

Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten.

Von

R. Stoppel und H. Kniep.

Mit 18 Kurven im Text.

Einleitung.

Das im folgenden mitzuteilende schließt sich in mancher Beziehung an die Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten an, die von R. Stoppel in dieser Zeitschrift 2, (1910) 369 ff. publiziert worden sind. Es wurde da u. a. festgestellt, daß die periodischen Bewegungen der Zungenblüten von *Calendula arvensis* (ausschließlich auf dieses Objekt beziehen sich die Untersuchungen, über die hier berichtet werden soll) zwar in hohem Maße durch äußere Bedingungen, namentlich durch das Licht beeinflusst werden, daß aber außerdem rhythmische Bewegungen existieren, welche in konstanter Dunkelheit zum Ausdruck kommen und ungefähr im gleichen Tempo verlaufen, wie der Tagesrhythmus. Weshalb diese Bewegungen als autonome im Sinne der Pfefferschen Definition angesprochen wurden, wurde in der erwähnten Arbeit eingehend gezeigt. Indem wir hier darauf verweisen¹, mag es genügen, die Gründe nochmals kurz zusammenzufassen. Der Umstand, daß die Bewegungen in dauernder Dunkelheit im 24stündigen Rhythmus erfolgen, legt die Vermutung nahe, daß es sich um Nachwirkungen handelt, in letzter Linie zurückführbar auf den tagesperiodischen Wechsel zwischen Licht und Dunkelheit. Versetzt man Blüten, die nach abwechselnd 12stündiger Beleuchtung und Verdunkelung (bei konstanter Temperatur) diesen Bewegungsrhythmus angenommen haben, in dauernde Dunkelheit, so öffnen und schließen sie sich

¹) Vgl. besonders S. 396 ff., 400, 428 f.

dort bis zum Verblühen im gleichen Rhythmus weiter. Dieser Versuch leistet allerdings der Meinung Vorschub, die Bewegungen in dauernder Dunkelheit seien Nachschwingungen. Wir wollen auch nicht bestreiten, daß solche hier mitsprechen; gezeigt soll nur werden, daß die rhythmischen Bewegungen in konstanter Dunkelheit auch unter Bedingungen erfolgen, die die Annahme derartiger Nachwirkungen ausschließen.

Hat man einigermaßen kräftige Versuchspflanzen zur Verfügung, so gelingt es leicht, sie in völliger Dunkelheit zum Aufblühen zu bringen. Auch unter diesen Umständen, wo also der tägliche Beleuchtungswechsel die Knospe nur im ganz jungen Stadium getroffen hat, tritt der 24stündige Rhythmus im Öffnen und Schließen auf. Das gleiche ist der Fall, wenn vor der dauernden Verdunkelung nicht der Tageswechsel auf die Pflanze gewirkt hat, sondern Dauerlicht oder irgendein anderer Beleuchtungswechsel. Es ist danach also auch nicht anzunehmen, daß der auf die junge Knospe einwirkende tägliche Beleuchtungswechsel schon einen Rhythmus induziert, der erst nach dem Aufblühen zum Ausdruck käme. Zu erwägen wäre noch, ob nicht vielleicht der zeitlich noch weiter zurückliegende tägliche Beleuchtungswechsel, der zwar nicht die Knospe, sondern andere Teile der Pflanze getroffen hat, unter Vermittlung dieser Teile (hauptsächlich wohl der Blätter) sich der Knospe eingeprägt haben könnte. Auch solche indirekten Wirkungen sind aber ausgeschlossen oder jedenfalls äußerlich nicht nachweisbar, wie Versuche lehren, in denen die Pflanze in bezug auf Beleuchtung und Verdunkelung anders behandelt wurde, als einzelne Knospen. Derartige Versuche hat bereits R. Stoppel (a. a. O. S. 397) gemacht, wir haben sie unter etwas anderen Bedingungen wiederholt und haben bestätigt, daß die Öffnungs- und Schließbewegungen verschiedener Blüten einer Pflanze unabhängig voneinander und von den Beleuchtungsverhältnissen der übrigen Pflanzenteile erfolgen. Von diesen Versuchen soll unten noch die Rede sein. Schließlich war für die Auffassung der Bewegungen als autonome noch der Umstand maßgebend, daß Pflanzen, die von der Keimung an ganz unregelmäßigen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt worden waren, Blüten erzeugen, die bei intermittierend zwei- oder vier-

stündiger Beleuchtung und Verdunkelung sich ebenfalls im 24stündigen Rhythmus öffnen und schließen.

Den Ausgangspunkt eines Teils der hier zu besprechenden Versuche bildete die Beobachtung, daß Blüten ein und derselben, zu bestimmter Zeit in konstante Dunkelheit verbrachten Pflanze, welche sich annähernd zur gleichen Zeit oder nacheinander im Dunkeln öffnen, im Rhythmus ihrer Öffnungs- und Schließbewegung insofern übereinstimmen, als die einzelnen Phasen dieser Bewegung immer annähernd zur gleichen Tageszeit auftreten. Die Entscheidung dieser und einiger damit zusammenhängender Fragen bildete den ersten Teil unserer Untersuchung. Des weiteren haben wir zu entscheiden versucht, ob im Dauerlicht die Tendenz zur autonomen rhythmischen Bewegung bestehen bleibt, oder ob das Dauerlicht etwa in dem Sinne umstimmend wirkt, daß es alle oder den größten Teil der Vorgänge, die für die autonome Periodizität maßgebend sind, ausschaltet. Durch frühere Versuche (R. Stoppel, a. a. O. S. 386) ist ja bekannt, daß das Dauerlicht einen stark schließenden Reiz auf die Blüten ausübt, daß der Aufblühvorgang unter diesen Bedingungen außerordentlich gehemmt wird und daß die Blüten sich nur ganz langsam und unvollkommen öffnen, um dann zu verblühen, ohne in ihren Bewegungen eine irgendwie regelmäßige Periodizität gezeigt zu haben.

Ehe wir auf die Versuche selbst eingehen, sollen einige kurze Bemerkungen zur Methodik hier Platz finden. Sie war im wesentlichen dieselbe wie in der zitierten Arbeit von R. Stoppel (s. d. S. 378 ff.). Als Lichtquelle benutzten wir also eine Bogenlampe von ca. 900 Kerzen Lichtstärke und 80—100 Stunden Brenndauer; Gipsschirm zur Herstellung eines diffusen Reflexlichts und Wasserkühlung waren ebenfalls dieselben. Als Versuchsraum diente uns diesmal nicht ein Gewächshaus, sondern ein größerer Kellerraum des Freiburger botanischen Instituts, in welchem eine Abteilung als Dunkelzimmer abgetrennt war. Die Verbindungstür zwischen dem Licht- und dem Dunkelzimmer war durch einen doppelten lichtdicht schließenden Vorhang aus schwarzem Tuch verhängt. Diese Einrichtung ersparte uns das oft wenig bequeme Arbeiten mit Dunkelzylindern und hatte den Vorzug, daß die verdunkelten Pflanzen beim Ablesen

nicht von weißem Licht, auch nicht von sehr schwachem getroffen wurden. Zwar hatte sich herausgestellt, daß dies, wenn es kurz wirkt, den Gang der Öffnungs- oder Schließbewegung nicht beeinflußt (s. Stoppel, a. a. O. S. 386); aus Versuchen, die wir angestellt haben, ergab sich sogar, daß derselbe unter Umständen durch eine einstündige oder noch längere Beleuchtung durch die Bogenlampe nicht merklich alteriert wird; trotzdem hielten wir es jedoch für besser, um ganz einwandfreie Resultate zu erzielen, das weiße Licht bei den Ablesungen völlig auszuschalten. Alle Ablesungen an den verdunkelten Pflanzen wurden daher bei dem Licht einer roten Lampe ausgeführt, wie sie in photographischen Dunkelzimmern verwendet wird. Das Licht war gerade so stark, daß man eben ablesen konnte. Daß alle Ablesungen so schnell als irgend möglich gemacht wurden, ist selbstverständlich. — Der nach Osten gerichtete, von Nebengebäuden beschattete Kellerraum bot den weiteren Vorteil, daß die Temperatur sich sehr konstant hielt. Sie schwankte oft in mehreren Tagen um kaum einen halben Grad.

Über den Einfluß des Dunkelsetzens auf den Zeitpunkt des Öffnens und Schließens der Blüten.

Wie bereits erwähnt, hatte es sich gelegentlich unserer Untersuchungen herausgestellt, daß die periodischen Bewegungen der Blüten von Pflanzen, die einige Zeit vor dem Aufbrechen der Knospen dauernd verdunkelt worden waren, immer die gleiche Phase einhielten. Oft stimmte der Rhythmus der Blüten einer Pflanze mit dem Tagesrhythmus überein, die größte Öffnung der Blüte lag also am Spätvormittag, gegen Mittag, oft aber war die Periodizität gerade entgegengesetzt oder beliebig anders. Wenn man einen derartigen Versuch außer allem Zusammenhang betrachtet, so könnte man geneigt sein, anzunehmen, daß hier in der Tat enge korrelative Beziehungen zwischen den Aufblühvorgängen bzw. autonomen Bewegungen oder deren Ursachen bei den einzelnen Blüten einer Pflanze bestehen. In der Einleitung wurde schon bemerkt, daß dem nicht so ist; wir werden unten auf entscheidende Versuche in dieser Richtung zu sprechen kommen. Eine Tatsache machte es uns schon höchst wahrscheinlich, daß der Grund der Erscheinung in irgendwelchen

äußeren Faktoren zu suchen ist; das wurde zur Gewißheit, als wir größere Versuchsserien angestellt hatten. Es zeigte sich nämlich, daß die Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüten, welche Pflanzen der gleichen Versuchsserie, also Pflanzen angehören, die, soweit es irgend möglich ist, gleichen Außenbedingungen ausgesetzt worden sind, Kurven ergeben, die sich annähernd decken. Die Bewegungen zeigen also, was Verlauf, Zeit und Phase anlangt, Übereinstimmung. Ersteres ist ja nach dem, was wir bisher wissen, fast selbstverständlich. Wir haben bei unseren Untersuchungen niemals an den Calendulablüten autonome Bewegungen beobachtet, deren Rhythmus wesentlich verschieden gewesen wäre; er war immer etwa 24stündig oder etwas länger. Zu erklären bleibt aber, weshalb alle Blüten sich zu derselben Zeit in annähernd der gleichen Phase befinden.

Sehen wir uns zunächst einmal die Protokolle dieser Versuchsreihen an.

Protokoll 1¹.

