Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von Phaseolus multiflorus von verschiedenen Außenfaktoren.

Von

Dr. Rose Stoppel.

Mit 41 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Das Problem des Pflanzenschlafes ist in den letzten Jahren so häufig der Gegenstand wissenschaftlicher Arbeiten und dadurch eingehender Diskussionen gewesen, daß ich von einer historischen Einführung dieses Problems absehen kann. Die meisten in Frage kommenden Arbeiten sind angeführt und besprochen von Pfeffer in der Pflanzenphysiologie und in den Publikationen der Jahre 1907 und 1911 sowie von R. Stoppel (1910). Die ersten Resultate der vorliegenden Versuche sind bereits bekannt gegeben durch das Referat eines Vortrages in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft 1912. Ich gelangte damals auf Grund der in Straßburg durchgeführten Versuche zu der Überzeugung, daß die Periodizität der Schlafbewegungen der Phaseolusblätter durch eine autonome Bewegungstätigkeit mit bedingt seien. Es existierte für mich ein so geringer Grad von Wahrscheinlichkeit, daß eine bisher übersehene äußere Kraft wenigstens regulierend die Bewegungstätigkeit der Blätter beeinflußte, daß der Gedanke an diese Möglichkeit schriftlich nicht niedergelegt wurde. Auch Pfeffer hatte 1911 die Existenz eines autonomen tagesperiodischen Bewegungsrhythmus der Phaseolusblätter annehmen zu müssen geglaubt. Seine letzte Arbeit 1915 hatte zur Aufgabe, Material zur Beantwortung der Frage herbeizuschaffen, ob eine solche autonome Periodizität auch bei anderen Pflanzen nachzuweisen

ist, und wie weit sie bei dem Zustandekommen der normalen Schlafbewegungen mitspricht. Da der Verf. in dieser Arbeit seinen Standpunkt hinsichtlich der Frage über die Entstehung der Schlafbewegungen klarlegt unter Berücksichtigung der Arbeiten über die Bewegungen der Blüten von Calendula arvensis von Stoppel (1910) und von Stoppel und Kniep (1911), sowie über die Bewegungen der Blätter von Phaseolus von Stoppel (1912), so wird auf diese Arbeit im theoretischen Teil eingehender Bezug genommen werden.

Ich gelangte nämlich, als ich die in Straßburg begonnenen Versuche in Basel fortsetzen konnte, zu der Überzeugung, daß ich einen Fehlschluß getan hatte hinsichtlich der Annahme der Existenz oder wenigstens der Größe des Einflusses einer autonomen Periodizität der Bewegungen. Zwar deckten sich die Versuchsergebnisse, die mit den im Dunkeln erzogenen Blättern von Phaseolus in Basel erzielt wurden mit den in Straßburg gewonnenen vollständig, indem die Blätter in den frühen Morgenstunden, meist zwischen 2 und 4 Uhr, ihre tiefste Stellung erreichten und eine 24stündige Periodizität der Bewegungen aufwiesen. Es kam bei normalen Blättern niemals vor (normal ist natürlich relativ zu verstehen, denn ich arbeitete zunächst nur mit etiolierten Pflanzen), daß dieselben mittags oder in den Abendstunden die Höhe der Senkbewegung erreicht hätten. Dennoch kam ich durch die in dieser Arbeit mitgeteilten Versuchsresultate zu der Überzeugung, daß sich diese zeitliche Fixierung der Bewegung nicht auf eine erblich überkommene Periodizität zurückführen läßt.

Durch die freundliche Vermittlung von Herrn Prof. Senn fand ich in Herrn M. Knapp die meteorologisch geschulte Kraft und einen Berater, der durch sein reges Interesse mir half, die rechte Spur bei dem Aufsuchen der bisher übersehenen äußeren regulierenden Kraft zu finden. Licht und Temperaturwechsel schieden infolge der angewendeten Methodik als die die Bewegungen regulierenden Faktoren aus. Der Wechsel der Luftfeuchtigkeit und des Barometerdruckes waren, wie mich meine Versuche überzeugten, ohne merkbaren Einfluß auf die Bewegungen. Es konnten also schließlich nur noch die verschwindend kleinen, tagesperiodischen Schwankungen der Erd-

schwere, oder die elektrischen Erscheinungen der Atmosphäre als bedingende oder regulierende Faktoren der Bewegungen in Betracht kommen.

Die geotropischen Versuche gestalteten sich relativ einfach, bei den elektrischen dagegen waren um so mehr Schwierigkeiten zu überwinden, da es sich hier um ein Energieproblem handelt und durch den komplizierten Chemismus der Pflanzen starke individuelle Schwankungen herbeigeführt wurden. Deshalb bringt die Arbeit keine vollständige Lösung des Problems. Doch haben mir die Resultate von 270 Versuchen bei aller Vorsicht der Bewertung des einzelnen schließlich ein Bild über das Eingreifen der äußeren Kräfte gegeben, so daß ich diese Versuchsergebnisse glaube veröffentlichen zu können. Sie lassen sich noch erweitern, aber die Grundfrage der Regulation der Bewegungen sehe ich für gelöst an.

Das Resultat dieser Arbeit, das Aufdecken eines bisher übersehenen Faktors im Kreislauf der in der Pflanze tätigen Energie danke ich in hohem Maße dem weitherzigen Entgegenkommen von Herrn Prof. Senn, der es mir ermöglichte, die in Straßburg begonnene Arbeit in Basel fortzusetzen. Ihm möchte ich an dieser Stelle ganz besonders danken, sowie Herrn Prof. Hagenbach für manchen Wink in physikalischen Fragen, Herrn M. Knapp für die Anregung und Herrn Prof. Jost in Straßburg für die mir seinerzeit gewährte Unterstützung.

II. Versuchsanordnung.

Dieser Teil der Arbeit ist im ganzen leichter darzustellen als er sich bei der Arbeit selbst gestaltete. Die Untersuchungen wurden in Straßburg begonnen. Es stand mir dort ein Kellerraum mit annähernd konstanter Temperatur zur Verfügung. Der Raum wurde durch einen Gasofen erwärmt, von dem der Schornstein nach außen mündete. Die weitaus meisten Versuche sind in der botanischen Anstalt in Basel ausgeführt, wo mir Herr Prof. Senn einen Kellerraum mit elektrischen Öfen und Ventilator herrichten ließ. Dieser Raum, der sich für die Arbeit außerordentlich gut eignete, war in der Mitte des Hauses eingebaut und durch einen Vorraum zugänglich, der auch zu verdunkeln war und der Arbeit diente. Der Ventilator wurde

später, als sich Übelstände zeigten, eingebaut und war so eingerichtet, daß er vorgewärmte Luft in die obere Hälfte des Raumes hineindrückte, während nahe dem Boden ein Abzugskanal für die minderwertige CO_2haltige Atmosphäre angelegt war.

