

Über die gegenseitige Abhängigkeit geotropischer Reizmomente.

Von

Felix Zielinski.

Mit 1 Textfigur.

I.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden veranlaßt durch eine Arbeit von J. Buder »Untersuchungen zur Statolithenhypothese«¹⁾, mit der der Verfasser einen unwiderlegbaren Beweis zugunsten der Statolithentheorie erbracht zu haben glaubt. Seine Studien gehen von der Voraussetzung aus, daß die bewegliche Stärke, einmal einer Zellwand angelagert, in dieser Lage verbleibt, auch wenn das Pflanzenorgan²⁾ für kurze Dauer abwechselnd aus der ursprünglichen Horizontallage in die entgegengesetzte verbracht wird, dann wieder zurück usw. Die Einzelexpositionen dürfen bei diesem Versuch 8—10 Sek. nicht übersteigen, und nach 20 Min. vom Beginn der intermittierenden Reizung soll die Stärke ihre Lage in den Zellen noch nicht verändert haben. Mithin übt sie in den Zeiten, wo das Organ sich in der anfänglichen Horizontallage befindet, einen Druck auf die Plasmahaut aus, dem kein Druck auf der andern Seite der Zelle entgegenarbeitet, wenn die Pflanze in die entgegengesetzte Lage gebracht worden ist. Im Lauf der 20 Min. summieren sich diese einseitig wirkenden Reize und es tritt in diesem Sinne eine geotropische Reaktion ein.

Diesen kurzen Reizungen muß eine längere Horizontalexposition vorausgehen, um die Stärke der einen Zellwand an-

¹⁾ Festschrift der deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 26 der Berichte. 1908.

²⁾ Als Versuchsobjekt dienten Keimwurzeln von *Lepidium sativum*.

zulagern; hierzu benötigt Buder 15 Min. Da aber eine Exposition von solcher Dauer selber schon eine Reaktion nach sich ziehen muß, so schickt Buder dieser Exposition noch eine gleich lange, gegensinnige voraus. Nun ist »der gewünschte Zustand erreicht: Einseitige Lagerung der Stärke ohne gleichzeitiges Krümmungsbestreben«.

Dieses ist die Grundlage zu Buders Versuchen, und diese Grundlage schöpft er aus Fittings Untersuchungen. Fitting schreibt über diesen Gegenstand folgendes¹⁾: »Waren die Reizungen nur wenig länger als die Präsentationszeit, etwa 6—10 Min., (Untersuchungsobjekt: Epicotyle von *Vicia Faba*), so unterbleibt jede Krümmung, wenn die Pflanze nach Beendigung der zweiten Reizung auf dem Klinostaten gedreht wird. Dauern sie dagegen viel länger als die Präsentationszeit, etwa 30—60 Min., so beginnt bei der Drehung auf dem Klinostaten die der ersten Reizung entsprechende Krümmung, schreitet aber längst nicht so weit fort, wie bei alleiniger Reizung dieser Seite, sondern wird schon nach kurzer Zeit wieder ausgeglichen, worauf eine annähernd ebenso große Krümmung nach der Gegenseite (entsprechend der zweiten Reizung) eintritt«.

Fitting verfolgte andre Zwecke, ihm hat es daher nicht daran gelegen, die Grenze festzustellen, von der an die erste Reizung in ihrer Reaktion durch die zweite nicht mehr unterdrückt wird. Buder dagegen, der seine ganzen Versuche auf diesen unbestimmten Daten aufbaut, hätte notwendigerweise feststellen müssen, wie weit das »nur wenig länger als die Präsentationszeit« ausgedehnt werden darf.

Wie meine Untersuchungen zeigen werden, findet bei *Lepidium* nach je 7 Min. Dauer der beiden Einzelreizungen bei 17—18° C schon ein Übertönen der ersten und eine Reaktion in ihrem Sinne statt, bei einer höheren Temperatur (26°) heben sich schon Reize von 2 Min. Einzeldauer nicht auf. Das einzige, was Buders Resultat denkbar erscheinen ließe, wäre, daß er bei einer Temperatur gearbeitet hat, wie sie wohl kaum in einem Laboratorium dauernd herrscht. Aber selbst wenn dem so ist (oder gerade dann), sind Temperaturangaben von außerordent-

¹⁾ Fitting, »Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang«. Pringsh. Jahrb. 41, 376.

licher Wichtigkeit, und Buder hat sich eine große Ungenauigkeit zu Schulden kommen lassen, indem er sie unterließ.

Die zweite Voraussetzung, auf die sich die Buderschen Versuche stützen, ist die, daß die Stärke durch abwechselnde Reizung der Wurzel von entgegengesetzten Seiten — jedesmal 8—10 Sek. — ihre Lage in der Zelle nicht verändert. Am Schluß der beiden vorbereitenden Expositionen von je 15 Min. ist die Stärke der einen Zellwand angelagert und in dieser Lage soll sie innerhalb der nächsten 20 Min. intermittierenden Reizens verharren.

Die Lage der Stärke hat Buder an Schnitten studiert. Bei der Feinheit des Objekts ist jedoch das Herstellen einigermaßen brauchbarer Handschnitte ein Ding der Unmöglichkeit. Den einzigen Aufschluß geben Mikrotomschnitte, aber auch das ist wegen der Schwierigkeit der Orientierung eine Arbeit, die die angewandte Mühe kaum lohnt. Denn die stärkehaltigen Zellen der Columella sind relativ klein, von unregelmäßigem, rhombischen oder dreieckigen Umriß; die Stärke nimmt im Schnittbilde der Zelle fast die Hälfte der Fläche ein. Selbst nach einer Horizontalexposition von 10 Min., wo also über die einseitige Anlagerung der Stärke keine Zweifel bestehen konnten, war das Bild des Längsschnittes nicht vollkommen eindeutig. Wie viel weniger also kann man sich auf derartige anatomische Befunde verlassen, wenn es sich um die Wirkung von nur einigen Sekunden handelt.

