im August des vorigen Jahres, einige wenige im Mai dieses Jahres ausgeführt.

Zunächst stellte ich eine Anzahl Versuche nach Darwins Methode in verschieden hoch temperiertem Wasser an; sie ergaben Bestätigung, in einzelnen Punkten Erweiterung der Darwinschen Angaben. Die Blätter wurden vorsichtig abgeschnitten, mit dem Stiel in eine Kornetpinzette eingeklemmt und in ein mit reinem destilliertem Wasser gefülltes kleines Becherglas mittelst eines kleinen Stativs derart hineingehängt,

daß es allseitig von Wasser umspült war; die Temperatur wurde auf einem gleichzeitig in das Wasser tauchenden Thermometer abgelesen, und die ganze Vorrichtung entweder in einen Thermostaten gestellt, oder aber das Wasser in dem Becherglas einfach dadurch erwärmt, daß letzteres auf ein Wasserbad gestellt wurde. Nicht selten wurden auch Blätter direkt in das Wasser geworfen, eine Methode, die zwar die Bequemlichkeit der Ausführung für sich hat, sonst aber wegen der Gefahr einer Kontaktreizung nicht so empfehlenswert ist. — War das Wasser, in das die Blätter gelangten,  $50-52^{\circ}$  warm, so trat entweder sofort Tentakelkrümmung ein, oder doch, falls das Blatt weniger gut reagierte, nach kurzer Zeit; z. B. war in einem Fall zu beobachten, daß nach 2—3 Minuten die Krümmung einsetzte, nach weiteren 11 Minuten die Tentakel etwa senkrecht zur Blattfläche standen; 3 Minuten später waren sie krallenförmig gebogen. Sehr auffällig ist die enorme Schleimproduktion solcher, in warmes Wasser gebrachter Blätter; der Schleim hängt in großen Tropfen an den Tentakeln, wenn das Blatt aus dem Wasser herausgenommen wird. Einen Ausgleich der Krümmung nach der eben geschilderten Behandlung der Blätter mit Wasser von  $50^{\circ}$  konnte ich nie beobachten, auch dann nicht, wenn die Blätter nach dem Versuch lange Zeit in feuchten Kammern bei gewöhnlicher Temperatur gehalten wurden.

Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte ich, ebenso wie Darwin und Correns, dann, wenn ich das Wasser langsam auf etwa  $50^{\circ}$  erwärmte. Brachte ich z. B. ein Blatt in Wasser von  $18^{\circ}$  und erwärmte dasselbe im Verlauf einer halben Stunde auf  $48^{\circ}$ , so trat der Beginn der Einkrümmung bei letztgenannter Temperatur deutlich in die Erscheinung.

Über die Frage, wie Wasser wirkt, das nicht ganz so hoch erwärmt wird, liegen nur die wenigen Angaben Darwins vor, die ich am Eingang zitierte; ich suchte dieselben zu erweitern, fand dabei jedoch, daß man nur zu Durchschnittswerten gelangen kann wegen der starken individuellen Unterschiede in der Reaktion der Blätter, die allen mit *Drosera* arbeitenden Forschern schon aufgefallen sind. Auf Grund meiner Versuche, bei denen die Blätter sofort in Wasser von der betref-

fenden Temperatur gelangten, kann folgendes als feststehend erachtet werden:

In Wasser von  $46-47^{\circ}$  zeigen die Tentakel durchschnittlich nach einer halben Stunde Beginn der Krümmung, nach 50 Minuten pflegen sie stark gekrümmt zu sein. Diese Krümmung kann im Gegensatz zu der durch Wasser von  $50^{\circ}$  bewirkten wieder rückgängig gemacht werden, wenn die Blätter nach Beendigung des Versuchs bei Zimmertemperatur in der feuchten Kammer gehalten werden; allerdings dauerte es nicht weniger als 40 Stunden, bis völlige Geradstreckung eingetreten war. Versuche über Wiederausgleich der Krümmung ohne Änderung der Temperatur habe ich bei *D. rotundifolia* nicht angestellt (wohl aber bei *D. capensis*, vgl. unten).