10 Pflanzen am 23. VIII. 1910 1^h nachm. im Keller verdunkelt, nachdem alle entwickelten Blüten entfernt worden waren.

Datum	Zeit	Temperatur	a	b	c	d	e	f	g	h	i	k
24.	11	20,8	21	20	66	43	19					
Aug.	1	18,9	37	30	97	49	22					
	7	18,8	— 30	10	— 5	20	— 10					
25.	10	18,4	37	8	66	0	36	32	27	16	10	44
	12	18,5	47	40	82	32	87	71	57	35	27	44
	1	18,5	53	57	82	34	102	75	64	44	42	47
	3		42	57	80	42	100	40	58	34	37	51
	5	18,8	15	55	76	42	87	40	41	35	28	47

Protokoll 1 gibt die Beobachtungen wieder, die an 10 gleich behandelten Versuchspflanzen gemacht wurden. Die Pflanzen hatten bis zum 23. August 1 Uhr nachmittags im Freien gestanden. Nach Entfernung aller geöffneten Blüten wurden sie in den Keller gebracht und dort dunkel gestellt. Am nächsten Morgen begann an fünf Pflanzen eine Knospe sich zu öffnen,

¹⁾ Zur Erklärung der Protokolle sei bemerkt, daß a, b, c usw. die einzelnen Blüten einer Versuchsserie bezeichnen. Die in den entsprechenden Kolonnen stehenden Zahlen geben die Winkel an, die zwei gegenüberliegende Strahlenblüten, an denen Kapillaren angeklebt waren, miteinander bildeten. Die Winkelstellung 0 bedeutet Parallelstellung der Strahlenblüten. Eine von da ausgehende Schließung ist durch das negative Vorzeichen gekennzeichnet.

bei den übrigen erst am darauffolgenden Vormittag. Mit der Beobachtung wurde gewöhnlich begonnen, sobald die Öffnung so weit vorgeschritten war, daß es möglich war, an den Zungenblüten feine Kapillaren anzubringen. Ein Blick auf die Tabelle zeigt ohne weiteres, daß die rhythmischen Öffnungs- und Schließbewegungen bei allen Blüten annähernd übereinstimmen. Die fettgedruckten Zahlen bezeichnen die maximale Öffnung. Wir sehen, daß diese Phase durchschnittlich immer etwa um 1 Uhr mittags liegt. Nur in einem Falle, bei Blüte c, ist das Maximum am 25. August schon um 12 Uhr erreicht, erhält sich aber bis um 1 Uhr und hat auch um 3 Uhr noch denselben Wert (die Differenz von 2^0 liegt innerhalb der Grenzen der Ablesungsfehler). Blüte k erreicht erst um 3 Uhr den größten Öffnungswinkel, der aber von dem um 1 Uhr beobachteten nur um 4^0 abweicht. Bei Blüte d hat sich die zweite Öffnung etwas verspätet. — Nicht in allen Fällen sind die Ergebnisse so prägnant. Mit individuellen Schwankungen müssen wir ja immer rechnen. Durchschnittlich liegen jedoch die Maxima, wenn die Versuchspflanzen gleich vorbehandelt waren, zu derselben Tageszeit. Eine weitere Versuchsreihe, die unter ganz ähnlichen Bedingungen angestellt wurde, bestätigt obiges Resultat. Sie ist in Protokoll 2 wiedergegeben. Die Pflanzen wurden hier am 1. September,

Protokoll 2.

Pflanzen am 30. VIII. bzw. 1. IX. 1910 1^h nachm. im Keller verdunkelt, nach Entfernung der geöffneten Blüten.

Datum	Zeit	Temperatur	a	b	c	d	e	f	g	h	i	k
3. Sept.	11 ¹ / ₂		29	75	48	53	56	31	32	41	77	68
	1 ¹ / ₄	19,1	32	75	42	57	40	41	25	28	90	71
	3	19,2	36	85	56	49	20	12	17	51	70	78
	5	19,1	32	72	0	— 3	3	— 20	— 15	30	43	74

ebenfalls mittags 1 Uhr in den Keller gebracht und verdunkelt. Eine Ausnahme machen nur i und k, die schon am 30. August 1 Uhr, also längere Zeit vor dem Aufbrechen der Knospen dunkel gestellt waren. Wie ersichtlich, liegt hier die maximale Öffnung zwischen 11¹/₂ und 3 Uhr, im Mittel also gegen 1 Uhr.

Auch ohne jede Blüte genau zu messen, kann man sich von der Richtigkeit dieses Ergebnisses leicht überzeugen, wenn man

größere Serien mit Knospen versehener Pflanzen zu bestimmter Zeit dunkel setzt und die Blüten ab und zu beobachtet. Die Öffnungs- und Schließbewegungen wird man dann immer annähernd in derselben Phase finden. Voraussetzung dabei ist natürlich möglichste Gleichmäßigkeit des Materials. Wir hatten im Anfang gelegentlich Schwierigkeiten, wirklich gute, kräftige Blüten im Dunkeln zu bekommen. Blüten, die von Anfang an verkümmert sind oder irgendwelche andere Störungen erlitten haben, so daß sie sich überhaupt nicht recht öffnen und, ohne größere Bewegungen zu machen, im halb geöffneten Zustand bis zum Verblühen verharren, sind natürlich nicht brauchbar. Es erwies sich, um über gutes Material zu verfügen, als sehr nützlich, die jungen, in kleine Töpfe pikierten Pflänzchen etwa 4 Wochen nach der Keimung einmal kräftig mit anorganischer Nährlösung (»Naumanns Dünger«) zu begießen. Es entwickelten sich dann sehr große, stark beblätterte, mit vielen Knospen versehene Pflanzen. Die Blütenentwicklung im Dunkeln war besser, wenn vor der Verdunklung oder früher ein Teil der unteren Blätter entfernt wurde.

Protokoll 3.

Protokoll 4.

Pflanzen am 6. VIII. 1910 12^h mittags verdunkelt. Blüten vorher entfernt. Pflanzen am 6. VI. 1910 12^h mittags verdunkelt. Vorher und nochmals am 9. VI. alle geöffneten Blüten entfernt.

Dat.	Zeit	Temperatur	a	b	c	Dat.	Zeit	Temperatur	a	b	Dat.	Zeit	Temperatur	a	b
8. Aug.	4 1/2		46	81	106	10. Juni	10 1/4	18,0	17		11. Juni	2	17,4	90	108
	7	18,0	17	72	95		12	18,3	18			4	17,9	54	66
	9 1/4	18,0	0	62	67		2	18,1	62			6	17,5	8	15
	11 1/4	18,0	0	60	59		4	18,0	28			8 1/4	17,1	— 5	5
9.	2	18,0	0	52	51		6 1/4	17,9	2			10 1/2	17,1	— 10	0
	5	18,0	0	52	47		8	17,6	— 15		12.	1 1/2	17,0	— 10	0
	7	18,0	0	51	49		10	17,2	— 30			3 1/2	17,0	— 5	0
	9 1/4	18,1	5	52	47	11.	12 1/2	17,1	— 35			5 1/2	17,0	— 5	0
	11		147	49	51		3	17,0	— 36			7 1/4	17,0	22	35
	1	18,2	ganz ¹ geöff.	65	85		5	17,0	— 40			9	17,0	62	94
	3 1/2	18,5	desgl.	87	70		6 1/2	17,0	— 10			11	17,2	139	112
	6	18,8	desgl.	87	66		8 1/4	17,2	82			1	17,2	130	140
	9		67	76	61		9 1/2	17,3	108	100		3 1/2	17,2	116	118
	11	18,2	62	75	58		11	17,5	116	111		6	17,3	88	66
10.	1	18,2	55	43	56		12 1/2	17,5	110	125					

¹) Die Zungenblüten hatten sich stark nach auswärts zurückgeschlagen, so daß eine genaue Ablesung nicht möglich war.

Wir wollen jetzt noch einige ähnliche Versuche mitteilen. Wie Protokoll 3 und 4 angeben, wurden die Pflanzen zwei bzw. vier Tage vor beginnender Ablesung mittags 12 Uhr verdunkelt. Die Öffnungs- und Schließbewegungen zeigen auch hier im großen und ganzen denselben Gang. Nur b (Protokoll 3) zeigt eine kleine Verspätung des Maximums, die aber das Wesen der Sache nicht berührt. Da zwischen 1 und 3 $\frac{1}{2}$ Uhr nicht beobachtet wurde, wäre es möglich, daß das Maximum zwischen diesen zwei Zeitpunkten liegt. Protokoll 5, das einen ähnlichen

Protokoll 5.

Pflanzen am 19. VIII. 1910 11 $\frac{1}{4}$ h vorm. im Keller verdunkelt. Blüten vorher entfernt.

Dat.	Zeit	Tempe- ratur	a	b
22.	8 $\frac{1}{2}$	20,0	72	16
Aug.	11	20,0	107	48
	1	19,8	90	41
	3 $\frac{1}{4}$	19,8	63	24
	5	20,2	19	10
	7	20,0	— 5	— 25
	9 $\frac{1}{2}$	19,6	— 15	— 23
	12	19,8	— 15	— 23
23.	2	19,0	— 15	— 20
	5	19,0	— 15	— 20
	6 $\frac{1}{2}$	19,0	3	— 20
	8 $\frac{1}{2}$	19,3	153	0
	10 $\frac{1}{2}$	19,5	132	76
	12 $\frac{1}{2}$	19,5	130	70

Versuch wiedergibt, bedarf wohl keiner weiteren Erklärung. Zu Protokoll 6 sind die mit dem Index 1 bezeichneten Blüten am 10. September morgens 9 Uhr (nachdem sie die Nacht über unter der Bogenlampe gestanden hatten) verdunkelt worden, die mit Index 2 schon abends 6 Uhr des vorhergehenden Tages. Wir sehen, daß sich die periodischen Bewegungen beider Gruppen zur gleichen Zeit immer etwa in der entgegengesetzten Phase befinden. Während z. B. a₂ und b₂ am 11. September 5 Uhr nachmittags den weitesten Öffnungswinkel erreicht haben, ist a₁ im Maximum der Schließbewegung angelangt. Ähnlich, wenn auch nicht immer ganz exakt, entsprechen sich die Werte an den folgenden Tagen.

Während in den ersten Versuchen (Protokoll 1—3) das Maximum der Öffnung um die Mittagszeit lag, ist es hier auf

die Nachmittagsstunden bzw. auf den frühen Vormittag verschoben. Wenn man nach den ersten Versuchen vielleicht noch annehmen könnte, daß ein innerer (ererbter oder erworbener) zeitlich fixierter Rhythmus allen Blüten inne wohne, der, von den Außenbedingungen in hohem Maße unabhängig, im Dunkeln als periodische Bewegung zum Ausdruck kommt, so zeigen die letzten Versuche, daß dies, soweit wenigstens die zeitliche Fixierung in Betracht kommt, nicht der Fall ist. Es ist möglich, das Maximum beliebig auf jede Tages- oder Nachtzeit zu verlegen. Und zwar hängt das, wie die Protokolle zeigen, von der Tageszeit ab, zu welcher die Pflanzen oder richtiger die Knospen in dauernde Dunkelheit gebracht worden sind. Liegt sie mittags, so

Protokoll 6.

Pflanzen am 9. IX. 1910 6 h nachm. in den Keller gebracht. Knospen mit Index 2 sofort verdunkelt. Knospen mit Index 1 bis 10. IX. 9 h vorm. beleuchtet (Bogenlicht), dann verdunkelt.