Doch auch die Theorie der Versuche selbst ist nicht unanfechtbar. Legen wir uns zunächst die Frage vor, wieso es kommt, daß der Druck der Stärke auf die Plasmahaut nachläßt, wenn die Zelle umgedreht wird, und warum die Stärke nicht während dieser Exposition herabsinkt? Ist es die Adhäsion an der Plasmahaut über dem Stärkekorn, oder die Zähigkeit des Plasmas unter ihm, die das Herabsinken verhindert? Mit andern Worten, hängt die Stärke oder wird sie gestützt?

Im ersten Falle würde also die Stärke einen Zug ausüben auf die Plasmahaut, der doch auch als Reiz empfunden werden könnte. Im allgemeinen heben Druck und Zug von gleicher Intensität und gleicher Angriffsrichtung einander auf. Es liegt kein Grund vor, hier etwas andres zu vermuten; der Reiz würde

also neutralisiert werden. Im zweiten Falle wird die Stärke vom Plasma unter ihr gestützt. Der Druck, den es dabei erfährt, braucht nicht als Reiz aufgenommen zu werden — das ist ein Reservat der Plasmahaut. Doch wissen wir, daß die Stärke bei Fortsetzung der Exposition allmählich durch das stützende Plasma hindurchsinkt; und dies Hindurchsinken beginnt offenbar schon im ersten Moment der Exposition. Der Weg, den die Stärke in 8—10 Sek. zurücklegt, mag unmeßbar klein sein, doch ist der Rückweg zur Plasmahaut der gleiche und nimmt mindestens die gleiche Zeit in Anspruch. Es würde also bei abermaliger Umdrehung der Wurzel erst gegen Ende dieser Exposition eine Berührung zwischen Plasmahaut und Stärke eintreten. Ja, es ist sogar anzunehmen, daß der Rückweg zur Plasmahaut länger dauert, denn sonst wäre es unverständlich, warum nach 20 Min. oder längerer intermittierender Reizung doch schließlich eine Zerstreuung der Stärke in der Zelle erfolgt¹⁾.

Ich habe Buders Versuche wiederholt, sowohl unter genauer Befolgung seiner Angaben, als auch mit einigen Abweichungen. Seine Methode, mit Formalin ausgeschüttelte gequollene Samen von *Lepidium sativum* auf Gelatine auszusäen, hat manche Nachteile. Erstens wird das Desinfizieren leicht entweder zu etwas Riskantem oder zu etwas Illusorischem; zweitens gleiten die Samen meist längs der Gelatineschicht hinab oder wachsen in diese hinein, wenn man sie in ausgeschnittene Grübchen setzt; drittens wird die Gelatine zu bald verflüssigt, was die Kultur ganz allgemein verunreinigt und ferner zu chemotropischen Bewegungen Anlaß geben kann. Ich habe es daher vorgezogen, feuchtes Fließpapier statt der Gelatine zu verwenden.

Für die intermittierende Reizung habe ich den großen Pfefferschen Klinostaten mit dem Fittingschen Ansatzstück an der mittleren Achse sehr gut brauchen können. Nach Entfernung des ganzen Flügelregulators konnte ich halbe Umdrehungen in Intervallen von 10 Sek. erzielen.

Die Versuchsergebnisse sind in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellt.

¹⁾ A. a. O. S. 176.

Tabelle 1. *Lepidium sativum*. Temp. 17°—20°.

Dauer der vorbereitenden Reizungen	Dauer der Intermittenz	Zahl der geprüften Pflanzen	Zahl d. gekrümmten Pfl. u. Art der Krümmung	Substrat
15—15 Min.	22 Min.	21	18 im Sinne der 1. Reizung	20% Gelatine
12—12 „	30 „	10	4 im Sinne der 1. Reizung	„ „
15—15 „	22—32 Min.	32	25 im Sinne der 1. Reizung	Fließpapier
12—12 „	22—32 „	18	11 im Sinne der 1. Reizung	„

Es zeigt sich also, daß Buders Ergebnisse nicht zutreffend sind, und daß der Beweis, den er für die Statolithentheorie erbracht zu haben glaubt, hinfällig ist.

Hiermit schließe ich die Bemerkungen, die ich zu Buders Arbeit zu machen hatte, ab und gehe zu dem über, was ich als das eigentliche Ergebnis meiner Untersuchungen betrachte.

II.

Auf dem Gebiet der Reizphysiologie ist in letzter Zeit in zweierlei Weise gearbeitet worden. Einerseits wurde mit Zahlenwerten weiter gebaut, die mehr und mehr gefestigt wurden. Dabei ergeben die neuern Untersuchungen fast immer kleinere Zahlen als die der Vorgänger, bis schließlich ein Extrem erreicht ist, das von W. Polowzow¹⁾ vertreten wird. Sie gibt

¹⁾ W. Polowzow, Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen.

Es tritt jedoch nicht klar hervor, was die Verfasserin unter der Reaktionszeit versteht. Auf S. 135 gibt sie eine Definition, derzufolge sie die Reaktionszeit vom Beginn des Reizes an rechnet. Dann aber spricht sie auf S. 155 ff. von Reaktionszeiten von 8—10 Sek. Dauer, denen eine 1—2—3 Min. lange Horizontalexposition vorausgeht, d. h. also, die Reaktionszeit wird hier erst vom Schluß der Reizung gerechnet. Beginnt aber die Reaktion schon nach 1 Min. Induktion, so muß sie doch auch bei einer längeren Exposition noch vor Aufrichten der Pflanze einsetzen, sie kann aber auch bei der kürzesten, in diesen Versuchen angewandten Reizung (1 Min.) im Moment des Aufrichtens schon im vollen Gange sein. Es ist also in diesen Versuchen ein Anhaltspunkt weder für die Größe der Reaktions-, noch die der Präsentationszeit gegeben.