In Wasser von  $45^{\circ}$  zeigten die Tentakel nach etwa  $1\frac{1}{2}$  Stunden deutliche Krümmung, die in der feuchten Kammer bei  $20^{\circ}$  am übernächsten Tag wieder ausgeglichen war. Wasser von  $41^{\circ}$  bewirkte nach 11 Stunden eine eben sichtbare, nach etwa 21 Stunden eine starke Einbiegung, während Wasser von  $35^{\circ}$  selbst nach 36 Stunden noch keinerlei Veränderungen an den Tentakeln bewirkt hatte.

Nicht selten kam es vor, daß anscheinend ganz gesunde Blätter bei  $40-45^{\circ}$  überhaupt nicht reagierten, andererseits bekam ich auch Blätter unter die Hände, welche weit schneller reagierten, als die eben genannten. So krümmte sich ein Blatt, das offenbar besonders empfindlich war, in Wasser von  $40^{\circ}$  bereits nach 3 Stunden, ein anderes in Wasser von  $42^{\circ}$  schon nach 50 Minuten, und derartige Abweichungen von der durchschnittlichen Reaktionszeit kamen auch sonst noch vor. In einigen Fällen schien auch eine ganz geringe Krümmung der Tentakel in Wasser von  $40^{\circ}$  schon sehr bald, nach wenigen Minuten einzutreten, doch schritt dann im weiteren Verlauf des Versuchs diese Krümmung nicht weiter fort.

In Wasser von  $35^{\circ}$  oder weniger konnte ich niemals eine Krümmung der Tentakel beobachten: in diesem einen Punkt decken sich also meine Befunde nicht mit denen von Darwin, der angibt, daß bei einer Anzahl von Blättern auch Wasser von gewöhnlicher Temperatur Reizkrümmung der Tentakel auslöste.

Die höchste Temperatur, bei welcher eben noch Krümmung

stattfindet, oberhalb welcher also Wärmestarre eintritt, liegt nach Darwin zwischen  $51,6$  und  $54,4^{\circ}$ ; ich fand, daß die Grenze ziemlich genau bei  $53^{\circ}$  liegt.

Somit kann  $35^{\circ}$  als das »Minimum«,  $53^{\circ}$  als das »Maximum« betrachtet werden; ob ein »Optimum« vorhanden ist, vermag ich mit Sicherheit nicht zu sagen, jedenfalls müßte es in unmittelbarer Nähe des Maximums liegen, denn bei  $52^{\circ}$  ist die Reaktionszeit jedenfalls nicht länger als bei  $50^{\circ}$ .

Soweit die Versuche, bei welchen die Blätter in warmem Wasser beobachtet wurden. — Die Auslegung dieser Reizkrümmungen als Ausdruck einer hydronastischen Reizbarkeit der Droseratentakel hat nun Correns selbst wenig befriedigt; er schreibt: »Die Behauptung, daß destilliertes Wasser als Reizmittel wirken kann, überrascht gewiß jeden, schon aus biologischen Gründen ist sie wenig wahrscheinlich, trotzdem läßt sich keine andere Erklärung finden.« In ähnlicher Weise spricht sich Jost<sup>1)</sup> aus, und Pfeffer<sup>2)</sup> wirft die Frage auf, ob vielleicht Weglösung oder Verdünnung der Stoffe, die im Drüsensekret vorhanden sind, eine auslösend wirkende Potentialdifferenz schaffen. Ich selbst dachte einmal vorübergehend daran, daß vielleicht eine chemische Reizung durch die im Wasser gelöste Kohlensäure vorliege und durch die Temperaturerhöhung deutlicher gemacht werde, konnte aber nachweisen, daß Wasser, welches unmittelbar vorher ausgekocht und unter Kohlensäureausschluß bis auf  $50^{\circ}$  abgekühlt wird, ein hineingeworfenes Blatt ebenfalls reizt, — ein vollkommener Ausschluß der Kohlensäure ist freilich wegen der Atmung des Blattes unmöglich.