Das Saatgut wurde in dem Temperaturzimmer im Dunkeln aufbewahrt. Anfangs wurden wöchentlich einmal ca. 70 Bohnen einen Tag lang in Wasser, das die Zimmertemperatur angenommen hatte, eingequollen und am folgenden Tage zu je zwei in einen Topf mit temperierter, sandiger Erde gesteckt. Später genügten ca. 20 Töpfe mit je einer Pflanze. Es ist für die Versuche nicht unwichtig, daß nur eine Bohne in jedem Topf ist. Sobald sich die Primärblätter zwischen den Cotyledonen heraushoben (nach ca. 5 Tagen), wurde mit einem feinen Skalpell die Plumula zwischen den Blättern entfernt, auch später Sorge getragen, daß weder in der Achsel der Primärblätter noch der Cotyledonen ein Sproß sich entwickeln konnte. Nach 3 bis 4 Wochen waren bei einer Temperatur von ca. 20° die Blätter so weit entfaltet, daß sie zu den Versuchen gebraucht werden konnten. Die Temperatur war bei den einzelnen Versuchen nicht ganz gleich, schwankte im Laufe eines Versuches aber nur geringfügig. Das Resultat dieser Aufzucht war anfangs häufig leider sehr unbefriedigend. Bisweilen war keine, oft nur 6 bis 10 Pflanzen zu den Versuchen brauchbar. Die zunächst ganz gut entwickelten Blätter rollten sich, ich möchte es als krampfartig bezeichnen, auf, indem auf der Oberseite der Mittel- und der größeren Seitenrippen oft im Lauf weniger Stunden eine Gewebewucherung entstand, die die Blattspreite herunter drückte, so daß die Blattspitze den Blattstiel berührte. Diese Erscheinung trat oft in Straßburg auf, und ich beobachtete, daß gerade diejenigen Blätter sie am häufigsten zeigten, mit denen ich mir vorher zu schaffen gemacht hatte. So war es mir eine geläufige Erscheinung, ein Blatt, das ich wenige Stunden zuvor schön plan ausgebreitet am Registrierapparat befestigt hatte, bei dem nächsten Besuch gänzlich deformiert zu finden, während das zweite Blatt derselben Pflanze, das ich nicht so oft berührt hatte, normal geblieben war. Da dieser Übelstand in den ersten Arbeitswochen in Basel besser war, sich dann

aber wesentlich verschlimmerte und erst wieder nachließ, als der Ventilator eingebaut war, so möchte ich den Grund hierfür hauptsächlich, aber nicht ausschließlich in einer Schädigung der Pflanzen durch CO_2-Vergiftung sehen. Es zeigten sich auch sonstige Deformationen, wie sie als Folge von Laboratoriumsluft schon vielfach beschrieben worden sind: Anschwellen der Stengel, schiefes, häufig fast plagiotropes Wachstum des Stieles und weitgehende Reduktion in der Ausbildung der Blattspreite. Alle diese Übelstände wurden durch den Ventilator stark eingeschränkt, zeitweise sogar ganz beseitigt, und ich konnte fortan mit ziemlicher Gewißheit auf brauchbares Material rechnen.

Im Laufe der Arbeit stellte es sich ferner heraus, daß die peinliche Ausschaltung von Licht und Temperaturwechsel in den ersten Tagen der Aufzucht der Pflanze für die Resultate belanglos war. Dagegen gaben die Bohnentöpfe, die so lange am Licht im Gewächshaus standen, bis der Stiel der Keimpflanze die Erde zu durchbrechen begann, wesentlich kräftigere Pflanzen. Sie blieben bedeutend niedriger, die Blätter waren größer als bei den im Versuchsraum gekeimten Exemplaren. Sie zeigten also nicht in dem Maße die Eigenschaften des Etiolements. Diese Beobachtung scheint mir deshalb erwähnenswert, weil der Lichtgenuß dieser Pflanzen doch sehr gering war, und seine Wirkung im Laufe der Entwicklung hätte verschwinden können. Es zeigt sich darin also der eingreifende Einfluß der Lichtkeimung.

Waren die Pflanzen in der Dunkelkammer untergebracht, dann trug ich Sorge, daß sie gleichmäßig feucht, aber nie zu naß gehalten wurden, da ihr Wasserbedürfnis sehr gering ist, und zu starke Feuchtigkeit die Degeneration der Pflanzen sehr fördert. Erhöhte Luftfeuchtigkeit erwies sich nicht als günstig; es war besser, bei einem geringeren Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre für eine häufigere Erneuerung derselben durch die Tätigkeit des Ventilators zu sorgen. Bei hohem relativen Wassergehalt der Luft (90 bis 96 %) bildeten sich die Blätter zwar gut aus, die beiden Spreitenhälften blieben jedoch zusammengeklappt, wie in der Knospenlage der Blätter. Die Entfaltung erfolgte, sobald die Atmosphäre trocken wurde. Auf diese Weise läßt

sich also experimentell der Schutz der Blätter vor zu starker Benetzung demonstrieren.

Einige Tage ehe die Pflanze genügend entwickelt war, wurde sie mit Bastschlingen an einem in den Topf gesteckten hölzernen, zweiarmigen Galgen befestigt, so daß Stengel und Blattstiel fixiert waren. Die Bewegungen der Spreite wurden sehr selten direkt beobachtet, sondern meist nach Pfefferschem Muster ein Registrierapparat verwandt, auf dessen rotierender Trommel die Pflanze selbst vermittelst eines Glashebels ihre Bewegungen aufzeichnete. Daß ich von dem großen Pfefferschen Registrierapparat später zu dem von Firma Bosch, Straßburg nach meinen Angaben zusammengestellten überging, habe ich in meinen Ausführungen in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft 1912 hervorgehoben, sowie die Vorzüge dieses neuen Registrierapparates.

Was das Aufstellen der Pflanzen am Apparat sowie das Fertigstellen der Kurven anbetrifft, sei auf Pfeffers ausführliche Darstellung in seiner Arbeit »Über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane« 1907 S. 275 u. f. verwiesen. — Ein Unterschied in dem Montieren bestand nur darin, daß ich jede auch noch so geringfügige Verletzung der Blattspreite vermied, da sie sich als sehr schädlich erwies. Ich zog es daher vor, das Fädchen, welches die Blattspreite mit dem Hebel verband, vermittelst Gummi arabicum am Blatte anzukleben. Da das Fädchen eine von einem Seidenkokon abgesponnene Gespinstfaser war, so genügten Spuren des Klebstoffes zur Befestigung. Bei den etiolierten Blättern wurde dies Fädchen an der Blattspitze angebracht, bei den größeren grünen Blättern auf der Mittelrippe etwa 2 cm vom Blattgrunde entfernt. — Da es mir bei der vorliegenden Arbeit nicht darauf ankam, den bei der Bewegung durchmessenen Winkel oder die von dem Blatt entfaltete Kraft festzustellen, so ist die Länge des Kokonfadens und die Entfernung seiner Befestigungsstelle vom Blattgelenk nie angegeben. Beides war sehr wechselnd bei den einzelnen Versuchen, da meist mehrere gleichzeitig an einem Apparat angesetzt wurden, und die Pflanzen in ihren Höhen sehr verschieden waren. Auch die Länge der beiden Hebelarme, die stets angegeben ist, wurde mit Rücksicht auf den

Platz gewählt und ist daher nicht immer die gleiche. Somit sind die verschiedenen Kurven in ihrem Ausmaß nicht direkt miteinander vergleichbar. — Daß sämtliche Versuche im Dunkelzimmer unter Benutzung einer dunkelroten elektrischen Birne aufgestellt und nachgesehen wurden, bedarf kaum der Erwähnung.

Für die Lichtversuche wurde mir später von Herrn Prof. Senn noch ein großes Zimmer im zweiten Stock des Instituts mit Nord- und Ostfenster zur Verfügung gestellt, in dem die Temperatur nur wenig schwankte. Die ersten Lichtversuche wurden in dem großen, luftigen Hörsaal mit Ostfenstern aufgestellt. Die Anzucht der jungen Pflanzen für die Lichtversuche geschah im Gewächshaus.

Bei der Beurteilung der Kurven ist darauf zu achten, daß die Zeitkurven so in die Bewegungskurven eingetragen sind, daß die Mitternachts- und Mittagstunde festgelegt sind, und 12 Uhr mittags durch das Datum kenntlich ist. Da die Bewegungen vermittelst Hebel registriert sind, bedeutet ein Anstieg der Kurve ein Senken des Blattes, ein Abfall das Heben desselben.

Soweit genügen die methodischen Angaben, als es sich um die Versuchsanordnung handelt, die für die meisten Teile der Arbeit gleich war. Wo bei den einzelnen Versuchsserien noch eine besondere Methodik erforderlich war, wird sie in dem betreffenden Teil angegeben werden.