Auch die Erklärung, die W. Polowzow für die »Verzögerung der Reaktion« bei andern Autoren darin erblickt, daß das Pflanzenorgan mit dem Substrat in Berührung ist, scheint mir — für Wurzeln wenigstens — nicht stichhaltig zu sein (s. auch Ref. von W. Polowzow über F. Knoll. Zeitschr. f. Bot. 1910. S. 204).

an, sowohl bei aeroido- als geotropischen Reizungen eine Reaktionszeit überhaupt nicht oder doch nur eine außerordentlich kurze beobachtet zu haben. Demgegenüber kann ich nur an den konkreten Werten, wie sie von Fitting und Bach ermittelt worden sind, festhalten; trotzdem ich den Eintritt der Krümmung bei *Lepidium*wurzeln mit einem Ablesemikroskop beobachtete, das Ausschläge von 0,025 mm wahrzunehmen ermöglichte, fand ich die Reaktionszeit nur wenig kürzer als bei makroskopischer Bestimmung¹⁾. Es zeigten sich zwar große individuelle Schwankungen (zwischen 7 und 18 Min.), doch war nie ein sofortiger Beginn der Krümmung zu bemerken.

Die andre Richtung sucht das Material bisheriger Beobachtungen unter gemeinsame Gesichtspunkte zu bringen, sucht zwischen den experimentell gefundenen Werten für die einzelnen »Zeiten«, — den tropistischen Momenten, wie ich sie nennen will — Beziehungen und Abhängigkeiten festzustellen. Bach²⁾ weist auf den Parallelismus der Präsentations- und Reaktionskurve in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur hin. Ein wichtiger Beitrag ist die Fittingsche Formel, die Präsentations-(p), Reaktions-(a) und Relaxationszeit (r) miteinander verbindet³⁾:

$$p > \frac{a}{r + 1}$$

Doch ist diese Formel nur eine Ungleichung, die nach der einen Seite hin den Werten keine Grenze zu setzen vermag, während eine solche doch gewiß bestehen muß.

Das Hyperbelgesetz und seine Varianten (Sinusgesetz u. a.)⁴⁾ hat auf dem Gebiet des Geotropismus nur Bedeutung für die

¹⁾ W. Polowzow arbeitete mit einer 10mal schwächeren Vergrößerung. Wenn also mit dem Mikroskop eine Reaktion nach 8—10 Sek. wahrgenommen wurde, so mußte sie, da die Bewegung annähernd gleichmäßig fortschreitet, nach einer ca. 4mal längern Zeit, also nach 32—40 Sek. auch mit bloßem Auge schon bemerkbar sein, was jedoch gleichfalls den Angaben Czapeks, Fittings und Bachs widerspricht. Ein Fehler würde also nicht nur in der makroskopischen Beobachtung liegen, sondern — wenn überhaupt von einem Fehler die Rede sein kann — auch in der Berührung mit dem Substrat (siehe die vorhergehende Anmerkung).

²⁾ Bach, H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen äußern Faktoren. Pringsh. Jahrb. 44.

³⁾ Fitting, H., Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Pringsh. Jahrb. 41.

⁴⁾ Zusammenstellung der Literatur s. Fröschel. Naturw. Wochenschr. 1909. 24.

mehr außergewöhnlichen Fälle, wo mit andern Intensitäten als die Schwerkraft oder mit andern Winkeln als die optimale (d. i. die horizontale) Reizlage gearbeitet wird. Auch die Gesetze von Maillefer¹⁾, der aus dem Hyperbelgesetz eine Abhängigkeit zwischen Zentrifugalkraft und Präsentationszeit einerseits und Zentrifugalkraft und Reaktionszeit andererseits ableitet, gehören hierher.

Schon im vorigen Kapitel war die Rede von Reizungen, die in ihrer Reaktion von entgegenwirkenden Reizungen aufgehoben — oder auch nicht aufgehoben wurden. Indem er die beiden Reizungen zu lang wählte, hatte Buder eine fehlerhafte Voraussetzung in seine Versuche hereingebracht. Ich habe den Wert dieser Zeit, die ich vorläufig die »kritische« nennen will, experimentell bestimmt und die weitere Nachforschung über ihr Wesen stellte mich vor das Problem: einen Zusammenhang zwischen den einzelnen Reizmomenten aufzudecken. Die »kritische Zeit« läßt sich folgendermaßen definieren: sie ist diejenige minimale Reizdauer, die in ihrer Wirkung (Reaktion) durch eine darauffolgende, gleichlange, gegensinnige Reizung nicht mehr aufgehoben wird.

Es galt zunächst, genaue zahlenmäßige Werte sowohl für die kritische Zeit, als auch für die drei schon bekannten: Präsentations-, Reaktions- und Relaxationszeit zu erhalten.

Methodisches.

Die Versuche wurden an zwei Objekten: Wurzeln von *Lepidium sativum*²⁾ und Wurzeln von *Lupinus albus*²⁾ ausgeführt. Da zahlreiche Vorversuche im Laboratorium gezeigt hatten, daß Temperaturschwankungen das Resultat sehr bedeutend beeinflussen, so stellte ich alle weitem Versuche in einem mit Korkplatten, Doppeltür und verdunkeltem Doppelfenster gut gegen die Außenwelt abgedichteten Raume im Erdgeschoß des Institutes an, der durch einen, mit Abzug versehenen Gasofen eine konstante Temperatur erhielt. Die eine Versuchsreihe wurde bei einer Temperatur von 17°—18°, die andre bei 25°—27° ausge-

¹⁾ Maillefer, A., Etude sur le geotropisme. Bull. soc. vaud. sc. nat. 5. sér. 1909. Siehe auch Ref. von Fitting. Zeitschr. f. Bot. 1910. S. 197.

²⁾ Bezogen von Haage und Schmidt, Erfurt.

führt. Absolut konstant konnte die Temperatur nicht erhalten werden, da schon der Aufenthalt des Beobachters in der Kammer, das Brennen einer oder zweier Glühlichtlampen eine Steigerung um $1-2^0$ verursachte.