Als ich nun nach Ausschluß der Möglichkeit einer chemischen Reizung dazu überging, Pflanzen in Luft zu erwärmen, um die auf diese Weise angestellten Versuche von Correns zu bestätigen, kam ich zu Ergebnissen, die sich mit den Corrensschen nicht decken: Ich fand, daß sich die Tentakel der *Droserablätter* auch beim Erwärmen der Blätter oder ganzer Pflanzen in Luft einkrümmen, ein Befund, der mich, wie oben erwähnt, zwingt, zu der Darwinschen Erklärung zurückzukehren und den Tentakeln die Befähigung zu thermonastischen

<sup>1)</sup> Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 1908, S. 589.

<sup>2)</sup> Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 2. Bd. 1904, S. 463.

Krümmungen zuzuschreiben, die den von Correns<sup>1)</sup> eingehend studierten thermonastischen Krümmungen der Ranken ganz analog sind, woraus folgt, daß die Krümmungen der Tentakel in warmem Wasser ebenfalls thermonastischer und nicht hydro-nastischer Art sind. Dem destillierten Wasser als solchem muß ich also die Befähigung zur Reizung absprechen.

Meine Versuchsanordnung war die folgende: Ich stellte mir feuchte Kammern aus Kristallisierschalen her, die ich ganz mit feuchtem *Sphagnum* auspolsterte und mit dicht übergreifendem Deckel schloß. Es wurden entweder ganze Pflänzchen hineingebracht oder auch einzelne Blätter; diese wurden dann mit dem Stiel in einen kleinen, auf dem Boden der feuchten Kammer befindlichen Wall aus nassem Sand gesteckt. Diese feuchten Kammern gelangten entweder in einen Thermostaten, der bereits erhöhte Temperatur besaß oder sie wurden in den ungeheizten Thermostaten gestellt und dann die Temperatur gesteigert. Ich beschreibe den Verlauf einiger Versuche genauer: Eine Pflanze, an der sich zwei gut entwickelte Blätter befanden, wurde in der feuchten Kammer in den auf 50<sup>0</sup> erwärmten Thermostaten gebracht. Nach 10 Minuten begann ein Blatt zu reagieren, nach 25 Minuten auch das zweite, während das erste bereits starke Tentakelkrümmung aufwies. Nach ein und dreiviertel Stunden waren an beiden Blättern die Tentakel sehr deutlich gekrümmt. Bei einem andern derartigen Versuch dauerte es eine halbe Stunde, bis Reaktionsbeginn zu sehen war, nach drei Stunden waren die Tentakel stark eingebogen.

Bei einem weiteren Versuch betrug die Temperatur des Thermostaten 48<sup>0</sup>: hier waren nach 1 Stunde 40 Minuten die Tentakel zweier Blätter einer Pflanze deutlich, die eines dritten nicht gekrümmt. Ähnlich verlief eine große Zahl weiterer Versuche, die individuellen Schwankungen waren mehr oder minder groß; im günstigsten Fall konnte ich erreichen, daß ein Blatt, in Luft von 50<sup>0</sup> gebracht, bereits nach 3 Minuten den Reaktionsbeginn, nach 8 Minuten stark gekrümmte Tentakel zeigte. Ich suchte hierauf den Einfluß von minder hoch erwärmter Luft zu ermitteln und fand, daß es in feuchter Luft von 42<sup>0</sup> 10—20 Stunden dauern kann, bis Reaktion eintritt.

<sup>1)</sup> Botanische Zeitung, 1896, Bd. 54, S. 1.