III. Normalkurve der Dunkelblätter.

Ehe ich mich der Frage über den Einfluß einer Veränderung der Außenfaktoren auf die Bewegungen der Bohnenblätter zuwende, muß auf die Kurve hingewiesen werden, die das Blatt, das in Dunkelheit bei konstanter Temperatur erzogen ist und auch ferner unter dieser Konstanz der Außenbedingungen gehalten wird, von seinen Bewegungen aufzeichnet. Ich bezeichne im folgenden diese Kurve einfach als Normalkurve, womit ich freilich nicht gesagt haben will, daß die Pflanze in einem normalen Zustand gewesen sei. Unter Konstanz der Außenbedingungen verstehe ich die Konstanz, die in einem Raum herrscht, in welchem die Temperatur innerhalb 24 Stunden um nicht mehr als $^1/_2{}^0$ C schwankt, innerhalb 8 Tagen höchstens um $1\,^1/_2{}^0$.

Außerdem war der Versuchsraum dauernd dunkel, abgesehen von den Zeiten, wo während meiner Tätigkeit in demselben die rote elektrische Lampe brannte. Die Luftfeuchtigkeit schwankte in geringem Maße und betrug bei der Mehrzahl der Versuche etwa 70%. Der Barometerdruck wurde nicht dauernd kontrolliert, da er für die Versuchsergebnisse direkt ohne Belang ist.

Es wird sich aus dem folgenden zeigen, daß es nicht zulässig ist, bei den gegebenen Verhältnissen von einer Konstanz der Außenbedingungen zu sprechen, dennoch sei hier noch gemäß unsern bisherigen Anschauungen dieser Ausdruck gebraucht. —

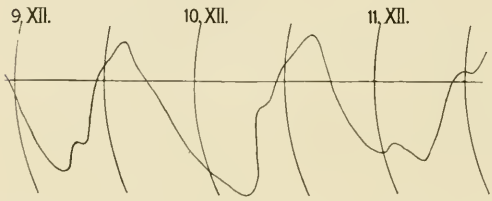

Abb. 1. Kurve 177. Etiol. Phas. mult. Basel 9.—12. II. 16. Hebel 7,5 : 11. Temp. 16°. Normalkurve. Dunkelzimmer. Blatt geht in der Nacht vom 11.—12. II. zugrunde.

Ich trug Sorge, daß die geringen Schwankungen, die meist durch meine Anwesenheit in dem Raum verursacht wurden, nicht tagesrhythmisch zur Geltung kamen, indem ich meine Arbeit in dem Raum zu möglichst verschiedenen Tagesstunden verrichtete.

Über die wiedergegebenen Kurven — eine kleine Auswahl einer größeren Menge — ist wenig zu sagen, sie sprechen für sich selbst. Kurve 17/18 (Abb. 3) und 10 (Abb. 4) sind noch durch den großen Pfefferschen Apparat registriert worden, es liegen daher die Zeitkurven enger zusammen. Außerdem ist bei den ersten Kurven die Hebelübertragung reichlich groß gewählt.

So verschieden die Kurven im einzelnen sind, so stimmen sie doch in zwei Erscheinungen überein, nämlich in der 24stündigen Periodizität der Bewegungen und darin, daß das Blatt stets in den frühen Morgenstunden am meisten gesenkt ist, was aus der Lage der Kulminationspunkte der Kurve zu ersehen ist. Um die Gesetzmäßigkeit dieser Erscheinung an einer größeren Anzahl von Pflanzen festzustellen, habe ich diese Kulminationspunkte bei 25 Pflanzen, deren Kurven nicht wiedergegeben sind, an insgesamt 67 Tagen zeitlich bestimmt und dabei folgende Summen für die einzelnen Tagesstunden erhalten:

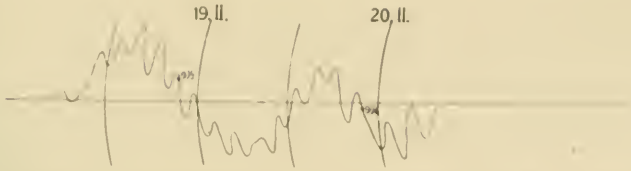

Abb. 2. Kurve 57. Etiol. Phas. mult. Dunkelzimmer. Straßburg 18.—20. II. 13. Temp. 21°. Hebel 7½ : 11. Normalkurve. Blatt ging am 20. zugrunde.

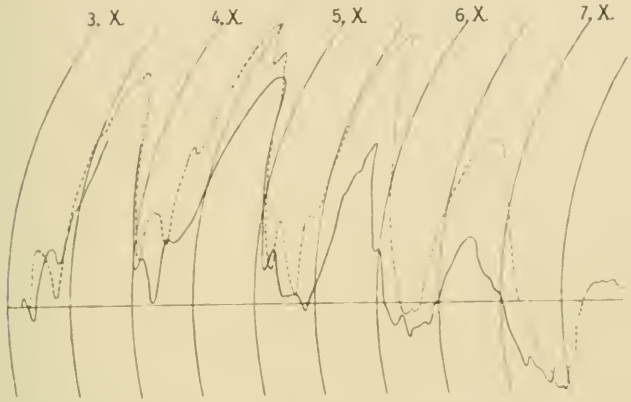

Abb. 3. Kurve 17/18. Phas. mult. Geschwisterblätter. Etiol. Pfl. Dunkelzimmer. Straßburg 1911. Normalkurve. Temp. 18,2—18,9°. Hebelarme 5 : 18½.

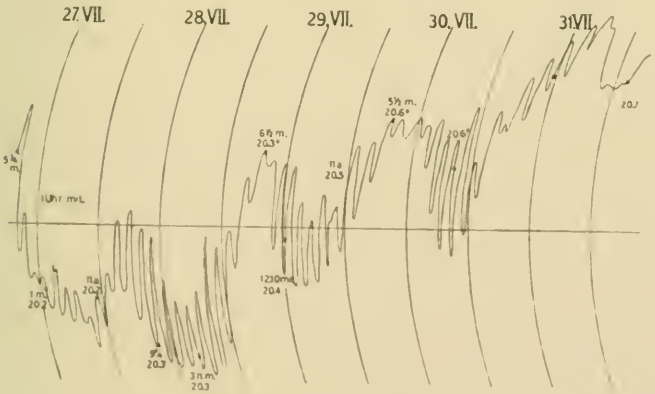

Abb. 4. Kurve 10. Phas. mult. Dunkelzimmer. Straßburg. 27. bis 31. VII. 1911. Etiol. Pfl. Normalkurve. Temp. 20,2—20,7°. Hebel 4 : 20. Blatt rollte sich auf und wurde am Schluß schlecht.

	abends	Mitternacht	morgens							
Annähernd bestimmter Zeitpunkt des Gipfels der Kurve . . .	10	12	2	3	4	5	6	7	8	Uhr
Anzahl der Tage	2	3	3	18	24	13	3	0	1	

Es darf somit für die Dunkelblätter der Bohnenpflanzen als gesetzmäßig angesehen werden, daß sie in den frühen Morgenstunden (3 bis 5 Uhr) ihre tiefste Stellung erreichen.

In der Tagstellung treten bei den Dunkelblättern meist Oscillationen von verschiedenem Ausmaß und mit wechselndem Zeitaufwand ein. Sie treten zurück während der größeren Bewegung in und aus der Schlafstellung. Der kleine Absatz beim Ab- und besonders beim Aufstieg der Kurve wie bei Nr. 177 (Abb. 1) ist eine sehr häufig wiederkehrende Erscheinung. Letzterer fällt dann ungefähr auf 9 Uhr abends. Überhaupt haben die meisten Dunkelkurven den Typus von Nr. 177.