Die Lepidiumkeimlinge wurden in gleicher Weise gezogen, wie im größten Teil der Versuche nach Buder. Nach 24-stündigem Quellen wurden sie in 1 oder 2 Reihen, mit den Würzelchen nach unten in den mit feuchtem Fließpapier belegten Deckel einer Petrischale gelegt, der durch die innere Schalenhälfte geschlossen wurde. Darauf kamen die Schalen auf 24 bis 48 St. in nahezu senkrechter Lage in eine feuchte Kammer aus Glas. Zu den Versuchen konnten Wurzeln von $\frac{1}{2}-4$ cm Länge verwendet werden.

Die Lupinensamen wurden nach 24-stündigem Quellen geschält und in einem Keimbett mit feuchtem Sägemehl ausgesät. Nach 48 St. (bei 17^0) oder schon nach 24 St. (bei 26^0) wurden sie zu je 12 in kleine Zinkkuvetten mit einer Glaswand verpflanzt, so daß die ganze Wurzel sichtbar war. Bis zum Versuch wurden die Kuvetten dann noch 3—4 St. in schwach geneigter Lage zur Ruhe gestellt.

Die Petrischalen mit den Lepidiumkeimlingen wurden an eine Scheibe befestigt, die senkrecht zur horizontalen Klinostatenachse stand, so daß die Pflanzen bei der Rotation aus der normalen Ruhelage in die eine Horizontallage, dann in die Invers-, die entgegengesetzte Horizontallage kamen usw. Die Lupinenkuvetten wurden im Topfhalter festgeklemmt und machten durch ihr größeres Gewicht und die exzentrische Befestigung ein sorgfältiges Zentrieren mittelst des Pfefferschen Zentrierstiftes notwendig. Die Wurzeln befanden sich parallel zur Klinostatenachse, während der Rotation daher in immer wechselnder Horizontallage.

1. Präsentationszeit.

Die Präsentationszeit¹⁾ wurde ermittelt durch horizontale Exposition der Pflanzen von verschiedner Dauer, worauf sofort

¹⁾ Mit Bach (a. a. O. S. 62) fasse ich die Präsentationszeit auf als »diejenige (Induktions-) Zeit, die genügt, um bei mehr als der Hälfte der Versuchspflanzen eine mit bloßem Auge eben wahrnehmbare Nachkrümmung am Klinostaten hervorzurufen.

mit der Klinostatenrotation, aus der entgegengesetzten Horizontal-
lage ausgehend, begonnen wurde. Es hatte sich gezeigt, daß
ein Vertikalstellen der Pflanze nach der Exposition keine richtigen
Resultate ergibt. Die Ruhelage wirkt nach vorhergegangener
Horizontal-
lage selbst als Reizlage und erfordert größere Ex-
positionszeiten zur Herbeiführung einer Krümmung als bei nach-
folgender Rotation. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die letztere
Methode die richtigern Resultate liefert.

Tabelle 2. *Lepidium sativum*. Temp. 17^0 — 18^0 .

Induktionsdauer	$4\frac{1}{2}$	5	6	8
Zahl der geprüften Pflanzen	14	54	16	9
Zahl der gekrümmten Pflanzen	—	14	14	9

Präsentationszeit: $5\frac{1}{2}$ Min.Tabelle 3. *Lepidium sativum*. Temp. 25^0 — 27^0 .

Induktionsdauer	1	$1\frac{1}{2}$	2	3
Zahl der geprüften Pflanzen	6	15	14	7
Zahl der gekrümmten Pflanzen	—	12	14	7

Präsentationszeit: $1\frac{1}{2}$ Min.Tabelle 4. *Lupinus albus*. Temp. 17^0 — 18^0 .

Induktionsdauer	6	7	8	9
Zahl der geprüften Pflanzen	12	27	12	12
Zahl der gekrümmten Pflanzen	—	5	6	11

Präsentationszeit: $8\frac{1}{2}$ Min.Tabelle 5. *Lupinus albus*. Temp. 25^0 — 27^0 .

Induktionsdauer	$1\frac{1}{2}$	2	3	4	5
Zahl der geprüften Pflanzen	24	24	12	11	12
Zahl der gekrümmten Pflanzen	4	16	10	11	12

Präsentationszeit: 2 Min.

2. Kritische Zeit.

Die kritische Zeit wurde ähnlich bestimmt wie die Präsentations-
zeit. Auf zwei gleich lange, gegensinnige Reizungen folgte Rotation.

Tabelle 6. *Lepidium sativum*. Temp. 17^0 — 18^0 .

Dauer der Reizungen	5—5	6—6	7—7	8—8	9—9
Zahl der geprüften Pflanzen	14	41	29	18	9
Zahl der gekrümmten Pflanzen	3	25	15	10	9

Kritische Zeit: 6 Min.

Tabelle 7. *Lepidium sativum*. Temp. 25⁰—27⁰.

Dauer der Reizungen	2—2	3—3	3 ¹ / ₂ —3 ¹ / ₂	4—4	5—5
Zahl der geprüften Pflanzen	18	9	10	9	25
Zahl der gekrümmten Pflanzen	13	9	10	5	25

Kritische Zeit: 2 Min.

Tabelle 8. *Lupinus albus*. Temp. 17⁰—18⁰.

Dauer der Reizungen	10—10	11—11	12—12
Zahl der geprüften Pflanzen	13	40	13
Zahl der gekrümmten Pflanzen	—	23	6

Kritische Zeit 11 Min.

Tabelle 9. *Lupinus albus*. Temp. 25⁰—27⁰.

Dauer der Reizungen	5—5	6—6	7—7	8—8	9—9	10—10	12—12
Zahl der geprüften Pflanzen	13	14	22	11	12	24	12
Zahl der gekrümmten Pflanzen	—	4	12	7	8	23	9

Kritische Zeit: 7 Min.

3. Reaktionszeit.

Die Reaktionszeit ist die einzige, die sich ohne Anwendung des Klinostaten bestimmen läßt. An der horizontal gestellten Kultur wurde die Zahl der Pflanzen und die von ihnen bis zum Beginn der Krümmung benötigte Zeit beobachtet. Darauf das Mittel gezogen¹⁾.

Tabelle 10. *Lepidium sativum*. Temp. 17⁰—18⁰.