Wurden die Versuche derart angestellt, daß die Temperatur langsam bis zur Höhe von 40—50° stieg, so war das Ergebnis dasselbe, aber sofortiges Einbringen der Versuchsobjekte in den geheizten Thermostaten erwies sich als vorteilhafter. Zusammenfassend können wir also sagen, daß im Luftbad die Reaktionszeit länger und der Schwellenwert der Temperatur höher ist, als im Wasserbad; das kann auch nicht wundernehmen, da offenbar im letzteren Fall die erhöhte Temperatur viel schneller und unvermittelter von den Blättern angenommen wird. An Ranken machte Correns ganz dieselben Erfahrungen: Sie nahmen in Luft die höhere Temperatur langsamer an, als in Wasser und der Schwellenwert war niedriger, wenn die Ranken in warmes Wasser als wenn sie in warme Luft gelangten.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu unsern Versuchen zurück! Es schien mir wünschenswert eine Methode ausfindig zu machen, welche schnellere Reaktion auf die Temperaturerhöhung der umgehenden Luft erreichen läßt. Es gelang dies folgendermaßen: Die eine Längshälfte der Innenseite einer weiten Reagensröhre wird mit feuchtem Fließpapier belegt, einige Kubikzentimeter Wasser werden in die Röhre geschüttet und auf 60° erwärmt; dann wird die Röhre lose mit einem Kork verschlossen, der auf seiner Unterseite in einem Spalt ein *Droserablatt* trägt, dessen Spreite sich dann einige Zentimeter über dem Niveau des Wassers befindet. Endlich wird die Röhre in ein auf 50° erwärmtes Wasserbad gestellt. Bei dieser Versuchsanordnung erfolgt die Einkrümmung der Tentakel außerordentlich schnell und sicher. Mittels einer starken Lupe kann man auch feststellen, daß die Krümmung erfolgt, ohne daß eine Kondensation von Wasserdampf am Blatt stattfindet.

Hält man mit mir die Befähigung der *Drosera* tentakel zu thermonastischen Krümmungen für erwiesen, so lassen sich auch unschwer weitere Analogieen zwischen diesen Bewegungen und den thermonastischen Einrollungen der Ranken finden. Z. B. gilt offenbar in beiden Fällen das Webersche Reizgesetz nicht. Darwin fand für *Drosera*, daß der Schwellenwert der Temperatur dann niedriger ist, wenn die Pflanzen vorher in warmer Luft gezüchtet worden waren; ebenso fand Correns, daß der Schwellenwert für Ranken die sich in hoher Temperatur befanden,



niedriger ist als für solche, die vor dem Versuch in niedriger Temperatur gehalten worden waren.

Wie erklären sich nun aber die Unterschiede zwischen Correns' und meinen Versuchsergebnissen? Zuerst war ich geneigt an einen Versuchsfehler meinerseits zu denken; ein solcher könnte, soweit ich sehe, nur darin liegen, daß die Blätter vorher durch unbeabsichtigte Berührung gereizt worden wären und die Temperaturerhöhung die Reaktion auf diesen Kontakt beschleunigt oder überhaupt erst ermöglicht hätte. Ich habe aber auf diesen Punkt genau geachtet und mit großer Sorgfalt solche Blätter ausgesucht, bei denen die Möglichkeit einer vorherigen Kontaktreizung ausgeschlossen war.

Weiter wäre daran zu denken, daß der Unterschied in unsern Resultaten vielleicht darauf beruht, daß unsere Versuchsanordnung nicht genau übereinstimmte, doch scheint mir auch das ausgeschlossen zu sein. Correns ließ seine Pflanzen, die er mit negativem Erfolg auf thermonastische Reizbarkeit untersuchte, in mit Wasser gefüllten Bechergläschen auf durchlochtem Korkscheiben schwimmen und sorgte durch Bedecken mit einer Glasplatte für genügende Feuchtigkeit der Luft, ein Punkt, auf den allerdings sehr genau zu achten ist, da die *Drosera* als Pflanze, die an große Luftfeuchtigkeit<sup>1)</sup> gewöhnt ist, sonst leicht trockenstarr wird. Da ich ferner annehme, daß die Versuchsdauer bei Correns nicht kürzer gewesen ist, als die Reaktionszeit, bleibt eigentlich bloß noch eine Möglichkeit: daß zu den Corrensschen Versuchen weniger empfindliche Pflanzen dienten, die auf den Wärmereiz nur dann reagierten, wenn er in der kräftiger wirkenden Form des »warmen Bads« appliziert wurde. Ich fand gelegentlich, daß gut aussehende Blätter auf Erwärmung der sie umgebenden Luft nicht reagierten, ihre Tentakel aber etwas einbogen, wenn sie in warmes Wasser gelangten, und sich sogar sehr stark krümmten, wenn sie chemisch, etwa durch Pepton, gereizt wurden. Mir schien es, als ob ältere Blätter, die sonst noch gut reagierten, häufig auf Wärmereize weniger prompt antworteten, als jüngere. Ich verweise auch auf einige Erfahrungen an *D. binata*, die ich weiter unten mitteile<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. II, 1993, S. 62.