Die kleinen Oscillationen sind, wie die Auswahl der Kurven zeigt, sehr verschieden bei verschiedenen Pflanzen; sie haben aber einen sehr ähnlichen Charakter bei den beiden Blättern derselben Pflanze (Kurve 17/18, Abb. 3). So starke Schwingungen wie bei Nr. 10 (Abb. 4) kommen nur sehr selten vor. Da sie bei dem zweiten Blatt derselben Pflanze ebenso stark entwickelt waren, müssen sie eine Funktion des Zustandes des Gesamtorganismus sein.

Nachdem ich somit das allgemein Gesetzmäßige in den Normalkurven erkannt hatte, ging ich über zu der Untersuchung des Einflusses der verschiedenen Außenfaktoren.

IV. Einfluß der Temperatur.

Obgleich es zunächst ganz unsicher war, ob die rhythmischen Blattbewegungen eine durch Vererbung überkommene Anlage sind, oder ob sie nur durch einen auf das Individuum selbst wirkenden Reiz hervorgerufen wurden, das Problem blieb in beiden Fällen dasselbe: welcher äußere Faktor ist als Reiz für die Bewegungen der Blätter verantwortlich zu machen? Da die Lichtwirkung durch die Methodik ausgeschlossen war, so kam zunächst die Temperatur in Frage. Es liegen schon Untersuchungen in dieser Richtung vor von Jost (1898) und Pfeffer

(1907 und 1915). Jost stellte bei etiolierten Blättern von Phaseolus fest, daß eine Temperatursteigerung ein Heben des Blattes, Temperaturabfall dagegen ein Senken zur Folge hat. Seine Resultate basieren auf direkter Beobachtung und erstrecken sich nur auf einige Tagesstunden.

Pfeffer ist in seiner Arbeit (1915, S. 84) zu denselben Resultaten gelangt. Er machte seine Versuche nur an grünen, normalen Blättern. Daß aber auch bei diesen die Temperatureinflüsse nicht sehr ausgeprägt sind und leicht durch andere Reize überdeckt werden, geht schon daraus hervor, daß Pfeffer in seiner Arbeit (1907, S. 368) gerade zu einer gegensätzlichen Deutung gelangt war.

Nach meinen Versuchen muß ich annehmen, daß die Wirkung kleinerer Temperaturschwankungen bei den Dunkelpflanzen sehr gering sind. Ich gebe nur wenige Kurven als Belege meiner Beobachtungen wieder. Die behandelte Frage sehe ich auch noch nicht als restlos gelöst an, doch genügt das vorhandene Material, um sie, sofern sie die weiteren Beobachtungen berührt, also Fehlerquelle sein könnte, zu entscheiden. Es ist ausgeschlossen, daß die kräftigen Bewegungen der Dunkelpflanzen durch die geringen Temperaturschwankungen des Versuchsraums verursacht oder auch nur merklich beeinflußt wurden. Meine Untersuchungen und somit auch die Kurven beziehen sich nur auf etiolierte Blätter.

Bei den Versuchen über den Einfluß der Temperatur war zu trennen zwischen den Reaktionen, die sich bald nach dem Temperaturwechsel während der Bewegungstätigkeit der Blätter einstellten und den Schwankungen, denen die Pflanze während der Aufzucht unterlegen war. Kamen diese letzteren bei den späteren Bewegungen nicht zum Ausdruck, so war es nicht wahrscheinlich, daß die Temperaturschwankungen während der Samenreife eine Periodizität auf die Pflanze übertrugen.

Um den letzten Punkt vorweg zu nehmen, so habe ich Schwankungen der Temperatur während der Aufzucht in ihren Nachwirkungen bei den späteren Bewegungen in konstanter Temperatur niemals beobachten können. Die für diese Versuche heranwachsenden Pflanzen standen in einem Dunkelkasten in einem Gewächshause, wo nach den Aufzeichnungen eines Ther-

mographen (Kurve 55a, Abb. 5) infolge des Heizens morgens und abends ein zweimaliges Ansteigen der Temperatur täglich stattfand. Die Töpfe waren in diesem Raum zirka 3 Wochen untergebracht und wurden immer erst nach Dunkelwerden begossen. Brachte ich sie dann ins Temperaturzimmer, so schrieben sie ihre tagesrhythmische Kurve wie die andern Pflanzen auch. Von Nachschwingungen der durch Temperaturwechsel in jüngeren Stadien der Pflanze induzierten Bewegungen kann demnach keine Rede sein.

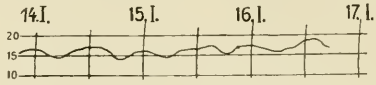

Abb. 5. Kurve 55a. Temperaturkurve aus dem Gewächshaus Straßburg bei Aufzucht von Phaseolus mult. Nr. 55.

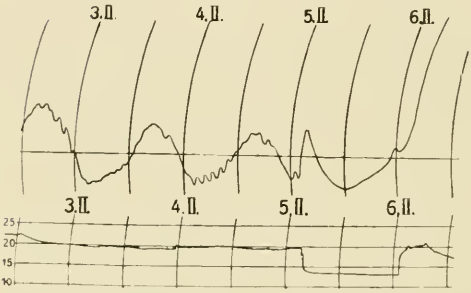

Abb. 6. Kurve 55. Etiol. Phas. mult. Straßburg 2.—6. II. 1913. Hebbel 7 : 15 ½. Pfl. in Dunkelheit im Gewächshaus erzogen. (Siehe Temperaturkurve 55a.) 2./3. II. 12 nachts—5. II. 3 nm. 19—20°. 5. II. 3 nm. —6. II. 1 ½ nm. 13°. 6. II. 1 ½ nm. —Schluß 20°. Blatt rollt sich am 6. II. ein.

Gehen wir somit zur Untersuchung des Einflusses der Temperaturschwankungen auf ältere Pflanzen während der Bewegungen selbst über. Ein geringer Anstieg oder Abfall (1 bis 2°) hatten auch hier keine merkbaren Reaktionen zur Folge, so daß Versuchsfehler infolge der geringen Schwankungen im Dunkelzimmer ausgeschlossen sind.

Anders ist es bei kräftigen Temperatursprüngen, durch die eine angestrebte Bewegung unterdrückt werden kann. Ein derartiger Reiz hat allerdings fast immer den Erfolg, daß das Blatt dann sehr schnell zugrunde geht, indem die Spreite sich, wie oben beschrieben, plötzlich mit der Blattspitze nach unten einkrümmt.

So bewirkte bei Nr. 56 (Abb. 7) der Temperaturabfall von 13° am 21. nachmittags ein fast vollständiges Unterdrücken der Bewegungen, die wieder begannen, als die Pflanze am 23. 10½

morgens in die ursprüngliche Temperatur zurückversetzt wurde. Die nun folgende Senkbewegung des Blattes wurde daher zu einer ungewöhnlichen Tageszeit am Nachmittag ausgeführt, und

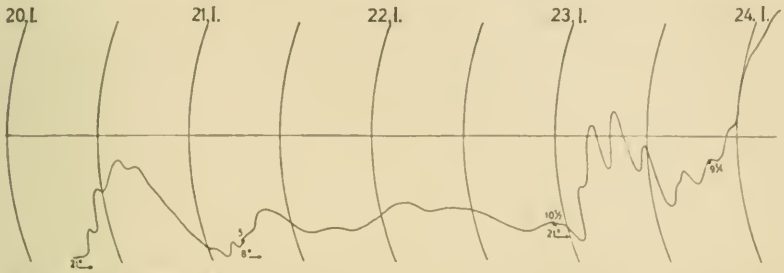

Abb. 7. Kurve 56. Straßburg. 20.—24. I. 13. Etiol. Phas. mult. Dauernde Dunkelheit. Hebel $8\frac{1}{2}$—$13\frac{1}{2}$. 20. I.—21. I. 5 nm. 21°. 21. I. 5 nm—23. I. $10\frac{1}{2}$ vm. 8°. 23. I. $10\frac{1}{2}$ vm.—Schluß. 21°. Blatt rollt sich am 24. I. vm. auf.