Dat.	Zeit	Temperatur	a ₁	a ₂	b ₁	b ₂	c ₁	c ₂	d ₁	d ₂	e ₁	e ₂
11. Sept.	10	17,8	31						Knospe d ₁ öffnete sich erst am 16. IX. und hielt den Rhythmus der übrigen mit Index 1 bezeichneten Blüten ein.			
	11	18,1	30	36								
	1	17,3	0	53		36						
	3	17,5	— 10	74		47						
	5	17,4	— 50	86		66		32				
	7	17,3	— 50	29		17		21				
	9	17,2	— 50	— 5		0		0				
	11	17,2	— 50	— 35		— 25		— 30				
12.	2	17,2	— 7	— 40		— 30	46	— 55				
	5	17,2	96	— 50	10	— 35	29	— 50				
	6 ¹ / ₂	17,2	90	— 50	12	— 40	23	— 60				
	9 ¹ / ₄	17,0	90	15	— 30	10	— 5	10				
	11 ¹ / ₄	17,1	61	71	— 35	57	— 25	74				
	1 ¹ / ₂	17,2	5	84	— 63	70	— 50	83				
	3 ¹ / ₂	17,2	— 20	81	— 55	72	— 60	80				
	5 ¹ / ₄	17,2	— 20	78	— 55	69	— 60	72		48		
	7 ¹ / ₂	17,2	— 20	64	— 55	57	— 55	55		45		
	11	17,2	— 15	0	— 58	5	— 10	0		41		
13.	2	17,1	— 5	— 15	34	5	85	— 13		0		
	6	17,0	132	— 25	50	5	64	— 25		— 25		
	9	17,0	107	0	30	15	49	0		— 25	20	
	11	17,0	100	70	19	57	38	62		0	5	
	1	17,0	97	107	— 30	86	0	91		60	— 10	15
	3 ¹ / ₂	17,0	30	108	— 40	118	0	97		79	— 40	72
	5 ¹ / ₄	17,0	— 10	96	— 45	86	— 5	86		67	— 80	72
	7	17,1	— 15	96	— 45	82	— 10	85		67		
	10 ¹ / ₂	17,4	— 15	45	— 47	15	5	18		32	— 50	10

Protokoll 7.

Pflanzen am 25. VI. 1910 9³⁰ nachm. dunkel gesetzt. Entfaltete Blüten vorher entfernt.

Dat.	Zeit	Temperatur	a	b	c
27. Juni	7 ¹ / ₂	17,2	12	52	68
	9 ¹ / ₄	17,0	— 5	71	62
	12	17,0	— 18	3	— 3
28.	3	17,0	— 25	0	— 40
	6	17,1	— 40	— 5	— 50
	8 ¹ / ₄	17,1	— 40	— 25	— 57
	10 ³ / ₄	17,3	52	— 5	— 50
	1	17,5	67	47	— 25
	3	17,2	67	67	62
	5 ¹ / ₂	17,2	66	92	71
	8 ¹ / ₄	17,3	58	94	74
	10 ¹ / ₄	17,5	40	86	61
29.	1	17,5	27	69	31
	4	17,4	24	55	— 40
	6 ¹ / ₂	17,3	21	48	— 40
	9 ¹ / ₂	17,8	22	47	— 40
	12	18,0	43	50	— 45
	3 ¹ / ₄	18,0	102	81	12
	6	18,5	110	112	57
	8	18,5	116	116	81
	10 ¹ / ₂	18,2	92	104	91
30.	1	18,1	70	75	80
	4	18,0	30	30	62
	6	18,0	0	10	50
	9	18,2	— 40	— 15	32
	11	18,4	— 40	— 60	0
	2 ¹ / ₂	18,3	— 40	— 80	— 70

erreichen die später aufblühenden Blüten den weitesten Öffnungswinkel auch gegen Mittag, liegt sie am Morgen oder gegen Abend, so ist die maximale Öffnung ebenfalls morgens oder abends. Es ist nicht immer genau dieselbe Stunde, wir werden auch unten noch sehen, daß unter gewissen Umständen bestimmt gerichtete Abweichungen vorkommen; aber im allgemeinen traf diese Regel bei der großen Anzahl der von uns beobachteten Pflanzen immer zu. Leider war es nicht möglich, auch die früheren, von R. Stoppel angestellten Versuche genauer darauf hin zu kontrollieren, da hier der Zeitpunkt der letzten Verdunkelung der Knospen vor dem Aufblühen meist nicht genau notiert worden war. Damals ließ sich eben noch nicht voraussehen, daß eine derartige merkwürdige Beziehung existiert.

Wir wollen nun einige weitere Versuche besprechen, bei denen die Bedingungen etwas modifiziert wurden. Schon oben wurde beiläufig darauf hingewiesen, daß von der aufgestellten Regel unter Umständen bestimmte gerichtete Abweichungen vorkommen können. Das ist z. B. der Fall, wenn die dem Dunkelsetzen vorausgehende Belichtung sehr lang ist. Knospen, die abends 6 Uhr dunkel gesetzt wurden, nachdem sie tagsüber (im Freien) beleuchtet worden waren, entsprachen noch der Regel. Das gilt auch annähernd noch von solchen Knospen, die erst 9¹/₂ Uhr abends verdunkelt wurden. Protokoll 7, das eine solche Versuchsreihe wiedergibt, zeigt das Maximum im allgemeinen gegen 8 Uhr. Eine Ausnahme macht nur die erste Öffnungsbewegung von Blüte a, die äußerst schnell »aufschießt«, dafür aber ziemlich lange im geöffneten Zustande verharret. Solche Unregelmäßigkeiten kommen gelegentlich vor. Wenn wir uns die vielen Kurven ansehen, die in der Arbeit von Stoppel reproduziert worden sind, so bemerken wir, daß im Dunkeln eigentlich niemals ein scharfes Umbiegen an den Kulminationspunkten stattfindet. — Wenn nun die Beleuchtung vor dem Dunkelsetzen noch länger in die Nacht hinein oder bis zum nächsten Morgen fortgesetzt wird, so verfrüht sich das Maximum der Öffnung. In Protokoll 8 und 9 sehen wir dies bei Pflanzen, die nachts um 11 oder

Protokoll 8.

Pflanzen am 9. VIII. 1910 11^h nachm. dunkel gestellt. Entfaltete Blüten vorher entfernt.

Dat.	Zeit	Temperatur	a	b	c
20.	3 ¹ / ₂	19,0	20	19	17
Aug.	5	19,0	28	20	32
	7	19,0	33	60	48
	9 ¹ / ₄	19,1	29	56	41

Protokoll 9.

Pflanzen am 6. VIII. 1910 12^h nachts dunkel gestellt. Entfaltete Blüten vorher entfernt.

Dat.	Zeit	Temperatur	a	b	c
8.	4 ¹ / ₂		45	64	2
Aug.	7	18,0	75	100	27
	9 ¹ / ₄	18,0	37	86	39
	11 ¹ / ₄	18,0	15	68	25
9.	2	18,0	0	49	— 3

12 Uhr verdunkelt worden waren. Eine Erläuterung dieser Protokolle ist wohl überflüssig. Auch Protokoll 6 wäre hier heranzuziehen. Die mit dem Index 1 versehenen Knospen sind, wie dort angegeben, über Nacht beleuchtet und morgens 9 Uhr in dauernde Dunkelheit gebracht worden. Wie oben schon

angegeben wurde, liegen die maximalen Öffnungswinkel der aus diesen Knospen hervorgehenden Blüten zur gleichen Zeit wie die minimalen der Parallelserie (a_2 , b_2 , c_2 , d_2 , e_2). Letztere wurden aber nicht um 9 Uhr, sondern 6 Uhr abends verdunkelt. Bei a_1 , b_1 , c_1 , e_1 ist also eine entschiedene Verfrühung des Maximums zu verzeichnen.

Wir dürfen aus diesen Ergebnissen wohl schließen, daß die langdauernde Vorbelichtung für die Verschiebung der Phasen verantwortlich zu machen ist. Der Reiz, der dann bei Verdunkelung erfolgt, findet eine andere Stimmung vor und wirkt infolgedessen auch anders. Wundernehmen kann ein solches Verhalten nicht, denn nach den Untersuchungen von Pfeffer und Oltmanns ist es ja bekannt, daß der Effekt, den Verdunkelung bei (allerdings bereits geöffneten) Blüten hervorbringt, ganz wesentlich durch die Dauer der Vorbelichtung mitbestimmt wird. — Vermutlich hat nicht allein die Dauer, sondern auch die Intensität der Vorbelichtung einen Einfluß. Gelegentlich beobachteten wir eine Verfrühung des Maximums auch bei Blüten, die am Tage vor der dauernden Verdunkelung, die um 1 Uhr mittags einsetzte, im Freien sehr schwach beleuchtet gewesen waren (es war ein ausgesprochen trüber Tag). Doch reicht das Material, über das wir in dieser Beziehung verfügen, nicht aus, um hier irgendwelche sicheren Schlüsse zu ziehen. Die ganze Intensitätsfrage und die damit zusammenhängende Frage nach der Wirkung bestimmter Lichtmengen wird ja bei den nyktinastischen Bewegungen noch dadurch kompliziert, daß wir zwischen Übergangs- und Dauerreiz zu unterscheiden haben. Da wir es hier mit einem noch völlig ungeklärten Gebiet zu tun haben, erübrigt es sich, weiter darauf einzugehen.

Wir haben uns nun ferner die Frage vorgelegt, welchen Einfluß eine wenigstündige Beleuchtung, die zwischen Dunkelsetzen der Knospen und erste Öffnung eingeschaltet wird, auf die zeitliche Lage des Maximums der Öffnung hat. Wie Protokoll 10 angibt, waren die Knospen am 25. Juni abends 10 Uhr verdunkelt worden. Wären sie dauernd im Dunkeln geblieben, so würde also das Maximum etwa um dieselbe Tageszeit, jedenfalls in den Abendstunden gelegen haben (vgl. Protokoll 7). Nun wurde am 27. Juni morgens, als noch alle Knospen ge-

Protokoll 10.

Pflanzen am 25. VI. 1910 10^h nachm. im Keller verdunkelt. Am 27. VI. 9¹⁰ bis 11¹⁰ vorm. mit der Bogenlampe beleuchtet, dann dauernd verdunkelt. Entfaltete Blüten am 25. VI. entfernt