<sup>2)</sup> Eine Stütze für die Richtigkeit meiner Auslegung dieser Krümmungserscheinungen.

Auch mit zwei ausländischen *Drosera*-arten, *D. capensis* und *binata* stellte ich einige Versuche über thermonastische Reizbarkeit an und zwar gleichfalls mit positivem Ergebnis; die beiden genannten Arten sind sogar für solche Versuche eher noch geeigneter als *D. rotundifolia*, und zumal Versuche mit *D. capensis* erlaubten die an *D. rotundifolia* gemachten Erfahrungen noch in manchen Punkten zu ergänzen.

Die Pflanzen wurden in einem Gewächshaus des hiesigen botanischen Gartens in der üblichen Weise bei 18—20° kultiviert, die Töpfe wurden immer erst unmittelbar vor den Versuchen ins Laboratorium gebracht.

*Drosera capensis*: Bei dieser Spezies wurde nicht nur auf Einkrümmung der Tentakel, sondern auch auf die Einrollung der Spreite als Folge des Wärmereizes geachtet, welche bekanntlich auch bei *D. rotundifolia*, wenngleich weniger augenfällig erfolgt. Ich erinnere vorerst kurz an die Erscheinungen, welche eintreten, wenn man ein Blatt durch Auflegen einer Fliege o. ä. reizt: Nach kurzer Zeit beginnen sich die in unmittelbarer Nähe der Fliege befindlichen Tentakel zu krümmen, dann beginnt, falls das Blatt nicht zu alt ist, Einrollung bezw. Einklappung der Spreite um die Fliege, die etwa nach 12 Stunden vollkommen von der Spreite umfaßt ist. Tentakelkrümmung zeigt sich auch dann nur in der Nähe der Fliege, etwa bis auf  $\frac{1}{3}$  cm Entfernung. Nach zweimal 24 Stunden macht sich eine Auflockerung der Spreite bemerkbar, so daß diese nicht mehr so fest um das Insekt schließt, nach einiger Zeit geht endlich Spreiten- und Tentakelkrümmung wieder zurück.

Ich führe zunächst wieder einige Versuche über Theronastie an, bei welchen einzelne, möglichst gleich weit entwickelte Blätter in Wasser von verschieden hoher Temperatur gelangten.

Je ein Blatt kam in Wasser von 18, 35, 40 und 50°; es wurden also vier Versuche gleichzeitig in Gang gesetzt. Das Blatt, das in Wasser von 50° gelangte, zeigte fast sofort nach

nungen als thermonastischer ist auch der Hinweis auf folgende Erfahrung von Correns: Reizung der Ranken durch Temperaturabfall konnte bloß dann beobachtet werden, wenn die Ranken in kaltes Wasser gelangten; kalte Luft löste keine Einrollung aus. Und doch wird niemand daran zweifeln, daß Correns im Recht ist, wenn er die im kalten Wasser erfolgende Einrollung als psychronastische, nicht als hydronastische anspricht.

dem Einbringen starke Krümmung der Tentakel, die bei 40 und 35<sup>0</sup> verweilenden Blätter erst nach 10 Minuten deutliche, nach zwei Stunden starke Tentakelkrümmung. Die Spreite war beim 40<sup>0</sup>-Blatt und beim 35<sup>0</sup>-Blatt bereits nach 10 Minuten gerollt. Das 18<sup>0</sup>-Blatt zeigte überhaupt keine Reizkrümmungen. Der Versuch wurde nun noch 20 Stunden lang fortgesetzt. Das 50- und 40<sup>0</sup>-Blatt zeigte während dieser Zeit keine Veränderung, bei dem 35<sup>0</sup>-Blatt ging jedoch schon nach 7 Stunden (ohne daß Temperaturveränderung erfolgt wäre) Krümmung der Tentakel und Einrollung der Spreite vollkommen zurück. Es war hier also »Akkommodation« an die höhere Temperatur erfolgt, was bei 40<sup>0</sup> nicht der Fall war.