Beginn der Reaktion nach	17—20	21—25	26—30	31—35	36—38
Zahl der gekrümmten Pflanzen	13	25	19	6	8

Mittlere Reaktionszeit aus 71 Pflanzen: 25¹/₂ Min.Tabelle 11. *Lepidium sativum*. Temp. 25⁰—27⁰.

Beginn der Reaktion nach	9—10	11—15	16—20	21—23
Zahl der gekrümmten Pflanzen	10	22	4	1

Mittlere Reaktionszeit aus 37 Pflanzen: 12¹/₂ Min.

¹⁾ Die folgenden Tabellen sind verkürzt, indem die Pflanzen nicht nur von 5 zu 5 Minuten, sondern jede Minute beobachtet wurden und die Reaktionszeit für jede Pflanze auf 1 Minute genau ermittelt wurde. Darauf wurde die Anzahl Pflanzen von gleicher Reaktionszeit mit dieser multipliziert und die Summe der Produkte durch die Gesamtzahl der geprüften Pflanzen dividiert.

Tabelle 12. *Lupinus albus*. Temp. 17°—18°.

Beginn der Reaktion nach	33—35	36—40	41—45	46—50	51—60	61—72
Zahl der gekrümmten Pflanzen	8	6	5	4	6	4

Mittlere Reaktionszeit aus 33 Pflanzen: 46½ Min.

Tabelle 13. *Lupinus albus*. Temp. 25°—27°.

Beginn der Reaktion nach	23—25	26—30	31—35	36—40	41—43
Zahl der gekrümmten Pflanzen	7	8	5	10	4

Mittlere Reaktionszeit aus 34 Pflanzen: 33 Min.

4. Relaxationszeit.

Czapeks Methode der Relaxationszeitbestimmung bestand darin, daß die Pflanze eine Zeit hindurch gereizt wurde, die zur Herbeiführung einer Krümmung genügte. Doch wurde die Pflanze am Ausführen dieser Krümmung mechanisch so lange verhindert, bis der Reiz ausgeklungen war. Fitting hat eine feinere Methode angegeben: statt eines Reizes von ganzer Präsentationszeitdauer läßt er auf die Pflanze nur Bruchteile dieser Dauer einwirken, zwischen die er Pausen in vertikaler Ruhelage oder gleichmäßiger Klinostatenrotation einschaltet. Die Pausen vergrößert er, bis die Einzelreize sich nicht mehr summieren, also keine Krümmung nach sich ziehen.

Da hier ein Verhältnis von Reizzeit zu Ruhezeit vorliegt, so ist es richtiger, nicht von einer Relaxationszeit, sondern vom Relaxationsindex zu reden.

Ebenso wie bei der Bestimmung der Präsentationszeit ließ ich Rotation am Klinostaten statt Ruhe in vertikaler Lage auf jeden Einzelreiz folgen, da auch hier die Vertikallage den vorhergegangenen Reiz schwächt, und man daher ein zu kleines Verhältnis bekommt. Besonders bei einem sehr ungleichen Verhältnis von Reiz- zu Ruhezeit (1:30, 1:40) ist es kaum möglich, eine merkliche Krümmung zu erzielen, wenn die Pflanze während der Pausen vertikal steht. Es wird eine Gleichgewichtslage eintreten, in der sich die Wurzel in einem Ablenkungswinkel einstellt, dessen Sinus sich zum Kosinus verhält wie die Reiz- zur Ruhezeit. So ist beim Verhältnis 1:3 noch ein Winkel von 19° möglich, bei 1:5 erreicht er 11° und sinkt bei 1:7 schon auf 8° herab.

Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, daß im erforderlichen Moment die Klinostatenachse im Universalgelenk gelockert, und während das Uhrwerk ruhig weiterlief, die Scheibe oder der Topfhalter in horizontaler Lage der Wurzeln fixiert wurde. Nach Ablauf der Reizzeit (20, 30, 60 Sek.), die mittels Sekundenuhr festgestellt wurde, setzte die Rotation, von der entgegengesetzten Lage ausgehend, wieder ein.

Genaue Daten für den Relaxationsindex zu erhalten, ist ziemlich schwer, weil jeder Versuch lange Zeit beansprucht, während der etwaige Ungleichmäßigkeiten in der Klinostatenrotation durch Summation zum Ausdruck kommen können. Doch sind sogar beträchtliche Schwankungen des Relaxationsindex nur von geringem Einfluß auf das Endergebnis.

Tabelle 14. *Lepidium sativum*. Temp. 17°—18°.

Verhältnis von Reiz- zu Ruhezeit	1 : 29	1 : 35	1 : 39
Zahl der geprüften Pflanzen	58	40	17
Zahl der gekrümmten Pflanzen	39	16	—

Relaxationsindex: 30—35.

Tabelle 15. *Lepidium sativum*. Temp. 25°—27°.

Verhältnis von Reiz- zu Ruhezeit	1 : 9	1 : 19	1 : 25,6	1 : 29	1 : 39	1 : 47	1 : 49	1 : 59	1 : 89
Zahl der geprüften Pflanzen	13	15	16	11	13	41	15	43	14
Zahl der gekrümmten Pflanzen	12	14	11	11	10	26	11	16	—

Relaxationsindex: ca. 40—50.

Tabelle 16. *Lupinus albus*. Temp. 17°—18°.

Verhältnis von Reiz- zu Ruhezeit	1 : 14	1 : 19	1 : 24	1 : 31
Zahl der geprüften Pflanzen	11	12	22	12
Zahl der gekrümmten Pflanzen	9	9	10	—

Relaxationsindex: 20.

Tabelle 17. *Lupinus albus*. Temp. 25°—27°.

Verhältnis von Reiz- zu Ruhezeit	1 : 9	1 : 19	1 : 29	1 : 39
Zahl der geprüften Pflanzen	12	34	35	12
Zahl der gekrümmten Pflanzen	11	20	15	—

Relaxationsindex: 25.

Die Werte, die ich für den Relaxationsindex gefunden habe, differieren stark von denen Fittings und der anderen Autoren.