Dat.	Zeit	Temperatur	a	b	c	d	e	f
27. Juni	6 ¹ / ₂	17,2	19	0				
	9 ¹ / ₄	17,0	13	— 5				
	12	17,0	14	— 10				
28.	3	17,0	10	0				
	6	17,1	17	0				
	8 ¹ / ₄	17,1	42	44				
	10 ³ / ₄	17,3	58	58	76	21	86	41
	1	17,5	57	65	36	22	100	22
	3	17,2	78	70	30	— 10	76	0
	5 ¹ / ₂	17,3	88	63	0	— 40	20	— 18
	8 ¹ / ₄	17,3	78	30	— 10	— 60	— 5	— 20
	10 ¹ / ₄	17,5	73	15	— 10	— 68	— 15	— 30
	1	17,5	63	0	— 15	— 70	— 15	— 17
	4	17,4	63	0	— 15	— 72	— 15	— 26
	6 ¹ / ₂	17,3	54	10	15	— 30	14	72
29.	9 ¹ / ₂	17,8		55	106	102	82	64
	12	18,0		85	91	73	99	64
	3 ¹ / ₄	18,0		120	82	52	88	35
	6 ¹ / ₂	18,5		106	67	25	60	15
	8 ¹ / ₄	18,5		verblüht	58	verbl.	verbl.	5
	10 ³ / ₄	18,2			46			3
	1	18,1			47			3
	4	18,0			60			35
	6	18,0			68			88
	9	18,2			85			95
	11	18,4			99			92
	3	18,3			115			78
30.	6 ¹ / ₂	18,2			111			
	10	18,1			87			

schlossen waren, eine zweistündige Beleuchtung (Bogenlampe) eingeschoben. Sie hatte zunächst den Effekt, daß diejenigen Knospen, deren Entwicklung am weitesten vorgeschritten war (a und b), während der zwei Stunden sich zu öffnen begannen (Übergangsreiz). Wir sehen also hier eine erhebliche Entwicklungsbeschleunigung, deren Resultat eine bedeutende Verfrühung des Maximums ist. Bemerkenswert ist ferner, daß bei den jüngeren Knospen (die sich während der Belichtung nicht öffneten) die Verfrühung noch erheblicher ist. Das Maximum der Blütenbewegung entspricht hier etwa der Zeit des letzten Dunkelsetzens (nach der zweistündigen Beleuchtung). Vermutlich ist dieses also hier wie in den früheren Versuchen

der ausschlaggebende Reiz; die durch das vorletzte Dunkelsetzen induzierte Stimmung muß demnach verändert worden sein, was durch die zweistündige Belichtung, durch die darauffolgende Verdunkelung oder durch beides bewirkt sein könnte. Daß bei den älteren Knospen die Verfrühung eine geringere ist, dürfte mit deren weiter vorgeschrittener Entwicklung zusammenhängen. Die Prozesse, die durch das Dunkelsetzen am 25. Juni eingeleitet worden waren und sich bei der Öffnungsbewegung geltend machten, waren offenbar schon zu weit fortgeschritten und wurden durch die zweistündige Belichtung nur beschleunigt, während die letzte Verdunkelung vielleicht auf die Lage des Maximums gar keine oder nur eine sehr schwache Wirkung hatte. Aus früheren Versuchen von R. Stoppel¹ geht jedenfalls hervor, daß dann, wenn die rhythmische Bewegung bereits im Gange ist, die Periodizität durch Dunkelsetzen nicht mehr wesentlich modifiziert wird. Ob es dann überhaupt möglich ist, die autonomen Bewegungen noch wesentlich zu verschieben, mag dahingestellt bleiben, es ist jedenfalls nicht durch so einfache Anstöße wie einmalige Verdunkelung zu erzielen.

Es liegen uns auch Versuche mit Zwischenschaltung einer vierstündigen Beleuchtung vor. Deren Ergebnis ist, wie vorauszusehen, ganz ähnlich. Aus Protokoll 11 sind die Einzeldaten zu entnehmen.

Einige Bemerkungen mögen hier noch über die gegenseitige Unabhängigkeit einzelner Blüten derselben Pflanze folgen. In der Einleitung wurde schon an Versuche erinnert, die die Unabhängigkeit rhythmischer Bewegungen der Blüten von den Beleuchtungsverhältnissen der übrigen Teile der Pflanze erkennen lassen. Wir können uns hier auf die Versuchsreihe Protokoll 6 berufen. Dort gehören nämlich die mit dem gleichen Buchstaben (a, b, c, d oder e) bezeichneten Knospen immer derselben Pflanze an. Die fünf Pflanzen wurden am 9. September 6 Uhr abends unter die Bogenlampe gestellt und am folgenden Tage morgens 9 Uhr verdunkelt. Die mit dem Index 2 versehenen Knospen waren dagegen sofort, also am 9. September 6 Uhr abends verdunkelt worden, während alle übrigen Pflanzenteile, also auch die Knospen 1 weiter belichtet wurden. Eine größere Reihe anderer, ganz ähnlicher Versuche führte zu dem

¹) a. a. O. S. 405 f. Kurve 19, 21, 22 u. a.

Protokoll 11.

Pflanzen am 25. VI. 1910 10^h nachm. dunkel gesetzt. Alle geöffneten Blüten vorher entfernt. Dunkelheit am 27. VI. 9^{10h} vorm. durch 4 stündige Beleuchtung unterbrochen.

Tag	Zeit	Tempe- ratur	a	b	c	d	e	f
28.	10 ^{3/4}	17,3	70			91	58	68
Juni	1	17,5	88			98	57	46
	3	17,2	67			93	56	44
	5 ^{1/2}	17,2	22			81	21	25
	8 ^{1/4}	17,3	— 10			31	— 5	— 10
	10 ^{1/4}	17,5	— 10			— 5	— 25	— 25
29.	1	17,5	— 15			— 5	— 35	— 30
	4	17,4	— 17			— 5	— 40	— 40
	6 ^{1/2}	17,3	— 12			— 15	— 40	— 30
	9 ^{1/2}	17,8	78			82	27	72
	12	18,0	95			94	76	76
	3 ^{1/4}	18,0	75			100	90	109
	6 ^{1/2}	18,5	68	48	40	91	69	69
	8 ^{1/4}	18,5	20	19	20	68	40	29
	10 ^{3/4}	18,2	— 5	— 5	— 3		0	— 2
30.	1	18,1	— 8	— 15	— 10		— 10	— 10
	4	18,0	— 10	— 15	— 10		— 10	— 10
	6	18,0	0	— 10	— 10		— 10	— 10
	9	18,2	15	41	12		15	15
	11	18,4	100	102	96		57	76
	3	18,2	90	90	85			

gleichen Ergebnis. Das gilt auch für die Umkehrung des obigen Versuchs, bei welcher die ganze Pflanze verdunkelt wurde, mit Ausnahme einer Knospe, die noch einige Zeit hell blieb. Damit ist eine Unabhängigkeit der Knospen und Blüten voneinander in dem Sinne bewiesen, daß die durch gewisse Außenbedingungen bestimmte zeitliche Lage der Phasen der autonomen Bewegung von einer Knospe oder Blüte nicht auf eine andere, die anderen Außenbedingungen ausgesetzt wird, merkbar übertragen wird. Daß dennoch Korrelationen verschiedenster Art zwischen zwei Knospen bestehen können, soll damit natürlich nicht bestritten werden. Es könnte auch sein, daß rhythmische Vorgänge sich von einer Knospe gleichsinnig auf andere übertragen, infolge des starken Überwiegens äußerer Einflüsse dort aber nicht nachweisbar zum Ausdruck kommen.

Zum Schluß möge hier noch erwähnt werden, daß die besprochene Wirkung des Dunkelsetzens auf die Knospen eine ungewöhnlich nachhaltige ist. Das Alter der Knospen spielt offenbar nur innerhalb sehr enger Grenzen eine Rolle. Man

kann nämlich die Erscheinung sowohl an solchen beobachten, die dem Aufblühen schon nahe sind, als an solchen, die noch ganz jung sind. Solange die verdunkelten Pflanzen überhaupt fähig waren, Blüten zu produzieren — und das kann bei kräftigen Exemplaren eine Woche und länger der Fall sein — solange ließ sich auch beobachten, daß deren Öffnungs- und Schließbewegungen von der letzten Verdunkelung der gesamten Pflanze abhängen. Die Blüte d_1 (Protokoll 6) öffnete sich z. B. erst am 16. September, also 7 Tage nach der Verdunkelung und hielt trotzdem den Rhythmus der anderen mit Index 1 versehenen, also gleich behandelten Blüten ein.

Bleibt im Dauerlicht die Tendenz zur periodischen autonomen Bewegung bestehen?

Von dem stark schließenden und die Öffnungsbewegung hemmenden Effekt des Dauerlichts haben wir hinreichend Gelegenheit gehabt, uns zu überzeugen (vgl. u. a. Stoppel, a. a. O. S. 386 u. 401). Eine im annähernd zwölfstündigen Rhythmus verlaufende autonome Bewegung kommt im Dauerlicht nicht zustande. Die Frage, die wir zu entscheiden suchten, ist nun die, ob das Dauerlicht jegliche Tendenz zur autonomen Bewegung ausschaltet, oder ob diese Tendenz fortbesteht und nur die Bewegungen als solche gehindert werden, oder wenigstens nur die letzten Glieder der Reizkette, die die Bewegungen einleitet, beeinflußt oder ausgeschaltet werden¹. Die im vorigen Kapitel besprochenen Versuche über die nachhaltige Wirkung, die das Dunkelsetzen auf Knospe und später Blüte ausübt, konnten uns hierfür Anhaltspunkte liefern.

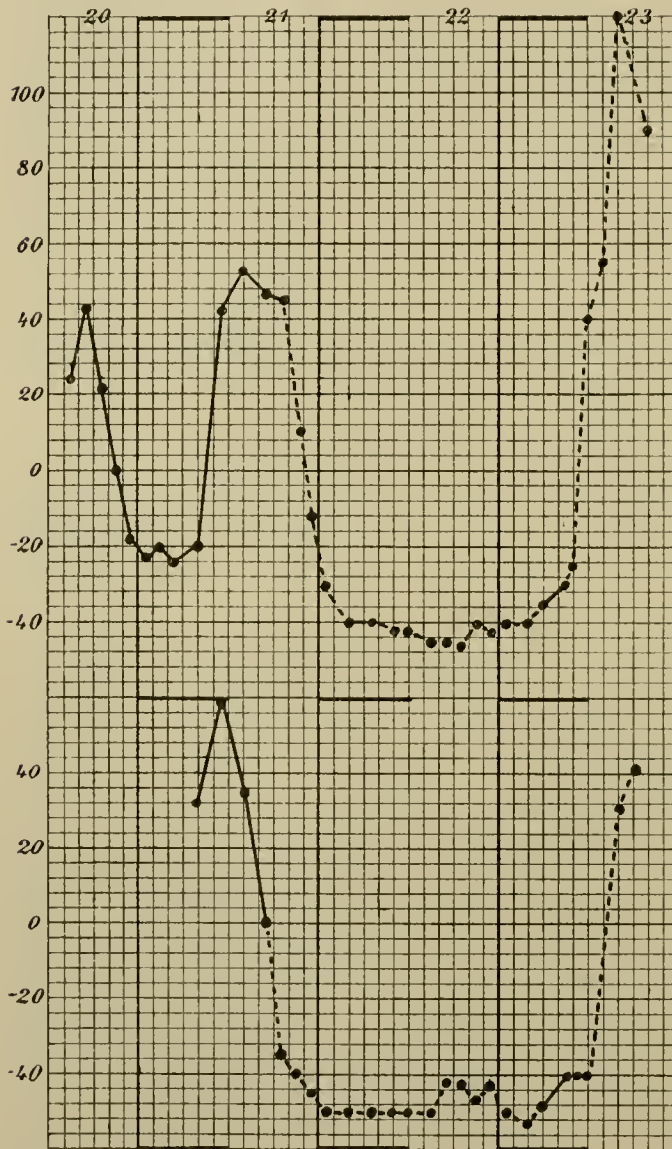
Es ist schon lange bekannt, daß es für den Reizerfolg der Verdunkelung auf die Bewegungen der Blüten durchaus nicht gleichgültig ist, wie lange und wie stark die vorhergehende Belichtung gewesen ist. Die Intensitätsfrage lassen wir hier ganz beiseite, was ja möglich ist, weil wir mit konstanter Beleuchtung arbeiteten. — Andererseits wissen wir, daß auch die Wirkung des Lichts von der Dauer der vorausgehenden Dunkel-

¹) Natürlich liegt es nahe, an die wachstumshemmende Wirkung des Lichts zu denken. Sie mag auch mitsprechen, reicht jedoch allein zur Erklärung der verschiedenen beobachteten Erscheinungen nicht aus.

heit abhängt. Innerhalb gewisser Grenzen gilt der Satz, daß die durch den Übergangsreiz des Lichtes ausgelöste Öffnungsbewegung um so ausgiebiger ist, je länger die vorausgehende Verdunkelung war. Nun hängt aber ferner die durch die Dunkelheit bewirkte Stimmungsänderung, welche für die darauffolgende Lichtreizung maßgebend ist, von der der Dunkelheit vorausgehenden Beleuchtungsdauer ab. Ist diese sehr lang, so kann schon nach sehr kurzer Verdunkelung mit darauffolgender Belichtung eine starke Öffnungsbewegung eingeleitet werden.