In einem andern Versuch wurden fünf Blätter beobachtet, je eines bei 50, 45, 40, 35 und 20<sup>0</sup>. Das Blatt bei 50<sup>0</sup> hatte nach 4 Minuten seine Tentakel vollkommen eingerollt, die drei folgenden nach etwa 8 Minuten, das 20<sup>0</sup>-Blatt zeigte keinerlei Veränderung. 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunde nach Beginn des Versuches zeigten sich die Blätter bei 50, 45 und 40<sup>0</sup> noch unverändert, das 35<sup>0</sup>-Blatt zeigte aber wieder vollkommenen Ausgleich der Krümmungen. Nun wurden alle Blätter in Wasser von 20<sup>0</sup> übertragen. Hier ging nach 48 Stunden die Reizkrümmung auch der zwei Blätter zurück, die bei 40 und 45<sup>0</sup> verweilt hatten, das 50<sup>0</sup>-Blatt jedoch war noch unverändert, zeigte also starke Rollung der Spreite und Krümmung der Tentakel, und schien geschädigt zu sein.

Wir können somit sagen, daß bei *D. capensis* der Schwellenwert niedriger ist als bei *rotundifolia*, die in Wasser von 35<sup>0</sup> keine Reizung zeigte und daß die Reaktionszeit, wenigstens bei Temperaturen unter 50<sup>0</sup> kürzer ist. Ob das Folgen spezifischer Unterschiede oder der verschiedenen Kulturbedingungen sind, lasse ich dahingestellt.

Besonders auffallend sind auch hier wieder die weitgehenden Analogieen mit den thermonastischen Rankenkrümmungen: Beobachtet man das fernere Verhalten von Ranken, die durch Temperaturerhöhung zur Einrollung veranlaßt worden sind, so kann man nach Correns je nach dem Grad der Temperaturerhöhung drei Fälle unterscheiden, und ganz dasselbe gilt für unsere *D. capensis*. Ist die Temperaturerhöhung nur

gering, so findet Akkomodation der Ranke an dieselbe statt, d. h. die Einrollung geht bei gleich bleibender Temperatur wieder zurück. Dasselbe gilt für *D. capensis*, wenn man Reizstellung der Blätter durch Einbringen in Wasser von  $35^{\circ}$  erzielt hat. Ist die Temperaturerhöhung beträchtlicher, so werden die eingerollten Ranken wärmestarr, d. h. gleichen bei der betr. Temperatur ihre Einrollung nicht wieder aus; daß sie aber nicht geschädigt sind, ergibt sich, wenn man sie in niedere Temperaturen zurückbringt; dann geht die Einrollung wieder zurück; dasselbe würde bei *D. capensis* eintreffen, wenn man sie in Wasser von  $40-45^{\circ}$  bringt. Oder aber die Temperaturerhöhung ist so beträchtlich, daß sich die Ranken nicht wieder gerade strecken beim Zurückbringen in normale Temperatur, vielmehr dauernd geschädigt sind und zugrunde gehen. Bei *D. capensis* beobachteten wir dasselbe, wenn sie in Wasser von  $50^{\circ}$  verweilt hatte.

Auch darin ähneln die hier untersuchten Reaktionen der *Droserablätter* den gleichen der Ranken, daß die Einrollung in weitaus kürzerer Zeit stattfindet als der nachherige Ausgleich.

Ich erinnere noch kurz daran, daß (ähnlich wie bei *D. rotundifolia*) auch bei *D. capensis* traumatonastische Tentakelkrümmung zu beobachten ist, falls die Spreite verletzt wird. Zerschneidet man ein Blatt durch einen Querschnitt, so tritt am Schnitt Krümmung der Tentakel ein, und der Wundreiz wird bei  $18^{\circ}$  im Verlauf einer Viertelstunde etwa  $\frac{1}{4}$  cm weit von der Wunde fortgeleitet. In kurzer Zeit gleicht sich diese Tentakelkrümmung wieder aus. Außerordentlich schnell krümmen sich die Tentakel, wenn man Wund- und Wärmereiz kombiniert, wie leicht zu sehen ist, wenn man Blätter zerschneidet und alsbald in warmes Wasser von  $25-50^{\circ}$  wirft.