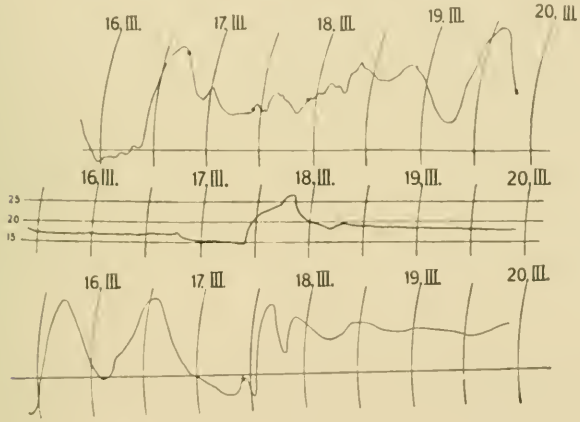

Abb. 8/9. Kurve 38/39. Etiol. Phas. mult. Straßburg. 15—20. III. 12. Hebel 8 : 14. Temperaturkurve des Phermographen zwischen den beiden Bewegungskurven.

gleich darauf begann die Degeneration des Blattes, die sich durch den starken Anstieg der Kurve kundgiebt.

Nr. 55 (Abb. 6) war im Gewächshaus erzogen worden, die Temperaturkurve (Abb. 5) vom 14. bis 17. I. gibt ein Bild der in diesem Raum damals herrschenden Temperaturschwankungen. Trotzdem waren anfänglich die Bewegungen während der konstanten Tem-

peratur bis zum 5. II. $3^1/_2$ Uhr nachmittags durchaus normal. Bei dieser Pflanze löste der Temperaturabfall von 7^0 am 5. II. ebenfalls eine unzeitgemäße Senkbewegung aus, die auch von einer Degeneration des Blattes gefolgt wurde.

Bei Nr. 38 und 39 (Abb. 8), die gleichzeitig angesetzt wurden, war der Temperaturwechsel weniger schroff. Der Abfall von 2^0, am 17. II. von 6 m. bis 10 a. hatte scheinbar keinen Einfluß auf die Bewegungen. Dann folgte der Temperaturanstieg von 12^0 vom 17. II. 10 a. bis 18. II. 8 m. Bei Nr. 38 unterblieb die Senkbewegung fast ganz, bei 39 wurde sie verspätet und sehr beschleunigt nachgeholt. Bei dem nun folgenden Temperaturabfall senkte sich Nr. 38 langsam und kam bei der späteren konstanten Temperatur allmählich wieder in ihren normalen Rhythmus. Nr. 39 gab nach dieser gewaltsamen Störung die Bewegungstätigkeit fast ganz auf.

Es ist aus diesen Beobachtungen sehr schwer zu einer allgemeinen Regel über die Temperatureinflüsse zu gelangen, man muß sie denn sehr allgemein halten. Ich kann daher nur sagen, daß geringe Temperaturschwankungen (2^0 und vielleicht auch noch darüber) in der Bewegungskurve des Blattes überhaupt nicht zur Geltung kommen, plötzliche stärkere Schwankungen dagegen (7^0 eventuell auch schon weniger) die Bewegungstätigkeit des Blattes stark herabsetzen, häufig unzeitgemäße Bewegungen auslösen und dauernd schädigend auf die Blätter wirken.

V. Einfluß der Schwerkraft.

Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Bohnenblätter liegen schon die interessanten Beobachtungen von Alfred Fischer (1890) vor. Nach seiner Definition gehören die Bohnen zu den geonyktinastischen Pflanzen, als Gegensatz zu den autonyktinastischen, die ihre Bewegungen sowohl auf dem Klinostaten fortsetzen als auch die Richtung der Bewegung nach Inversstellung mit Bezug auf die Pflanze selbst beibehalten. Die geonyktinastischen Pflanzen dagegen stellen nach A. Fischer ihre Bewegungen auf dem Klinostaten ein und behalten bei Inversstellung die Richtung ihrer Bewegungen in bezug auf die Erde bei. Es sollen Übergänge zwischen diesen beiden Gruppen zu finden sein. —

Da nun A. Fischer nicht mit Dunkelpflanzen, sondern am Tageslicht arbeitete, so schien mir zunächst eine Wiederholung dieser Versuche mit etiolierten Blättern in dauernder Dunkelheit erforderlich. — Zu diesem Zweck ließ ich mir einen einfachen Apparat bauen (Abb. 10), der es gestattet, mit leichter Mühe und ohne die Pflanze anfassen zu müssen, den Topf in jeder beliebigen Richtung zu orientieren. Der zum Hebel führende Kokonfaden brauchte nicht nach einer Umstellung neu befestigt zu werden, da die Muffe, die den Hebel hielt, an der Gleitstange oder einem danebenstehenden Stativ ohne Komplikationen auch bei der schwachen Beleuchtung sich leicht verschieben ließ. Der Apparat wird ohne weitere Erklärung aus der Abbildung klar sein. Um der Erde einen Halt zu geben, bekam der Topf eine leichte Gipsdecke. Bei jeder Veränderung der Topfstellung war natürlich eine Neueinstellung des Hebels erforderlich, wodurch vielfach eine kleine Unterbrechung in den Kurven verursacht wurde. Außerdem ist zu beachten, daß die Blätter für jede Stellung eine bestimmte mittlere Gleichgewichtslage haben, die häufig bei Inversstellung eine sehr starke Verschiebung erlitt, so daß sich der Hebel unter einem starken Winkel zur Horizontale neigte. — In den Kurven geben die Pfeile die Topfstellung an: ↑ bedeutet normal aufrecht, ↓ invers, → horizontal derart, daß die Spreite vertikal stand.

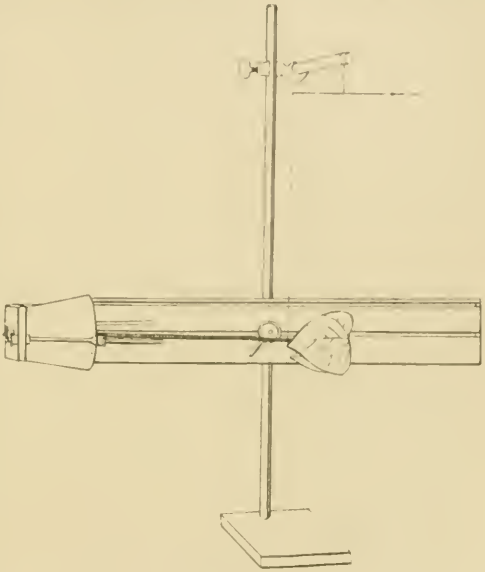

Abb. 10.

Ausnahmslos war die Reaktion nach Veränderung der Topfstellung so, daß die Bewegungsrichtung des Blattes sich änderte, und zwar blieb sie in bezug auf die Erde stets die gleiche.

Dies gilt auch bei der Horizontalstellung der Pflanze, wobei die Blätter die Schwingungen in einer auf der gewöhnlichen Bewegungsrichtung ⊥ stehenden Ebene ausführen. — Die Kurven sind infolgedessen anscheinend ebenso wie eine gewöhnliche Normalkurve.