An diese bereits früher (Stoppel, a. a. O. S. 411) mitgeteilten Tatsachen erinnern wir hier, weil sie den Versuchen, auf die wir jetzt eingehen wollen, als Grundlage dienten. Wir wollten, wie bemerkt, entscheiden, ob sich autonome periodische Vorgänge während längerer Belichtung erhalten oder ob sie dadurch völlig erstickt werden. Zu diesem Zwecke wurden Pflanzen im Keller zu einer bestimmten Zeit (wie aus Kurven 1—8 zu ersehen ist, 11¹⁵ vormittags bzw. 1^h nachmittags) verdunkelt, bis die Knospen sich geöffnet hatten und die ersten Stadien der autonomen Bewegung beobachtet worden waren. Die Lage des Maximums der Öffnungsbewegung entsprach ganz der im vorigen Abschnitt aufgestellten Regel. Die Blüten verblieben nun nicht in dauernder Dunkelheit, sondern wurden, während sie sich in der Schließbewegung befanden, beleuchtet. Die Schließbewegung wurde unter diesen Umständen, wie wir erwarten mußten (vgl. Stoppel, a. a. O. S. 406, Kurve 22 und den dazugehörigen Text), fortgesetzt. Nachdem die Blüte geschlossen war, setzte bei fortdauernder Beleuchtung eine erhebliche Öffnungsbewegung nicht wieder ein. Die Frage ist also, ob bei dieser Beleuchtung, die die Blüte geschlossen erhält oder nur geringe Oscillationen gestattet, die rhythmischen Vorgänge quasi in unsichtbarer Form erhalten bleiben. Wir haben gesehen, daß die Phase der periodischen Prozesse für die Wirksamkeit öffnender oder schließender Reize von großer Bedeutung ist. Der öffnende Übergangsreiz des Lichts hat, wie soeben schon erwähnt, keinen sichtbaren Einfluß, wenn die Blüte sich mitten in der Schließbewegung befindet. Nähert sich die Schließbewegung ihrem Maximum, so kann Beleuchtung dieselbe aufhalten und in eine Öffnungsbewegung umkehren.

Hat die Öffnung im Dunkeln gerade oder annähernd (ganz genau abpassen läßt sich dieser Moment begreiflicherweise im Versuche nicht) ihr Maximum erreicht und wird die Blüte dann für längere Zeit belichtet, so kann man noch eine



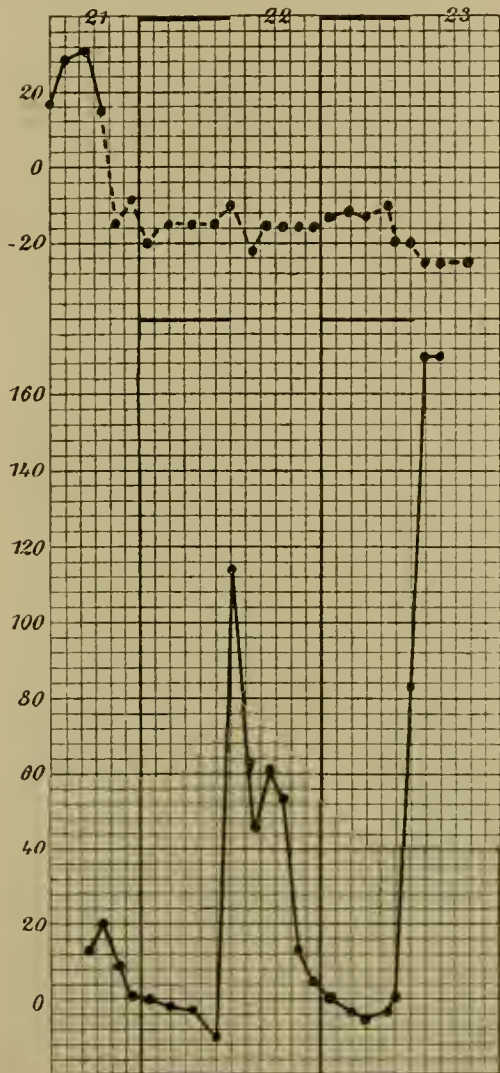
No. 1 u. 2. Pflanzen am 19. VIII. 11¹/₄ vorm. dunkel gesetzt. No. 1 am 21. VIII. 3 h nachm., No. 2 1 h nachm. hell. Beleuchtung am 23. VIII. 2—5 h vorm. unterbrochen. No. 2 am Ende des Versuchs verblüht.

geringe Vergrößerung des Öffnungswinkels beobachten, sehr bald aber kehrt sich die Bewegung um. Trifft die Beleuchtung dagegen die Blüte im Maximum der Schließbewegung, so setzt sofort eine starke Öffnung ein, die sich von der Öffnung, die im Dunkeln erfolgt wäre, gewöhnlich durch größere Geschwindigkeit (also steileren Verlauf der Kurve) und Erzielung eines größeren Öffnungswinkels unterscheidet.

Diese Tatsachen zeichnen den Weg, den wir einzuschlagen hatten, vor. Wird die Beleuchtung, der unsere Versuchspflanzen während der Schließbewegung und weiterhin ausgesetzt waren, durch eine kurze(mehrstündige) Verdunkelung

unterbrochen, so wird während der nach dieser Verdunkelung wieder einsetzenden Belichtung zunächst die Tendenz zur Öffnung vorhanden sein. Wenn nun eine autonome Periodizität noch

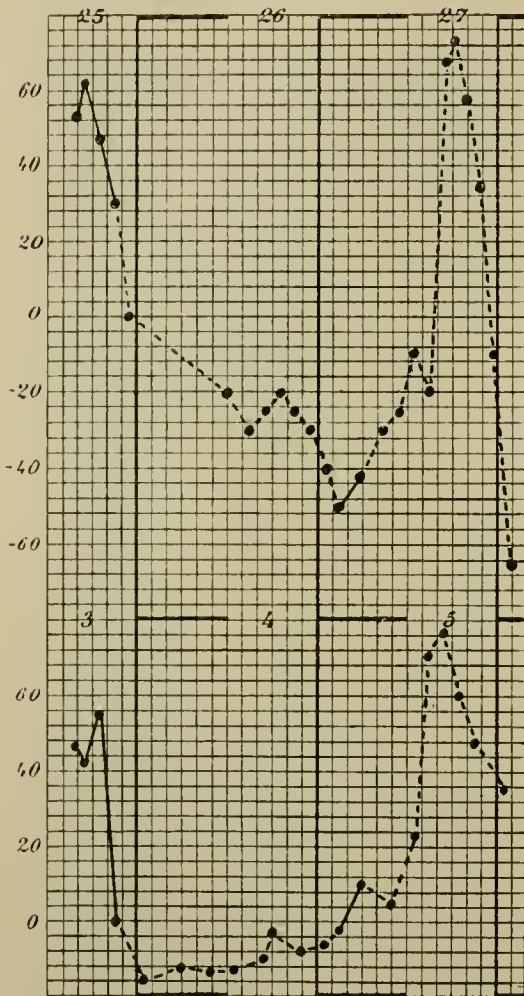
vorhanden ist (deren zeitlichen Verlauf wir ja, da der Zeitpunkt des ersten Öffnungsmaximums bekannt ist, annähernd bestimmen können), so kann es nicht gleichgültig für den Erfolg sein, wann die erwähnte Dunkelperiode eingeschaltet wird. Je nach der Phase des Rhythmus, die gerade getroffen wird, werden wir erwarten können, daß die folgende Öffnung groß oder gering ausfällt bzw. ganz unterbleibt. Wir haben die Versuche nun so eingerichtet, daß das eine Mal die Verdunkelung auf das postulierte Maximum der Öffnungsbewegung fiel, das andere Mal auf das Maximum der Schließbewegung. Im letzteren Fall war in der darauffolgenden Lichtperiode starke Öffnung zu erwarten, da hier der akkumulative Effekt von Übergangsreiz und gleichgerichteter Phase des Rhythmus zum Ausdruck kommen mußte; im ersteren Fall mußte die Öffnungsbewegung zum mindesten geringer sein, da hier beide Einflüsse sich subtrahieren. Die Versuchsergebnisse stimmen mit dieser Voraussetzung überein. Beleuchtung mit der Phase nach vorausgehender dreistündiger Verdunkelung (also kurz nach dem postulierten Maximum der Schließbewegung) hatte starke Öffnung der Blüten zur Folge, bei Gegenbelichtung (kurz nach dem postulierten Maximum der Öffnungsbewegung) blieben die Blüten geschlossen oder zeigten nur eine schwache Öffnungsbewegung. Da die Zeitdifferenz von zwei gleichen Phasen nicht immer genau 24 Stunden ist, könnte die letztere auch



No. 3 u. 4. (Kontrollen zu No. 1 u. 2.)
Pflanzen am 19. VIII. 11¹/₄ vorm. dunkel
gesetzt. No. 3 vom 21. VIII. 3^h nachm.
an hell, No. 4 dauernd dunkel.

daher rühren, daß die Verdunkelung nicht genau das Maximum getroffen hat, sondern etwas früher gefallen ist.

Die Kurven, die unsere Ergebnisse wiedergeben, bedürfen wohl keiner eingehenden Erläuterung mehr. Von den beiden



No. 5. Pflanzen am 23. VIII. 1910 1^h nachm. dunkel gestellt. Am 25. VIII. 5^h nachm. hell. Beleuchtung am 26. VIII. 11^{1/2} h nachm. auf 3 Stunden unterbrochen.

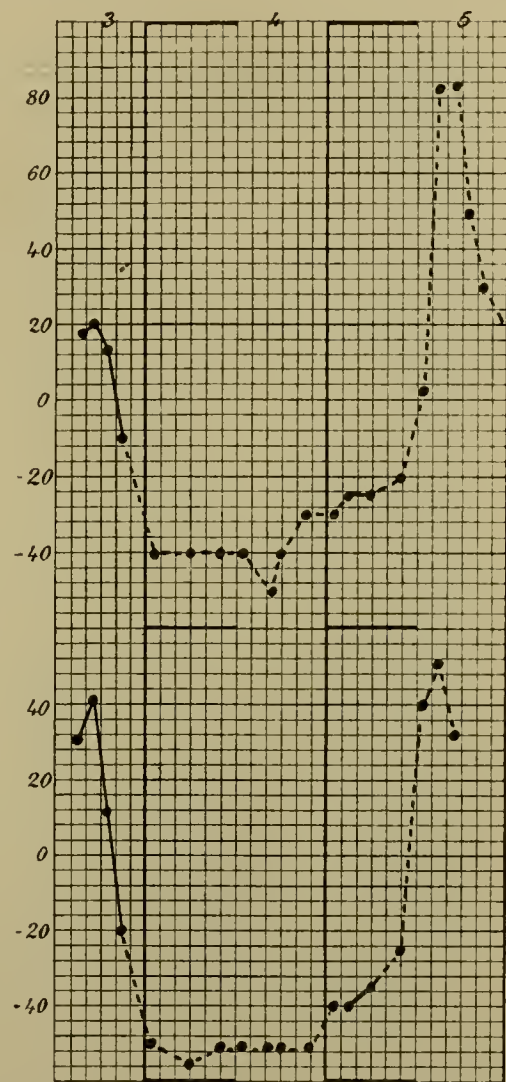
No. 6. Pflanze am 1. IX. 1910 1^h nachm. dunkel gestellt. Am 3. IX. 1910 5^h nachm. hell. Beleuchtung am 4. IX. 11^h nachm. auf 3 Stunden unterbrochen.

wegung zurzeit der dreistündigen Dunkelperiode sich im Minimum befand. Auch hier folgt bei Wiederbelichtung Öffnung¹.