Auch beim Erwärmen der *Drosera* in Luft ließ sich leicht thermonastische Krümmung der Tentakel und Einrollung der Spreiten beobachten. Es war hier nicht nötig, die Pflanze im feuchten Raum unterzubringen, vielmehr genügte es, sie unter einer Glasglocke in den Thermostaten zu stellen. Sehr schön ließ sich bei diesen Versuchen der Unterschied in der Reaktionsweise älterer und jüngerer Blätter verfolgen.

In einem Versuch wurde eine Pflanze mit drei gut ent-

wickelten (und mehreren älteren und jüngeren) Blättern in den auf  $51^{\circ}$  erwärmten Thermostaten gestellt. Nach etwa 10 Minuten waren an drei gut entwickelten Blättern Tentakel und Spreite stark eingerollt; einige ältere Blätter zeigten nur gekrümmte Tentakel aber nicht gerollte Spreiten. Auch bei längerer Versuchsdauer blieben die Spreiten dieser gerade gestreckt.

Zu einem zweiten Versuch diente der auf  $42,5^{\circ}$  eingestellte Thermostat. Es wurde eine Pflanze hineingestellt, die ziemlich viele ältere, horizontal am Boden liegende, ferner drei auf der Höhe der Entwicklung stehende Blätter — die eigentlichen Versuchsobjekte — und endlich noch jüngere Blätter, die nicht weiter beachtet wurden, besaß. Bereits nach 5 Minuten konnte man die Einkrümmung einiger Tentakel an den drei Blättern beobachten, nach weiteren 5 Minuten waren die Spreiten des jüngsten und zweitjüngsten derselben stark gerollt, 20 Minuten später hatten alle drei Blätter gekrümmte Tentakel und stark gerollte Spreiten. An dem nächstälteren Blatt waren nur einige Tentakel, und zwar an der Spitze des Blattes gekrümmt. —

Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß die Blätter früher die Fähigkeit zur Einrollung der Spreite, als zur Krümmung der Tentakel verlieren, — ältere Blätter können nur mehr ihre Tentakel krümmen. — Einige Versuchsergebnisse scheinen mir auch darauf hinzudeuten, daß das Temperaturmaximum für die Spreitenrollung tiefer liegt als für die Tentakelkrümmung; ich sah gelegentlich Blätter bei  $50^{\circ}$  ihre Tentakel stark einkrümmen, aber die Spreiten nicht rollen. Sicheres vermag ich jedoch darüber nicht zu sagen.

Bei einem dritten Versuch wurde eine Pflanze in den Thermostaten gestellt, als er  $35^{\circ}$  warm war; während des Versuchs stieg die Temperatur langsam auf  $50^{\circ}$ . Die Pflanze besaß drei ganz junge Blätter, deren Spreite noch am Stiel heruntergeschlagen war und diesem dicht anlag. Es folgte ein weiteres noch nicht entfaltetes Blatt, dessen Spreite noch bogenförmig nach unten gekrümmt war; von den Tentakeln waren nur die an der Basis befindlichen bereits ausgebreitet. Die Spreite des nächsten Blattes war schon ganz in die Verlängerung des Blattstieles gestellt, die Tentakel aber an der Spitze noch eingerollt. Hier-

auf kamen drei Blätter, die bereits vollkommen ausgebreitete Tentakel hatten und auf der Höhe ihrer Entwicklung standen. Endlich besaß die Pflanze noch eine ganze Zahl ältere horizontal gerichtete und zum Teil auf dem Boden aufliegende Blätter.

Nach  $\frac{1}{2}$  stündiger Versuchsdauer begann das fast fertig ausgebildete Blatt, dessen Tentakel an der Spitze noch die Jugendeinrollung zeigten, zu reagieren, indem die basalen Tentakel sich einzukrümmen begannen. Diese Krümmung schritt allmählich fort und bald zeigte das noch jüngere Blatt, das von vornherein nur die basalen Tentakel ausgebreitet hatte, an diesen starke Krümmung. Hierauf zeigten auch die drei auf der Höhe der Entwicklung stehenden Blätter Tentakelkrümmung, die dann bald sehr kräftig wurde.