Ich kann eine Erklärung hierfür nur darin finden, daß Fitting meistens vertikale Ruhelage statt Rotation zwischen die Einzelreize schaltete. Daß er keinen Unterschied beim Vergleich beider Methoden beobachtet hat, erscheint mir nicht verständlich.

Die Versuchsergebnisse seien noch einmal kurz in einer Tabelle zusammengestellt, zuvor aber die im nächsten Kapitel gebräuchlichen Abkürzungen wiedergegeben, nämlich:

- p für Präsentationszeit
 k „ Kritische Zeit
 a „ Reaktionszeit
 r „ Relaxationsindex

Tabelle 18.

			p. Prä- sentations- zeit	k. Kri- tische Zeit	a. Re- aktions- zeit	r. Re- laxations- index
Beispiel 1.	Lepidium sativum	bei 17 ⁰ —18 ⁰	5,5	6	25,5	30
„ 2.	„ „	„ 25 ⁰ —27 ⁰	1,5	2	12,5	40
„ 3.	Lupinus albus	„ 17 ⁰ —18 ⁰	8,5	11	46,5	20
„ 4.	„ „	„ 25 ⁰ —27 ⁰	2	7	33	25

III.

Zur Darstellung der gegenseitigen Abhängigkeit der geotropischen Reizmomente habe ich mich der graphischen Methode bedient. Die Grundlage im beigefügten Schema bilden die Null-Linie der Zeit (Ao) und die Null-Linie der Erregung (AF). Nach beiden Seiten von AF hin steigt die Erregung, und zwar nach rechts — eine Reaktion nach der einen, nach links — eine solche nach der andern Seite vorbereitend. An der Skala rechts sind die Zeiten in Minuten abgetragen. Ferner liegt dem Schema die Vorstellung zu grunde, daß ein Reiz von der Dauer der Präsentationszeit eine Erregung hervorruft, die im Moment der Reaktion sich noch auf einer gewissen Höhe befinden muß, und daß die gleiche Höhe der Erregung im Moment der Reaktion nach Reizung und Gegenreizung von der Dauer der kritischen Zeit bestehen muß. Diese gleiche Höhe der Erregung liegt ja im Wesen der beiden »Zeiten« begründet.

Es soll vorläufig angenommen sein, daß die Erregung gleichmäßig mit der Zeit steigt und ebenfalls gleichmäßig sinkt; Steigen und Sinken kann daher durch gerade Linien ausgedrückt werden.

Ich schreite nun zur Erläuterung eines speziellen Beispiels. Im Schema ist das Verhalten von *Lepidium sativum* bei hoher Temperatur vorgeführt. Nur ist die Präsentationszeit von 1,5 auf 1,6 Min. vergrößert, die kritische Zeit von 2 auf 1,85 Min. verkleinert worden¹.

Wir reizen die Wurzel in der Dauer der Präsentationszeit. Dies drückt die Linie AB aus, die das Steigen der Erregung während dieser 1,6 Min. andeutet. Da der Relaxationsindex in diesem Beispiel 40 ist, so wird die Erregung nach $p(r+1) = 1,6 \cdot (40+1) = 65,6$ Min. wieder auf 0 herabgesunken sein; sie wird also der gestrichelten Linie BE folgen. Nehmen wir an, es sei uns die Aufgabe gestellt, die Größe der Reaktionszeit (a) zu finden.

Es wird hier nötig sein, eine Betrachtung über das Wesen der Reaktionszeit einzuschieben. Bei jeder Reizung, die eine Reaktion nach sich zieht, erfolgt diese — gleiche Umstände vorausgesetzt — nach einer konstanten Zeit, der Reaktionszeit, unabhängig von der Dauer der Reizung. Die Größe der Erregung im Moment der Reaktion hängt jedoch von der Dauer (oder Stärke) der Reizung ab: innerhalb gewisser Grenzen steigt sie mit steigender Reizdauer. Stellen wir uns Reaktionszeit und Größe der Erregung im Moment der Reaktion an Abszisse und Ordinate abgetragen vor, so erhalten wir einen Schnittpunkt, den wir als den Reaktionspunkt bezeichnen wollen. Dieser Reaktionspunkt ändert seine Lage je nach der Größe der Erregung, verschiebt sich aber für jeden bestimmten Fall nur längs einer Geraden, deren Lage durch die Reaktionszeit gegeben ist².

¹) Wenn wir die Werte $k=2$ und $p=1,5$ beibehalten, so ergibt uns die graphische Darstellung stark von den experimentellen Daten abweichende Werte für r und a . Da so starke Abweichungen (z. B. $r=25$ statt $r=40$) außerhalb der Fehlergrenze der Beobachtung liegen, so gehe ich gleich von korrigierten Werten für p und k aus, was wohl statthaft ist, da die hier eingeführten Korrekturen so gering sind, daß sie wohl innerhalb der Fehlergrenze liegen.

²) Diese Gerade ist in der Figur nicht ausgezogen, sie steht senkrecht auf AF und geht durch X.

Lassen wir nun den Reiz immer kleiner werden, so vermindert sich damit auch die Größe der Erregung im Moment der Reaktion, bis schließlich keine Reaktion mehr erfolgt. Diese minimale Erregung, die noch eine Reaktion nach sich zieht, entspricht dem Reiz von Präsentationszeitdauer. Wenn also mit den Linien AB und BE das Steigen und Fallen der Erregung nach einem Reiz von der Dauer der Präsentationszeit ausgedrückt ist, so muß der Reaktionspunkt auf der Linie BE zu suchen sein. (Denn daß er auf AB liegt, ist ausgeschlossen, sonst müßte ja die Reaktionszeit kürzer als die Präsentationszeit sein.) Wo er aber liegt, wissen wir nicht, die Größen p und r geben uns keinen Aufschluß darüber.