¹) Näheres über die Konstruktion der Kurven s. bei Stoppel a. a. O. S. 381. Die ausgezogenen Linien beziehen sich auch hier auf Dunkelstunden, die punktierten auf Lichtstunden.

Blüten, auf die sich Kurve 1 und 2 beziehen, hat die eine die maximale Öffnung nach 10 Uhr, die andere etwas früher erreicht. Beide Blüten werden während der Schließbewegung beleuchtet, schließen sich weiter und bleiben geschlossen. Die dreistündige Verdunkelung setzt nach 35 bis 37 stündiger Beleuchtung ein; der Rhythmus muß zu dieser Zeit Tendenz zur Öffnung haben, da ja das Minimum morgens 2 Uhr schon überschritten ist. Wir finden dementsprechend als Reaktion eine starke Öffnungsbewegung. Als Kontrollpflanze diente eine, die nach der zur gleichen Zeit erfolgten Belichtung dauernd unter der Lampe blieb (Kurve 3), — die Blüte bleibt geschlossen; eine andere, die von Anfang an im Dunkeln blieb (Kurve 4) — die Blüte zeigt den normalen autonomen Rhythmus. Die Kurven 5, 6, 7, 8 reproduzieren Versuche, in denen die postulierte autonome Be-

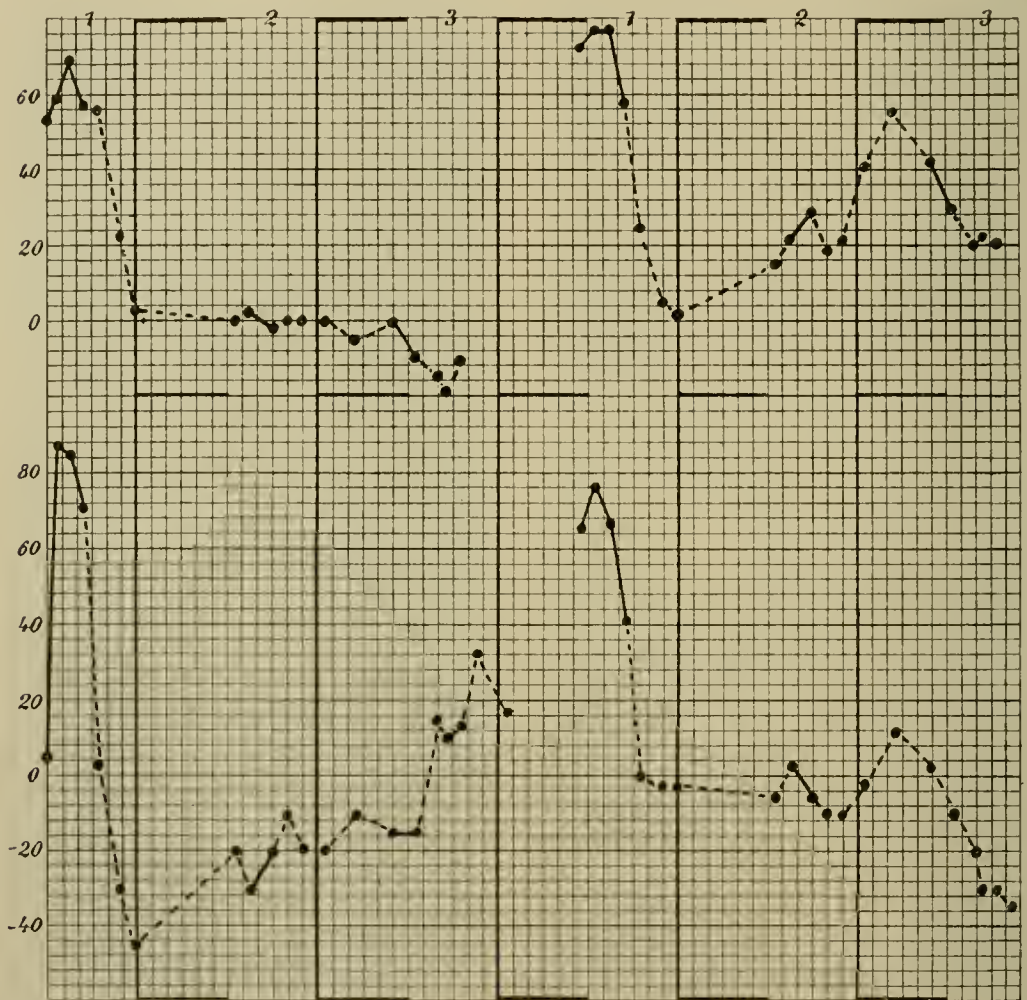
Kurven 9—15 zeigen die Umkehrung des eben besprochenen Versuchs: die dreistündige Dunkelperiode liegt im Beginn der postulierten Schließbewegung, die äußeren Einflüsse arbeiten also der autonomen Bewegung entgegen. Wir sehen infolgedessen die Öffnungsbewegung ausbleiben oder nur gering ausfallen. Bemerkt sei noch, daß ein Teil der Pflanzen, die zu den beiden Versuchen verwandt wurden, derselben Versuchsreihe angehörten, also mit Ausnahme der Beleuchtungsverhältnisse ganz gleichen Außenbedingungen ausgesetzt waren. Will man in letzteren Versuchen durch eine zweite dreistündige Verdunkelung, die gleichsinnig mit der postulierten Phase der autonomen Bewegung wirkt, die Blüten noch zur Öffnung bewegen, so gelingt das, wie Kurve 9 und 10 zeigen (vgl. dagegen Kurve 11!), oft nicht. Die Blüten sind dann eben meist schon dem Verblühen nahe und dadurch in ihrer Reaktionsfähigkeit stark beeinträchtigt. Auch kann die sehr lange fortgesetzte Belichtung schädigend wirken.



No. 7 u. 8. Versuchsbedingungen wie bei No. 6.

Die Versuchsergebnisse fielen anders aus, wenn die Beleuchtung schon einsetzte, während die Knospen noch nicht aufgebrochen waren. Unter diesen Umständen wird, wie des öfteren betont wurde, das Aufgehen der Knospen sehr gehemmt. Immerhin werden die Strahlenblüten sichtbar und öffnen sich auch so weit, daß man Kapillaren anbringen kann. Nachdem die (sehr schwachen) Bewegungen dieser Kapillaren einige Zeit

beobachtet worden waren, wurde eine dreistündige Dunkelperiode eingeschaltet. Gleichgültig, zu welcher Tageszeit diese erfolgte, das Resultat war in der nachfolgenden Belichtung in allen Fällen eine Öffnungsbewegung. Wir beschränken uns

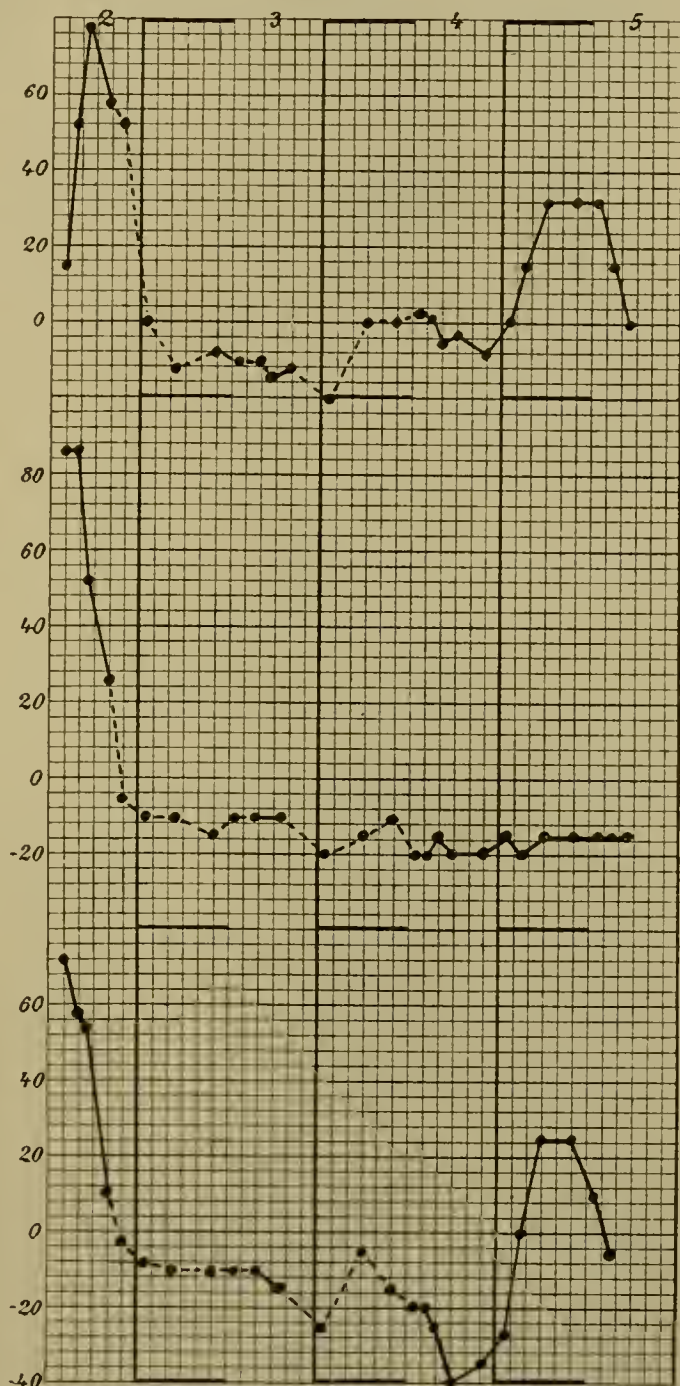


No. 9, 10, 11, 12. Pflanzen am 30. VIII. 1910 1^h nachm. dunkel gesetzt. Am 1. IX. 1^h nachm. hell. Beleuchtung am 2. IX. 11¹/₄ vorm. auf 3 Stunden unterbrochen, bei No. 9, 10, 11 außerdem am 3. IX. 6^h vorm.

darauf, einige Kurven herauszugreifen. Die Knospen waren am 28. August mittags 1 Uhr unter die Bogenlampe gestellt worden und begannen am 30. sich zu öffnen. Aus Kurve 16 ist ersichtlich, daß die dreistündige Verdunkelung 1 Uhr mittags einsetzte, bei Nr. 17 erst 12 Stunden später, Nr. 18 wurde