Die thermonastische Tentakelkrümmung setzte hier also bei den Blättern am frühesten ein, welche in der Entfaltung begriffen waren. Auffallend war bei diesem Versuch, daß die Spreiten keine Einrollung zeigten, wie bei den vorher erwähnten. Der Grund lag offenbar darin, daß die Temperatursteigerung allmählich erfolgte und deshalb eine Akkomodation an den Reiz eintrat, ehe die Reaktion erfolgen konnte. Wahrscheinlich wäre es bei noch langsamerer Temperatursteigerung auch möglich, die Einkrümmung der Tentakel zu verhindern. Man vergleiche hiermit die Angabe von Correns, daß auch an Ranken die Einrollung bei genügend langsamer Temperatursteigerung unterbleibt, weil allmähliche Angewöhnung an die veränderten Außenbedingungen stattfindet.

Wie oben schon erwähnt, gelang es Correns bei Ranken auch psychonastische Krümmungen zu beobachten. Darwin hatte an *D. rotundifolia* vergeblich versucht, durch Kältewirkung Krümmung zu erzielen; Blätter dieser Art, die aus Luft von  $23,8^{\circ}$  in Wasser von  $7,2^{\circ}$  kamen, wurden durch die Abkühlung nicht alteriert. Ich selbst stellte an *D. capensis* einige Versuche in dieser Richtung an, aber ebenfalls mit negativem Erfolg. Wurden Blätter für kurze Zeit in Wasser von  $0,25^{\circ}$  gelegt, so trat keinerlei Krümmung ein. Auch Blätter, die über Nacht in Wasser lagen, dessen Temperatur zwischen  $0$  und  $3^{\circ}$  schwankte, zeigten keine Reizbewegungen. — Eingehendere Versuche hierüber wären erwünscht.

*Drosera binata*: Eine Pflanze wurde aus dem Gewächshaus in den Thermostaten von 50° gebracht. Schon nach 5 Minuten war Reizkrümmung der Tentakel zu sehen. In einem anderen Versuch gelangte eine Pflanze in den auf 40° eingestellten Wärmeschrank. Nach 3—4 Minuten war starke Einkrümmung der spitzenständigen Tentakel zu sehen, bald auch der weiter unten stehenden Tentakel, hierauf erfolgte Einbiegung der beiden Spreitenhälften. Ein etwas älteres, sonst aber vollkommen gut aussehendes Blatt hatte in diesem Versuch nicht reagiert. Die Pflanze kam ins Gewächshaus zurück und auf die Spitzententakel des Blattes, das keine Einkrümmung gezeigt hatte, wurde ein kleines Insekt gelegt. Schon nach  $\frac{1}{4}$  Stunde war starke Krümmung der belegten Tentakel zu sehen. Wir dürfen hierin einen weiteren Beleg dafür erblicken, daß Blätter, die chemisch noch sehr gut reizbar sind, unter Umständen auf Wärmereizung nicht reagieren, und zwar scheint dies für ältere Blätter zuzutreffen. Man könnte allerdings das Ergebnis auch so auslegen, daß ältere Blätter bereits bei niedrigerer Temperatur wärmestarr werden als jüngere, doch habe ich keinerlei sonstige Belege für die Richtigkeit dieser Deutung beibringen können, so daß zweifellos die erste Auslegung zutrifft.

Ich bemerke anhangsweise kurz, daß ich auch versuchte, an *Dionaea* durch Temperaturerhöhung Einklappen der Blattoberseiten auszulösen, daß aber alle diese Versuche einen negativen Erfolg hatten. Weder das Aufbringen von heißem Wasser in Form kleiner Tröpfchen auf die Borsten der Blattoberseite, noch Einstellung der ganzen Pflanze in den Thermostaten von 35—50° hatte Reizbewegungen zur Folge. Nach einer Notiz Mac Dougals<sup>1)</sup> hat Mac Farlane<sup>2)</sup> in einer mir unbekanntem Arbeit das entgegengesetzte Resultat verzeichnet.

<sup>1)</sup> Bot. Centralblatt 1896, Bd. 66, S. 146.

<sup>2)</sup> Ellis. Cont. Bot. Lab. Univ. of Pennsylvania 1892, Vol. I, No. 1.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Benecke Wilhelm

Artikel/Article: [Über thermonastische Krümmungen der Drosera-Tentakel. 107-121](#)