Nach jedem Reiz, der länger dauert als die Präsentationszeit, wird das Sinken der Erregung einer Linie folgen, die zu BE parallel verläuft, sie würde also jedesmal einen anderen Reaktionspunkt berühren. Könnten wir ein Mittel finden, das das Sinken der Erregung beschleunigt, so würden wir eine Relaxationslinie erhalten, die sich mit BE kreuzt; und wenn wir dann den Reiz so lange verkleinern, daß gerade noch eine Reaktion erfolgt, dann würde die zugehörige Relaxationslinie die Linie BE gerade im gesuchten Reaktionspunkt schneiden, nämlich bei minimaler Erregung im Moment der Reaktion.

Ein solches Mittel gibt uns die kritische Zeit in die Hand, deren Wirkung nun ebenfalls graphisch dargestellt werden soll. Ein Reiz von der Dauer k (1,85 Min.) ist nichts anderes als die Fortsetzung einer kürzeren Reizung; wir brauchen also nur die Gerade AB zu verlängern, bis sie in C die geforderte Zeithöhe erreicht hat. Die Relaxation nach einer solchen einfachen Reizung verläuft längs der Linie CF, parallel zu BE. Bisher ist die Darstellung korrekt. Zweifel erwecken können nur die für die Größe der Erregung gewählten Werte: die Projektionen von AB und AC auf der Erregungsskala AO. Scheinbar sind hier Maße abgetragen für einen Begriff, den wir nicht messen können. Wir geben auch zu, daß diese Maße willkürlich gewählt sind; wir können sie aber vergrößern oder verkleinern, d. h. die Zeichnung breiter oder schmaler ausführen, ohne daß solche Veränderungen aufs Endresultat einen Einfluß hätten. Es sei jedoch hier noch einmal darauf hingewiesen, daß wir

vorläufig ein gleichmäßiges Steigen und Sinken der Erregung angenommen haben.

Von nun an beginnen die Schwierigkeiten: Die Linie CF drückt das Sinken der Erregung nach einfacher Reizung von der Dauer der kritischen Zeit; lassen wir nun sofort nach der ersten die Gegenreizung folgen, so wäre offenbar ihre Wirkung — unabhängig von der Nachwirkung der ersten Reizung — die, daß die Erregung längs der Linie CD auf Null sinkt. Denn in Reizung und Gegenreizung wirken gleiche Kräfte, während gleicher Zeiten. Sie müßten sich also vollkommen aufheben, freilich, wenn die Nachwirkung der ersten Reizung nicht wäre. Nun besteht die Schwierigkeit darin, daß wir die Wirkung der Gegenreizung experimentell nicht von der Nachwirkung der ersten Reizung trennen können.

Es fragt sich nun, wie werden sich diese beiden Linien CF und CD, das langsamere und das schnellere Sinken der Erregung, zu einer einheitlichen Linie verbinden? Werden sie sich einfach summieren zu einem beschleunigten Sinken, etwa wie das Fallen eines Eisenstückes beschleunigt wird durch einen daruntergehaltenen Magnet? Der Versuch sagt uns: nein; denn sonst könnte nach Ablauf der Reaktionszeit keine Reaktion stattfinden. Es ist daher ausgeschlossen, daß die Resultante der beiden Linien CD und CF die Null-Linie der Erregung zwischen A und D treffen würde. Andererseits erscheint auch der Fall unmöglich, daß das Sinken der Erregung noch langsamer, als CF es darstellt, vor sich geht, daß also die Resultante außerhalb von CF die Null-Linie träfe; vielmehr werden wir sie mit größter Wahrscheinlichkeit zwischen CD und CF suchen. Mit Sicherheit können wir aber ihren Schnittpunkt mit der Null-Linie (AF) nicht finden.

Der einfachste Fall wäre, wenn sich die beiden Geschwindigkeiten zu einem Mittelwerte vereinigten. Wenn also längs CF die Null-Linie der Erregung in a (75,85) Min. erreicht wird, längs CD in b (3,7) — beides vom Beginn der ersten Reizung gemessen — so wird die Erregung längs der Resultante in $\frac{a+b}{2}$, also $\frac{75,85+3,7}{2} = 39,75$ Min. auf Null sinken.

Wir können noch auf einem anderen Wege zu jenem

Schnittpunkt der Resultante mit der Null-Linie in 39,75 gelangen. Wenn wir nämlich zwischen CD und CF ein Parallelogramm errichten. Das soll aber nur ein Bild sein, denn die Länge der Komponenten CD und CF bezeichnet ebensowenig Kraftgrößen, wie ihre Richtung — Kraftrichtungen. Sie müssen sich aber zu einer Resultante verbinden und ihre Lage in der Zeichnung fordert geradezu heraus, zwischen ihnen ein Parallelogramm zu errichten und dessen Diagonale als die gesuchte Resultante anzusehen.

Sie schneidet die Null-Linie in der Mitte zwischen D und F, nach 39,75 Min., fällt also mit der Resultante, wie wir sie nach der Formel $\frac{a + b}{2}$ fanden, zusammen. Ein Umstand spricht sogar zugunsten des Parallelogrammes, so schwankend auch die Voraussetzungen waren, von denen wir dabei ausgingen. Das Parallelogramm fordert ein Durchführen der Resultante über ihren Schnittpunkt mit der Null-Linie hinaus, bis G. Der Schnittpunkt X', dessen Bedeutung später erklärt werden soll, gibt dieser zweiten Methode eine wesentliche Stütze.

Wir können nun mit einiger Wahrscheinlichkeit sagen: Nach Reizung und Gegenreizung von der Dauer der kritischen Zeit sinkt die Erregung schneller als nach einfacher Reizung; in unserem speziellen Falle erfolgt das Sinken längs der Linie CG.