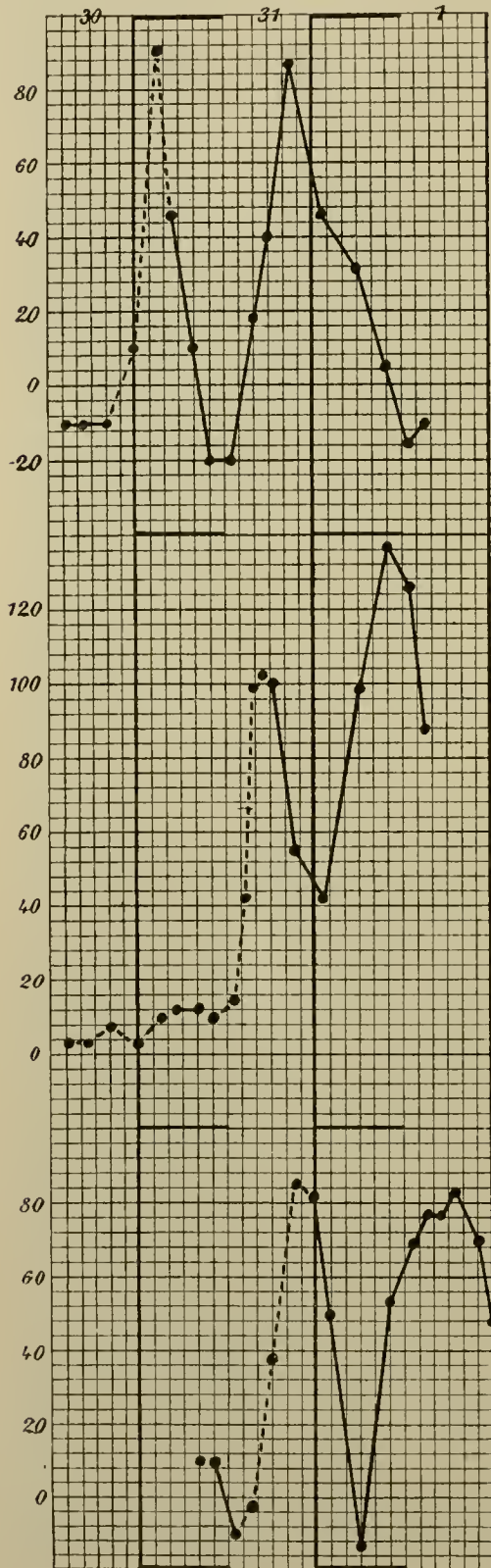
morgens $6\frac{1}{2}$ — $9\frac{1}{2}$ Uhr verdunkelt. Wir ersehen hieraus also, daß der Einfluß einer eventuell vorhandenen Phase der autonomen Bewegung hier nicht sichtbar wird. Würde die darauffolgende Belichtung angehalten haben, so würden — das können wir nach den vielen uns vorliegenden Erfahrungen mit Bestimmtheit sagen (s. z. B. Stoppel a. a. O. S. 402 Kurve 15; S. 405 Kurve 19; S. 406 Kurve 22) — die Blüten sich geschlossen haben und in diesem Zustand bis zum Verblühen verharret sein. Ehe dieser Schluß erfolgte, wurden die Blüten dauernd verdunkelt, was zur Folge hatte, daß nach vollendeter Schließbewegung eine erneute Öffnung eintrat und die Blüten im normalen Rhythmus weiterarbeiteten, wie das ja immer in dauernder Dunkelheit der Fall ist.

Die Abweichung, die dieser Versuch gegenüber den vorhergehenden zeigt, ist zweifellos auf Rechnung der Tatsache zu



No. 13, 14, 15. Pflanzen am 30. VIII. 1910 1^h nachm. verdunkelt, am 2. IX. 4^h nachm. hell. No. 13 am 3. IX. 1¹⁵—4¹⁵ nachm. verdunkelt. No. 14 u. 15 1¹⁵—3¹⁵ nachm. verdunkelt. Alle 3 Blüten am 4. IX. 10³⁰ vorm. dauernd dunkel.

setzen, daß das Dauerlicht bereits die geschlossene Knospe getroffen hat, während in den anderen beiden Versuchen eine Öffnungsbewegung im Dunkeln vorausgegangen war. Wir hatten schon im zweiten Abschnitt gesehen, daß der Rhythmus der Bewegungen leicht verschiebbar ist, wenn die Einflüsse, die die zeitliche Lage der Phasen bestimmen, auf die geschlossene Knospe wirken. Das Maximum der Öffnung richtet sich dann nach dem Zeitpunkt des letzten Dunkelsetzens, wobei es ziemlich gleichgültig ist, was vorausgeht. Hat sich dagegen die Blüte einmal geöffnet, so ist eine beliebige Verschiebung der 12stündigen Periodizität zum mindesten sehr schwer, wenn nicht unmöglich. Unter Berücksichtigung dieses Tatbestandes können wir einigermaßen den Unterschied im Ausfall der erwähnten Versuche verstehen. Im nächsten Kapitel werden wir Gelegenheit haben, darauf zurückzukommen.



No. 16, 17, 18. Pflanzen am 28. VIII. 1 h nachm. unter die Bogenlampe gebracht. Bei No. 16 Beleuchtung am 30. VIII. 1 h nachm., bei No. 17 am 31. VIII. 1 h vorm., bei No. 18 am 31. VIII. 6³⁰ vorm. auf 3 Stunden unterbrochen. No. 16 am 31. VIII. 1 h vorm., No. 17 am 31. VIII. 1 h nachm., No. 18 am 31. VIII. 7⁴⁵ nachm. dauernd dunkel gesetzt.

Theoretisches.

Wir haben absichtlich in den vorhergehenden Abschnitten möglichst wenig theoretische Betrachtungen eingeflochten, da es uns zweckmäßiger schien, sie hier im Zusammenhang zu behandeln.

Fassen wir zunächst einmal die im zweiten Abschnitt mitgeteilten Erscheinungen ins Auge. Wir hatten da gesehen, daß der Zeitpunkt, an welchem die einzelnen Phasen der Öffnungs- und Schließbewegung der verdunkelten Blüten auftreten, abhängt vom Zeitpunkt der (letzten) Verdunkelung der Knospe. Man darf wohl annehmen, daß die Zungenblüten, solange die Knospe noch geschlossen ist, keine oder höchstens ganz geringe periodische Bewegungen machen. Der Reiz, der durch das Dunkelsetzen ausgeübt wird, beeinflußt also höchstwahrscheinlich nicht direkt eine Bewegung (Reaktion). Zu erwägen wäre indessen, ob nicht gewisse rhythmische Prozesse schon in der Knospe vorhanden sind, auf die der Reiz eine Wirkung ausübt. Man kann sich ja leicht vorstellen, daß der Unterschied von Knospe und geöffneter Blüte, so weit er hier in Frage kommt, nur darin besteht, daß in der letzteren die Bewegungen zum Ausdruck kommen, die in ersterer nur angestrebt aber mechanisch verhindert werden. Andererseits wäre es nicht a priori ausgeschlossen, daß periodische Prozesse in der Knospe ursprünglich gar nicht vorhanden sind und erst durch das Dunkelsetzen induziert werden, schließlich, daß sie dort überhaupt noch nicht auftreten und erst einsetzen, wenn die Blüte sich öffnet, so daß sie beim Aufblühvorgang zum ersten Male in Aktion treten würden. Wenn es auch nicht leicht sein dürfte, eine definitive Entscheidung in diesem oder jenem Sinne zu treffen, so erscheint es uns doch nicht überflüssig, an die Versuchsergebnisse in dieser Richtung einige Erörterungen anzuknüpfen.

Erinnern wir uns zuerst daran, wie die Knospen vorbehandelt worden waren, ehe sie in dauernde Dunkelheit verbracht wurden. Häufig waren sie da dem Tagesrhythmus, also abwechselnd mehrstündiger Belichtung und Verdunkelung ausgesetzt. In anderen Fällen ging der letzten Verdunkelung eine nur zwei- oder vierstündige Lichtperiode voraus und vorher waren die

Knospen längere Zeit in Dunkelheit; in wieder anderen war die vorhergehende Belichtung länger als beim Tagesrhythmus, also länger als 12 Stunden. Wenn wir zunächst den ersteren Fall ins Auge fassen, so sehen wir, daß da der letzten, für die zeitliche Lage des Maximums der Öffnung maßgebenden Verdunkelung in gleichen Abständen viele Male eine Verdunkelung vorausgegangen ist. Daß gerade die letzte Verdunkelung auf die Knospe diesen Reiz ausgeübt haben soll und die übrigen, vorausgehenden an ihr spurlos vorübergegangen sind, ist nicht anzunehmen. Wir können sogar mit Gewißheit sagen, daß das nicht der Fall ist, denn, wie wir wissen, ist ja die Gültigkeit der Beziehung zwischen letztem Dunkelsetzen der Knospe und rhythmischer Bewegung der Blüte in hohem Maße unabhängig von dem Alter, in welchem die Knospe verdunkelt wird. Das Ergebnis ist das gleiche, wenn die Knospe beim letzten Dunkelsetzen noch jung war oder wenn sie schon kurz vor dem Aufbrechen war. Wird sie also von der letzten Verdunkelung in diesem Stadium getroffen, so ist sicher, daß vorausgehende Verdunkelungen die Knospe ebenfalls gereizt haben. Daß sich die zeitliche Lage der Phasen gerade nach der letzten Verdunkelung richtet, gleichgültig, ob deren Wirkung eine den vorausgehenden gleichsinnige oder entgegen gerichtete Bewegung der Blüten einleitet, beweist zugleich, daß die vorhergehenden Einflüsse annulliert sind oder wenigstens völlig überwunden werden. Es ist wohl möglich, daß das zwischen zwei Dunkelperioden liegende Licht in diesem Sinne eine Stimmungsänderung hervorbringt. Indirekt ist ja das Licht insofern natürlich an dem Erfolg beteiligt, als es die integrierende Vorbedingung der Verdunkelung ist. Wenn, was uns allerdings sehr wenig wahrscheinlich ist, das Licht in der Knospe keine solche Stimmungsänderung induzieren, sondern den Reizzustand erhalten würde, der durch die der Belichtung vorangehende Verdunkelung geschaffen worden ist, so wäre das sicher nur innerhalb gewisser Grenzen zutreffend. Wenn nämlich die Beleuchtung sehr lange währt, so wirkt das darauffolgende Dunkelsetzen etwas anders. Das Maximum der Öffnungsbewegung verfrüht sich. Auch die Intensität des Lichtes ist, wie uns gelegentliche Beobachtungen lehrten, nicht gleich-

gültig. — Das Dunkelsetzen der Knospe bestimmt die Phasen der Blütenbewegung zeitlich schon dann, wenn die vorausgehende Belichtung nur zwei Stunden dauert (vgl. Protokoll 10). Es wäre interessant, festzustellen, wie lange die Beleuchtung gerade noch sein muß, um dieses Resultat zu erzielen, mit anderen Worten, eine wie lange Beleuchtung genügt, um die Pflanze für den Reiz der Verdunkelung empfänglich zu machen. Leider haben wir dieser Frage nicht weiter nachgehen können.