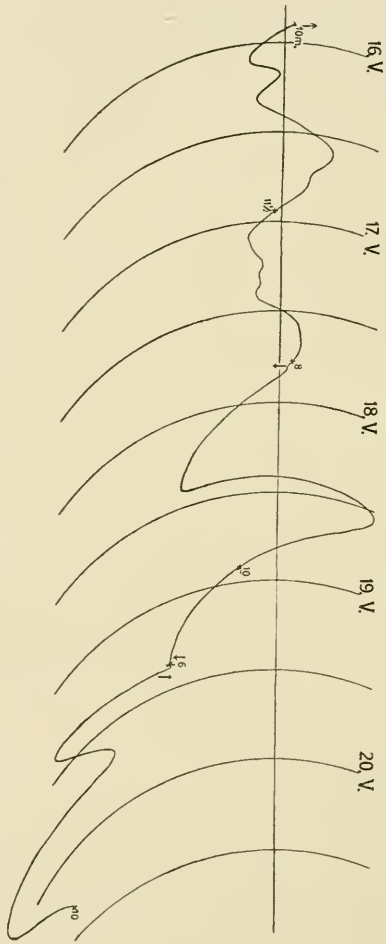

Abb. 11. Kurve 50. Etiol. Phas. mult. Straßburg 16.—21. V. 1912. Temp. 21°. Hebel $9\frac{1}{2}$: $10\frac{1}{2}$. Dunkelzimmer. 16. V. 10 m.—18. V. 8 m normal ⮝. 18. V. 8 m. bis 19. V. 6 ab. invers ⮟. 19. V. 6 ab.—20. V. 10 ab. wieder ⮝.

Ferner ist den Versuchen zu entnehmen, daß bei der Inversstellung die Ausschläge, absolut genommen, größer sind als bei der Normalstellung. Nr. 59 (Abb. 13) ist hiervon scheinbar eine Ausnahme. Ich glaube aber, daß hier das Abschwellen der Bewegung auf das zunehmende Alter des Blattes zurückzuführen ist. Alle übrigen Kurven zeigen in der Inversstellung die größten Ausschläge.

Das Wichtigste aus den Resultaten dieser Versuche ist aber, daß die Blattspitze, in welcher Lage sich auch das Blatt immer befindet, sich stets in den Morgenstunden am meisten der Erde zuneigt. Nach dieser Erfahrung war der Gedanke nicht von der Hand zu weisen, daß es eben diese geringen Schwankungen der Erdschwere sind, die die Bewegungen zeitlich regulieren. Versuche auf dem Klinostaten und der Zentrifuge mußten den Sachverhalt klären. — .

Für die Versuche auf dem Klinostaten nahm ich aus metho-

dischen Gründen nicht ganze Pflanzen, sondern einzelne Blätter, die, in Wasser gestellt, ihre Bewegungen fast unvermindert fortsetzen, wie mir aus früheren Versuchen bekannt war. Von einer automatischen Registrierung mußte leider abgesehen werden, es mußte dafür die Methode der direkten Beobachtung ange-

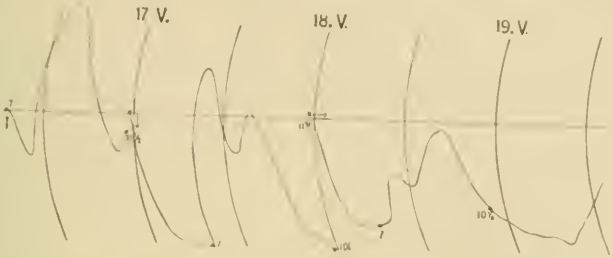

Abb. 12. Kurve 58. Etiol. Phas. mult. Basel 1913. Temp. 16,9—18,5°. Hebel 8 : 13. 16. V. 7 a.—17. V. 11 vm. normal aufrecht ↑. 17. V. 11 vm.—18. V. 11¼ vm. invers ↓. 18. V. 11½—Schluß. Pfl. und Blattrippen horizontal.

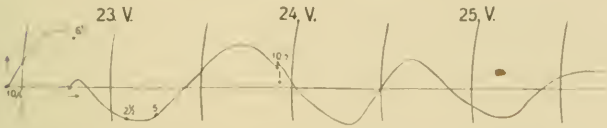

Abb. 13. Kurve 59. Etiol. Phas. mult. Basel 1913. Temp. 16,9—18,5°. Hebel 8 : 13. Dunkelzimmer. 22. V. 10¼—23. V. 6½ Pfl. normal ↑. 22. V. 6½ m.—24. V. 10½ m. Blattstiel und Blattrippe horizontal →. 24. V. 10½ m.—Schluß invers ↓.

wendet werden. Aus begreiflichen Gründen sind die Versuche daher nicht oft wiederholt, es wurden dafür aber jedesmal eine größere Anzahl von Blättern gleichzeitig verwendet. — Die Anordnung war derart, daß auf einer Korkscheibe 8 bis 10 3 cm lange Gläschen angeklebt wurden. In jedes dieser Gläschen wurde mit Hilfe eines durchlochten Gummistopfens ein Blatt befestigt. Der Blattstiel steckte an sich in dem Loch schon ziemlich fest, doch wurden die Ritzen noch völlig durch eine Hülle von Kakaobutter verklebt, die den ganzen Stopfen und den oberen Glasrand bedeckte. Die Korkscheibe wurde auf dem Messingteller der Klinostatenachse befestigt. Auf diese

Weise ging kein Wasser bei der Rotation verloren, und die vorhandene Menge genügte für die Versuchsdauer. — Um die Bewegung zu beobachten, war hinter jedem Blatt ein Winkelmesser befestigt, so, daß die Blattbasis möglichst im Mittelpunkt desselben orientiert war. Die Stellung der Blattspitze ließ sich dann relativ schnell bestimmen, und die gefundenen Zahlen ergaben wenigstens näherungsweise ein Bild der Blattbewegungen.

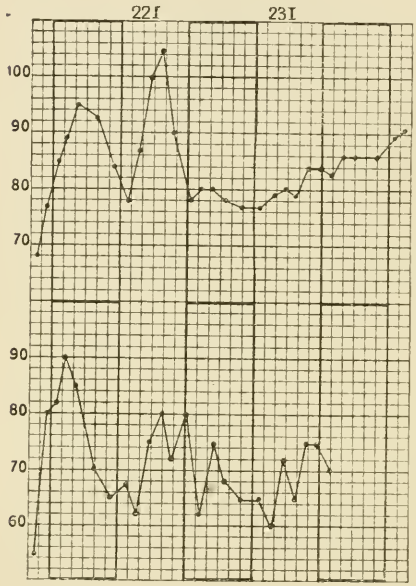

Abb. 14. Klinostatenversuch. Blattstiel ⊥ zur horizontralen Klinostatenachse. Versuch 1 u. 8 von Tab. 1.

Die Versuche wurden sowohl so angestellt, daß der Blattstiel parallel zur horizontalen Klinostatenachse orientiert war, als auch senkrecht zu derselben. Letzteres wurde erreicht, indem die Gläschen parallel mit der Korkscheibe auf kleinen Stützen angeklebt wurden. Die Resultate dieser beiden Versuchsreihen sind verschieden. —

War die Richtung des Blattstieles und auch die Medianebene des Blattes senkrecht zur horizontalen Klinostatenachse, so stimmten meine Versuchsresultate mit denjenigen A. Fischers gut überein, die er mit intakten Pflanzen bei Tageslicht auf dem Klinostaten rotierend erhalten hatte. Die Blätter gaben die Periodizität ihrer Bewegung gleich oder nach 24 Stunden auf (Kurve 1 und 8, Abb. 14), und die Bewegung wurde dann entweder überhaupt sehr schwach, oder es läßt sich wenigstens keine feste Periodizität derselben mehr erkennen. Die folgenden Kurven sind so gezeichnet, daß entsprechend den selbstregistrierten ein Senken des Blattes durch einen Anstieg der Kurve, das Heben desselben durch einen Abfall derselben zu erkennen ist. Die verstärkten Vertikalstriche fallen auf die Stunden 6 Uhr mor-

gens und 6 Uhr abends, die Nachtzeit ist durch den kräftigen Horizontalstrich kenntlich. Kurve 1 und 8 entsprechen den Bewegungen der Pflanzen 1 und 8 der Tabelle 1. Die übrigen Blätter dieses Versuches geben Bewegungskurven mit entsprechenden Störungen in der Periodizität.