Greifen wir nun zum Versuch mit der Präsentationszeit zurück, in dem die Erregung längs der Linie BE sinkt. Es war dabei die Rede vom Reaktionspunkt, dessen Lage von der Reaktionszeit und der Größe der Erregung im Moment der Reaktion bestimmt ist. Wir haben gezeigt, daß dieser Reaktionspunkt auf der Relaxationslinie BE liegen muß. Ein identischer Reaktionspunkt liegt auch auf der Relaxationslinie CG, denn es liegt im Wesen sowohl der Präsentations- als auch der kritischen Zeit, daß sie eine minimale Erregung im Moment der Reaktion nach sich ziehen. Nun ist aber nur der Schnittpunkt X beiden Relaxationslinien gemeinsam; er ist mithin der gesuchte Reaktionspunkt, dessen Entfernung von AO die Reaktionszeit a darstellt. Die Zeichnung gibt uns hierfür den

Wert 12,5. In der Tat stimmt dies mit dem experimentell ermittelten Wert überein.

Die Entfernung des Punktes X von AF würde ein Maß für die Erregungsgröße im Moment der Reaktion abgeben. Doch das führt uns wieder auf zu unsichern Boden. Wir wollen diese Entfernung zwischen X und AF nur dazu benutzen, um sie auf der anderen Seite von AF abzutragen, da ja offenbar dieselbe Erregungsgröße dazu gehört, um eine Reaktion nach der einen wie nach der anderen Seite zu bewirken. So erhalten wir den Schnittpunkt X'. Die Theorie sagt also: nach Ablauf einer Stunde etwa nach Beginn des Versuches erfolgt eine Reaktion nach der anderen Seite. Dies stimmt mit Beobachtungen überein, die ich bei Nachprüfung der Buderschen Versuche machte. Es trat da in vielen Fällen, nach Rückgang der ersten Krümmung, eine Krümmung nach der entgegengesetzten Seite ein; auch der Zeitpunkt, in dem diese zweite Reaktion eintrat, war der gleiche, wie ihn die Zeichnung angibt — etwa 1 Stunde nach Beginn des Versuches. Dies ist es, worin ich eine Stütze für meine Anwendung des Parallelogrammes erblicke. Genauer habe ich freilich die Erscheinung nicht verfolgt, daher ist sie auch in der Zusammenstellung der Versuche nicht erwähnt. Die gleiche Beobachtung hat auch Fitting gemacht¹.

Es bleibt noch übrig, zu der Voraussetzung zurückzukehren, von der wir ausgingen, als wir Steigen und Sinken der Erregung durch gerade Linien ausdrückten. Das hieße: Steigen und Sinken erfolgt der Zeit proportional. Es ist klar, daß dies nicht dauernd der Fall sein kann, sonst müßte ja bei fortgesetztem Reizen die Erregung bis ins Unendliche anwachsen. Vielmehr ist anzunehmen, daß die Erregung bei fortgesetztem Reizen immer langsamer steigt, bis schließlich eine Grenze erreicht ist. Ähnlich kann es sich mit dem Sinken der Erregung verhalten: zuerst langsam, dann schneller. Wir müßten dann zur Darstellung dieser Vorgänge Kurven anwenden. Denken wir uns aber die Teilungen an der Erregungsskala AO nicht gleichmäßig, sondern progressiv größer werdend, so lassen sich

¹) Siehe Zitat auf S. 82.

die Fehler, die durch Einführung der geraden Linien verursacht waren, korrigieren. Eine von A schräg nach oben gezogene Gerade bedeutet dann z. B. in der ersten Minute ein Steigen der Erregung um mehrere Teilungen, während sie sich in einer 10. Minute vielleicht nur um einen Bruchteil einer Teilung vergrößert.

Die graphische Darstellung hat uns für das Beispiel 2 (*Lepidium* bei hoher Temperatur) ein Resultat gegeben, das mit den Daten des Experiments gut übereinstimmt — es war nur eine gegenseitige Näherung der Werte für Präsentations- und kritische Zeit um 0,25 Min. erforderlich. Auch die Beispiele 1 und 3 stehen mit der Theorie in Einklang. Nicht dagegen Beispiel 4, woraus geschlossen werden muß, daß die Konstruktion nicht fehlerfrei ist. Vorausgesetzt, daß die Konstruktion allgemeine Gültigkeit besitzt, so läßt sich aus ihr eine Formel ableiten, welche die vier Momente, Präsentations- und kritische Zeit, Reaktionszeit und Relaxationsindex in eine gegenseitige Abhängigkeit stellt. Doch möchte ich sie nicht eher bekannt geben, als es mir gelingt, ihre Gültigkeit auf einem größeren Gebiete nachzuweisen.

Zu den Experimenten, die den Ausgangspunkt dieser Arbeit bildeten, gab mir Herr Prof. L. Jost die Anregung und hat mir auch im Verlauf des weiteren in liebenswürdigster Weise Rat und Hilfe zuteil werden lassen. Ich bin ihm dafür zu herzlichem Danke verpflichtet.

Zusammenstellung der Resultate.

1. Buders Versuche mit intermittierender Reizung gehen von falscher Voraussetzung aus, seine Ergebnisse sind daher nicht zutreffend.

2. Es wurde die kritische Zeit bestimmt, d. h. die minimale Reizdauer, die von einer darauffolgenden, gleichlangen, entgegengesetzt wirkenden Reizung in der Reaktion nicht mehr aufgehoben wird.

3. Es wurden ferner bestimmt: Präsentations-, Reaktionszeit und Relaxationsindex für *Lepidium sativum* und *Lupinus albus* bei 17—18° und 25—27°.

4. Es wurde der Versuch gemacht, auf graphischem Wege unter gewissen einfachen Voraussetzungen einen Zusammenhang zwischen den genannten Zeiten herzustellen, wobei die Reaktionszeit aus den drei anderen Zeiten konstruktiv ermittelt wurde. Die experimentell gefundenen Werte stimmen in 3 von 4 Fällen mit den konstruktiv ermittelten ziemlich überein. Daraus wird man schließen müssen, daß diese Konstruktion zwar noch nicht ganz der Wirklichkeit entspricht, aber doch eine gewisse Annäherung an diese darstellt. Ich hoffe durch weitere Studien auf diesem Gebiet die hier angeregten Fragen weiter fördern zu können.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Zielinski Felix

Artikel/Article: [Über die gegenseitige Abhängigkeit geotropischer Reizmomente. 81-101](#)