Aus obigen Betrachtungen können wir schließen, daß unter den Bedingungen, unter welchen unsere Versuche stattgefunden haben, die Knospen sich vor der letzten Verdunkelung nicht in einem gleichartigen Reizzustand befinden, sondern daß dieser vielen Wechseln unterworfen ist. Wirkt der tagesperiodische Beleuchtungswechsel auf die Knospe, so wird ihr eine äußerlich nicht nachweisbare Periodizität induziert, die sich von der Periodizität der Blütenbewegung durch verschiedene Umstände, vor allem durch ihre leichte Beeinflußbarkeit durch äußere Faktoren mindestens quantitativ unterscheidet.

Bedarf es nun zur Induktion solcher rhythmischer Prozesse in der Knospe einer ständigen Wiederholung des äußeren Anstoßes oder kann einmaliges Dunkelsetzen bei nachherigem Verbleiben im Dunkeln in der Knospe schon eine Periodizität induzieren? Theoretisch würde letzteres auf keine Schwierigkeiten stoßen. Es ist ja genugsam bekannt und besonders von Pfeffer hervorgehoben worden, daß ein einmaliger Reiz periodische Vorgänge im Pflanzenkörper zur Folge haben kann. Wir brauchen dabei gar nicht an nastische Bewegungen, wie es die Schlafbewegungen sind, zu denken. Es gibt auch allgemein bekannte tropistische Erscheinungen, bei denen sich das nachweisen läßt. Wenn wir z. B. ein radiäres Organ, das sich unter dem Einfluß der Schwerkraft geotropisch gekrümmt hat, am Klinostaten (horizontale Achse) rotieren lassen, so wird die Krümmung oft nicht nur ausgeglichen, sondern wir können ein langsames Hin- und Herschwingen beobachten.

In unserem Falle ist jedenfalls so viel sicher, daß durch das Dunkelsetzen irgendwie (direkt oder indirekt) der Aufblühvorgang, von dem ja die zeitliche Lage des Maximums der Öffnungen abhängt, beeinflußt werden muß. Um eine gleich-

mäßige Beschleunigung oder Verlangsamung desselben kann es sich nicht handeln, denn das würde es nicht verständlich machen, weshalb Knospen verschiedener Entwicklungsstadien es alle so einrichten, daß das Maximum der ersten periodischen Bewegung ein- oder mehreremal 24 Stunden nach der Verdunkelung liegt. Es mag daher vielleicht die Annahme am einfachsten sein, daß durch das Dunkelsetzen in der Knospe ein Rhythmus neu induziert bzw. ein schon vorhandener reguliert wird. Wir verkennen freilich nicht, daß es noch andere Wege der Erklärung gibt. Es wäre z. B. auch möglich, daß in der verdunkelten Knospe überhaupt keine rhythmische Tätigkeit vorhanden ist und daß das Dunkelsetzen, dem dauernde Dunkelheit folgt, einmalig irgendwelche Vorgänge auslöst, die dann indirekt den Aufblühvorgang gewissermaßen kontrollieren. Der nachhaltige Einfluß, den das Dunkelsetzen hat, könnte allerdings dazu verleiten anzunehmen, daß er auf einer einmaligen Umgestaltung des physiologischen Mechanismus beruht. Doch ist andererseits zu bedenken, daß der dadurch erzielte oder angestrebte Effekt durch Belichtung und darauffolgende erneute Verdunkelung sehr leicht wieder aufgehoben werden kann. Eine stabile Induktion etwa wie die der Dorsiventralität von *Marchantia* durch Licht liegt also nicht vor, eher vergleichbar wäre die Erscheinung mit der durch Beleuchtung leicht umkehrbaren Dorsiventralität von *Farnprothallien*.

Hier ist auch der Ort, an Versuche des dritten Abschnittes zu erinnern. Wir hatten dort gesehen, daß nach langer Beleuchtung, der die Knospen ausgesetzt werden und welche anhält, bis die Blüte sich öffnet, Dunkelsetzen und folgende Belichtung ziemlich schnell und jederzeit starke Öffnungsbewegung auslöst. Bemerkenswert ist hier nur, daß bei so weit fortgeschrittenen teilweise aufgeblühten Knospen das Maximum der Öffnung erheblich früher erfolgt als 24 Stunden nach dem Dunkelsetzen. Hier macht sich offenbar die bis dahin gehemmte Aufblühbewegung um so stärker geltend, und da sie das jederzeit tut, möchten wir annehmen, daß hier in der Tat eine ständige Aufblühtendenz herrscht, die nicht rhythmisch unterbrochen ist. Das Dauerlicht würde sonach eine periodische Tätigkeit ausschalten, wenn es vor dem Aufblühen einsetzt.

Wir hatten es schon oben als möglich bezeichnet, daß mehrstündige Belichtung, welche die Knospen zwischen zwei Dunkelperioden trifft, den gleichen Einfluß haben könne. Das gewinnt hierdurch an Wahrscheinlichkeit. Mit voller Sicherheit möchten wir allerdings den letzteren Schluß noch nicht ziehen, da hierzu umfassendere Versuchsserien nötig wären, als uns anzustellen möglich war.

Wenn die tagesperiodische Bewegung einmal eingesetzt hat, dann liegen, wie wir sahen (Abschn. III), die Dinge allerdings anders. Dann ist der Rhythmus durch lange Beleuchtung, wie das Zwischenschalten kurzer Dunkelperioden zu verschiedenen Zeiten zeigt, nicht mehr zu vernichten, wenn er auch äußerlich während des Dauerlichts nicht zur Geltung kommt. Ob sich bei *Calendula* ein einmal im Gang befindlicher 12stündiger Rhythmus überhaupt aus- oder umschalten läßt, das bleibt fraglich; in den mannigfachen Versuchen, die wir angestellt haben und die früher von R. Stoppel angestellt worden sind, haben wir es nie beobachtet¹. Es stehen dem jedenfalls starke Widerstände entgegen. Darin spricht sich ein weiterer bemerkenswerter Unterschied zwischen den periodischen Vorgängen der Blüte und etwa vorhandenen rhythmischen Prozessen in der Knospe aus. Letztere sind jedenfalls von äußeren Faktoren in hohem Maße beeinflussbar; von einer Mitwirkung der Phasen für den Enderfolg kann dabei gar keine Rede sein. So spielt also die Aufblühbewegung, die zur ersten maximalen Öffnung führt, für die folgenden Prozesse eine maßgebende Rolle. Sie ist der Anfang einer der Blüte äußerst fest eingepprägten rhythmischen Tätigkeit.

Einige Bemerkungen mögen hier noch über die Beziehungen folgen, die die in dieser Arbeit mitgeteilten Ergebnisse zu einigen Erscheinungen zeigen, die wir an *Calendula*blüten im Freien beobachten können. Man sieht nämlich, daß dort die Blüten das Aufblühen immer so einrichten, daß es in die Vormittags- oder Mittagsstunden fällt. Am späteren Nachmittag oder nachts wird man nie annehmen, daß Knospen aufbrechen. Das erste Maximum wird gegen Mittag oder in den ersten

¹) Andere Blüten, auch von Kompositen, verhalten sich nicht so. S. z. B. die Arbeit von Oltmanns (Bot. Ztg. 1895).

Nachmittagsstunden erreicht. Diese immerhin auffällige Erscheinung, die irgendwelche regulatorische Tätigkeit im Organismus voraussetzt, können wir auf Grund der gewonnenen Tatsachen jetzt verstehen. Das letzte Dunkelsetzen der am Morgen aufbrechenden Knospen hat am Abend vorher stattgefunden. Würde die Dunkelheit fortgedauert haben, so wäre das Maximum der Öffnung am nächsten Abend erreicht worden. Nun setzte aber am frühen Morgen Beleuchtung ein. Diese wirkt als Übergangsreiz nach stattgehabter Verdunkelung auf Blüten öffnend. Dadurch wird also die Öffnung beschleunigt und deren Maximum verfrüht. Man könnte nun vielleicht meinen, daß das Dunkelsetzen am Abend vorher sich trotzdem noch sein Recht verschaffe und die maximale Öffnung bis gegen Abend erhalte. Das findet jedoch nicht statt und zwar z. T. wohl deshalb nicht, weil das Licht bei längerer Einwirkung sehr stark schließend wirkt. Auch ohne längere Lichtwirkung würde aber eine solche Schließbewegung, wenn auch vielleicht nicht so schnell und ausgiebig erfolgt sein, wie es denn überhaupt niemals beobachtet wurde, daß die periodische Bewegung im oberen Kulminationspunkte (Öffnungsmaximum) sehr lange aufgehalten werden kann. Hier sprechen sicher noch starke Gegenreaktionen mit, die das verhindern.

Die besprochenen Tatsachen legen uns nun von neuem die Frage vor, ob die als autonom bezeichneten Bewegungen diese Benennung wirklich verdienen. In seiner Pflanzenphysiologie Bd. II, 2. Aufl., S. 356 sagt Pfeffer: »... unterscheiden wir also, je nachdem der veranlassende Anstoß von inneren oder äußeren Ursachen (Faktoren) ausgeht, einerseits autonome, autogene oder spontane, und andererseits aitiogene, induzierte, paratonische oder provozierte Reizungen bzw. Bewegungen«. Es handelt sich also darum, den auslösenden Faktor festzustellen. Daß die Bewegungen der Blüten nicht direkt von äußeren Faktoren induziert zu sein brauchen, folgt ohne weiteres aus den Versuchen, in denen Knospen unter völligem Lichtabschluß und sonstiger Konstanz der Bedingungen aufblühten. Sie könnten aber schon sehr früh durch einen äußeren, auf die junge Knospe wirkenden Anstoß induziert sein. Wir stehen hier also wieder vor der Entscheidung der Frage, ob äußere Einflüsse, wie die

Verdunkelung der Knospe einer ist, nur regulativ wirken, oder ob sie für das Zustandekommen der periodischen Bewegungen bestimmend sind. Es muß in diesem Zusammenhange noch auf einen Punkt hingewiesen werden. Wenn sich in der Tat konstatieren ließe, was oben als möglich hingestellt wurde, daß in den Knospen irgendein autonomer Rhythmus existiert, so würde das für oder gegen die Autonomie der Bewegungsperiodizität der Blüten noch kein unbedingtes Beweismittel sein. Wir hatten ja gesehen, daß beides nicht dieselben Vorgänge sein können, daß vielmehr wichtige Unterschiede bestehen müssen. So könnte es sein, daß ein leicht in seinen Phasen verschiebbarer autonomer oder aitiogener Rhythmus der Knospen einen dirigierenden Einfluß auf den Aufblühvorgang hat, der nun seinerseits als autonomer Entwicklungsprozeß erst die Ursachen für die erste Schließbewegung schafft (die als Gegenreaktion aufzufassen wäre), und daß sich das Spiel dieser Gegenreaktionen bis zum Verblühen fortsetzt. Da diese Fragen einer definitiven Entscheidung noch harren, haben wir geglaubt, an der Bezeichnung autonome Bewegungen zunächst festhalten zu können.

Sollte es gelingen, Samen steril auszusäen und die jungen Pflänzchen bei organischer Ernährung in völliger Dunkelheit zur Blüte zu bringen, so wäre gewiß über manche Frage Klarheit zu gewinnen. Vielleicht gelänge das auch schon in Versuchen, in denen einzelne Zweige unter Lichtabschluß zur Entwicklung gebracht werden und von den anderen, beleuchteten Pflanzenteilen ihre Nahrung beziehen.

Straßburg i. E., Botanisches Institut. April 1911.



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): Stoppel Rose, Kniep Hans

Artikel/Article: [Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten. 369-399](#)