Tabelle I.

Klinostatenversuch 1. Etiolierte Bohnenblätter im Dunkelzimmer vom 21.—24. I. am Klinostaten rotiert, der Blattstiel ⊥ zur horizontalen Klinostatenachse orientiert. + bedeutet ein Sinken des Blattes; — ein Heben, entsprechend der Wiedergabe in den Kurven.

Datum	Bewegungen in der Zeit von — bis	Pflanze Nr. 1	2	3	4	5	6	7	8
21. I.	3—5	+ 9	+ 11	+ 5	+ 13	+ 20			+ 25
	5—7	+ 8	+ 3	— 12	+ 7	+ 20			+ 2
	7—8½	+ 4	— 2	— 3	— 4	— 5			8
	8½—10½	+ 6	+ 6	— 7	+ 1	+ 2			— 5
22. I.	10½—2	— 2	— 6	+ 1	— 10	+ 3	Geschwister		— 15
	2—5	— 9	— 1	+ 2	— 2	— 18	+ 12	+ 2	— 5
	5—7½	— 6	+ 1	— 3	0	+ 12	+ 4	0	+ 2
	7½—9½	+ 9	+ 4	— 4	— 1	— 7	— 1	+ 1	— 5
	9½—11½	+ 13	0	+ 3	— 2	— 2	+ 3	+ 6	+ 13
	11½—1½	+ 5	+ 3	+ 2	0	— 11	+ 5	+ 1	+ 5
	1½—3½	— 15	+ 1	0	— 2	0	+ 2	0	— 8
	3½—6½	— 12	0	— 7	— 1	+ 12	+ 2	+ 4	+ 8
	6½—8½	+ 2	— 2	— 4	— 1	— 3	+ 1	— 7	— 18
	8½—10½	0	0	+ 1	+ 4	— 3	+ 2	+ 1	+ 13
23. I.	10½—1	— 2	— 1	— 5	— 4	— 10	— 4	+ 4	— 7
	1—4	— 1	— 3	0	+ 2	— 7	— 6	+ 2	— 3
	4—7	0	— 3	— 5	0	0	— 7	— 10	0
	7—9½	+ 2	+ 3	+ 4	— 2	— 1	— 4	— 1	— 5
	9½—11½	+ 1	— 4	+ 2	— 1	+ 1	— 2	— 2	+ 12
	11½—1½	— 1	+ 1	+ 1	0	+ 2	0	+ 1	— 13
	1½—3½	+ 5	+ 3	+ 2	+ 1	+ 10	+ 2	+ 4	— 10
	3½—6	0	+ 1	— 1	+ 1	— 1	0	aufgerollt	0
	6—8	— 1	— 3	+ 1	— 3	— 4	+ 3		— 5
	8—10	+ 3	+ 2	+ 3	+ 1	+ 2	+ 1		welk und tordiert
	10—12	0	— 1	— 1	0	— 7	— 1		
24. I.	12—4	0	— 1	+ 2	0	— 5	welk		
	4—7	+ 3	0	+ 6	0	+ 5			
	7—9	+ 2	— 1	— 1	— 2	— 5			

Tabelle II.

Klinostatenversuch 2. Etiolierte Bohnenblätter im Dunkelzimmer rotiert 11.—15. I. 14. Basel. Blattstiel // mit der horizontalen Klinostatenachse orientiert.

Datum	Bewegungen in der Zeit von — bis	Pflanze Nr. 1	2	3	4	5	6	7	8	9
11. I.	11½—12	0	+ 4	0	+ 5	+ 2	0	+ 3	+ 3	— 6
	12—1½	+ 10	+ 9	— 14	0	+ 5	+ 9	+ 10	+ 1	+ 1
	1½—3	+ 4	+ 2	0	+ 4	— 9	+ 9	+ 7	— 6	+ 4
	3—4½	+ 6	+ 2	+ 2	+ 6	+ 3	+ 12	0	— 7	+ 3
	4½—6	0	— 3	— 3	+ 6	+ 4	— 2	— 9	— 3	+ 3
	6—7	+ 2	— 2	— 2	+ 5	— 2	— 6	— 1	— 8	+ 1
	7—8½	+ 2	+ 6	— 3	+ 6	— 6	— 2	— 3	+ 2	+ 8
	8½—10¼	+ 3	+ 6	— 1	— 1	— 2	— 3	— 4	0	— 3
12. I.	10¼—5½	— 9	— 19	— 11	— 21	— 7	— 14	— 20	— 9	— 19
	5½—8¾	+ 2	+ 6	+ 5	+ 9	+ 9	+ 10	+ 11	+ 12	+ 12
	8¾—10¼	+ 5	+ 7	+ 9	+ 2	+ 3	+ 8	+ 15	+ 1	+ 3
	10¼—12	— 1	0	— 4	+ 4	+ 5	— 13	+ 6	+ 1	+ 9
	12—1½	— 1	+ 6	0	+ 4	0	— 6	+ 5	+ 3	+ 2
	1½—3	+ 1	— 6	— 4	— 7	+ 1	— 2	— 14	+ 3	+ 2
	3—4½	+ 2	+ 2	— 1	— 5	— 3	+ 5	+ 6	— 1	0
	4½—6	+ 1	— 5	+ 5	+ 3	0	— 10	— 11	— 1	— 8
	6—7	— 1	0	— 3	— 2	— 2	— 2	— 10	0	— 9
	7—8½	0	0	— 3	— 8	— 5	+ 14	+ 5	— 1	— 1
	8½—10	— 3	0	— 2	+ 4	— 6	+ 8	— 15	— 4	— 4
	10—12	— 2	0	— 5	— 5	0	— 12	0	0	— 1
13. I.	12—4	+ 1	— 2	— 7	+ 11	— 5	0	— 2	+ 4	— 4
	4—5½	— 6	0	— 5	+ 4	0	— 1	— 4	— 1	+ 2
	5½—7	— 1	— 1	0	— 2	+ 1	— 3	+ 3	+ 1	+ 2
	7—9	+ 7	+ 9	+ 19	— 9	+ 6	+ 4	+ 4	0	+ 6
	9—10½	— 6	0	+ 1	+ 4	0	+ 1	+ 10	+ 1	+ 3
	10½—12	+ 2	+ 2	— 1	0	+ 2	+ 6	+ 12	— 5	+ 2
	12—1½	+ 3	— 2	— 1	— 1	+ 4	— 5	+ 4	— 4	+ 5
	1½—3	+ 3	0	0	0	+ 3	— 7	— 5	+ 3	+ 7
	3—5	+ 1	0	+ 13	+ 1	0	+ 1	— 16	+ 2	+ 8
	5—6	— 3	+ 1	+ 7	— 1	— 3	0	— 2	+ 3	— 5
	6—7	+ 3	— 2	— 1	— 3	— 4	+ 6	— 5	0	+ 2
	7—10	— 3	— 4	+ 1	0	— 3	— 2	— 7	0	— 5
14. I.	10—9	— 15	— 7	— 14	— 6	+ 2	— 8	+ 2	+ 4	— 22
	9—10½	— 2	+ 4	+ 2	+ 3	+ 5	+ 5	+ 10	+ 1	— 2
	10½—12	+ 6	0	+ 7	+ 4	+ 3	+ 9	+ 10	— 3	0
	12—2	+ 11	+ 7	+ 3	+ 3	+ 1	+ 1	+ 7	— 1	+ 3
	2—4	+ 6	+ 6	+ 1	— 4	+ 1	— 5	— 4	welk	+ 9
	4—6	+ 4	+ 2	+ 4	+ 10	+ 4	0	— 5		+ 4
	6—7	+ 6	— 4	— 2	0	— 7	+ 4	— 13		0
15. I.	7—9	— 18	— 9	— 25	— 8	— 16	— 9	— 19		— 19
	9—11	0	0	+ 7	+ 14	+ 4	+ 5	+ 5		+ 7
	11—1	+ 4	— 3	+ 7	— 5	0	0	+ 9		— 3
	1—3	+ 2	+ 8	+ 8	+ 2	+ 5	+ 4	+ 8		+ 3

Das Ergebnis der Versuche war abweichend von den bisherigen, sobald die Blätter so montiert waren, daß der Blattstiel // mit der horizontalen Klinostatenachse stand. Von den 9 untersuchten Pflanzen ist bei Nr. 2, 3, 5, 7 und 9 (Tab. 2) die Periodizität, wenn auch etwas gestört, so doch deutlich wahrnehmbar, aber um etwa 12 Stunden gegenüber der normalen Bewegung verschoben. Nr. 8 stellte ihre Bewegungen überhaupt ziemlich bald ein und welkte nach 3×24 Stunden. Bei Nr. 1, 4 und 6 ist die Periodizität nicht deutlich erkennbar. — Die Bewegungen von Blatt Nr. 5 sind in Kurve 5 (Abb. 15) wiedergegeben.

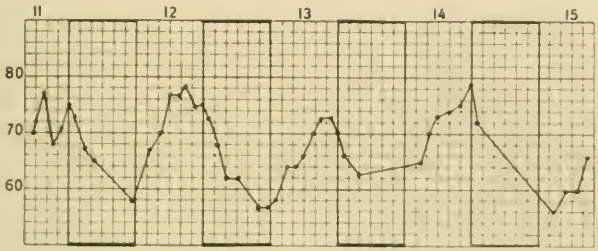

Abb. 15. Klinostatenversuch. Blattstiel // zur horizontalen Klinostatenachse. Versuch No. 5 von Tab. 2.

Die nun folgenden Versuche sollten entscheiden, wie die Bewegungen der Blätter ausfallen bei einem gleichmäßig wirkenden Reiz von $g > 1$. Es wurde eine Fliehkraft von zirka 5 g angewendet, und zwar so, daß diese Kraft in der Blattstielrichtung angriff, also entsprechend den Klinostatenversuchen 1. Die Blätter waren wie in den obigen Versuchen in Glasröhrchen mit Gummistopfen befestigt, aber die Korkscheibe wurde in einer Blechtrommel festgeklemmt, die durch einen Elektromotor an einer senkrechten Achse in Bewegung gesetzt wurde. Die Blechtrommel ließ sich mit Hilfe von Fließpapier immer feucht halten. Die Blätter waren im Innern derselben teils so befestigt, daß der Stiel nach außen, die Spreite nach innen wies, der Reiz also in der Richtung des absteigenden Saftstromes, demnach proximal wirkte; oder aber die Pflanzen wurden mit der Spreite nach außen befestigt, sie wurden also distal gereizt. Von einer absoluten Genauigkeit der Ablesungen kann in diesen Schleuderversuchen noch weniger die Rede sein als bei den Klinostaten-

versuchen, da eine Verschiebung oder Torsion des Blattes hier noch viel leichter stattfand. Die Versuche wurden 3 mal wiederholt, im ganzen mit 27 Blättern. Die Resultate dieser 3 Serien stimmen nicht vollkommen überein, doch können die wesentlichsten Punkte als durch diese Versuche erwiesen betrachtet werden.

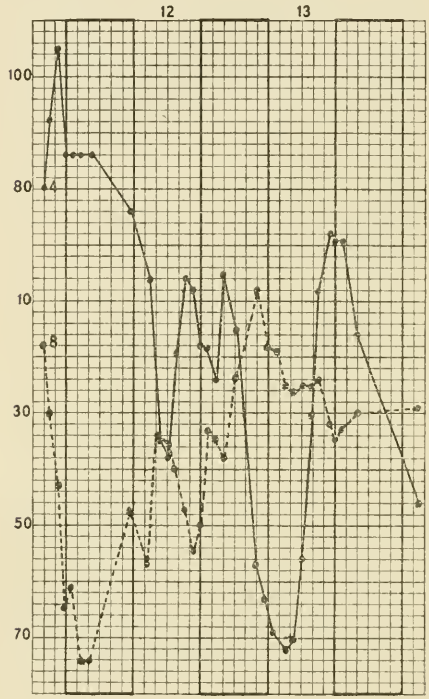

Abb. 16. Schleuderversuch. Serie 2. No. 4 u. 8. Geschwisterblätter. 4 distal gereizt, 8 proximal gereizt. Vom 13. I. 10 ab. wurde mit dem Schleudern aufgehört.

Schon bei Serie 1 zeigte sich ein unverkennbarer Gegensatz zwischen den proximal und den distal gereizten Blättern, indem die Bewegungsrichtung beider im wesentlichen immer gerade entgegengesetzt war. Anklänge an die 24stündige Periodizität waren zwar deutlich, aber das Ausmaß der Bewegungen nur gering.

Ein sehr viel klareres Bild gab Serie 2. Aus dieser Versuchsreihe geht hervor, daß die distal gereizten Blätter die rhythmische Bewegung länger fortsetzen und dabei größere Winkel durchmessen als die proximal gereizten. Wo sich bei den letzteren in den ersten Tagen noch Anklänge an eine Periodizität der Bewegungen erkennen lassen, stimmen die Perioden in ihrem zeitlichen Verlauf mit denjenigen der normalen Dunkelpflanzen überein. Bei den distal gereizten Blättern dagegen ist der Gipfel der Kurve etwa um 12 Stunden gegenüber dem normalen Zeitpunkt verschoben, also wie bei der Inversstellung und bei den Klinostatenversuchen Nr. 2, wo der Blattstiel // mit der horizontalen Achse orientiert war.

In Serie 3 waren bei der gleichen Versuchsanstellung die Blätter laut Protokoll nicht so kräftig, die Resultate infolgedessen verwischt.

Ich sehe davon ab, die Tabellen dieser Zentrifugalversuche alle wiederzugeben. Die Kurven zweier Geschwisterblätter aus Serie zwei, ein proximal und ein distal gereiztes mögen als Belege genügen (Abb. 16). Das distal gereizte Blatt Nr. 4 änderte zunächst sehr stark seine mittlere Lage. Andere Blätter der gleichen Serie gaben gleichmäßigere Kurven. Nr. 8 wurde proximal gereizt und erreichte am 13. morgens die tiefste Schlafstellung gleichzeitig mit den normalen Blättern. In einigen andern Kurven ist dies Zusammenfallen etwas ausgeprägter, im ganzen aber erleidet die Periodizität der Bewegungen bei dieser Aufstellung sehr viel stärkere Störungen als bei der inversen. Wie schon aus den beiden Kurven 4 und 8 zu ersehen ist, machen die distal gereizten Blätter wesentlich kräftigere und regelmäßigere Schwingungen als die proximal gereizten.

Überblicken wir die Resultate dieser verschiedenen Versuche hinsichtlich des Einflusses der Schwerkraft auf die Bewegungen, so geht aus ihnen zunächst hervor, daß die Angriffsrichtung dieser Kraft maßgebend ist für die Richtung der Bewegungen. Dies ist bewiesen durch die ersten Umkehrversuche und die Ergebnisse der proximal und distal gereizten Blätter auf der Zentrifuge.

Ferner erwecken die meisten Versuche den Eindruck, daß der Schwerereiz in der Richtung, die der normalen entgegengesetzt ist, stärker empfunden wird, da bei Inversstellung der Pflanze als auch bei distaler Reizung auf der Zentrifuge größere Winkel von dem Blatt durchmessen werden als bei normaler Stellung oder proximalem Reiz auf der Zentrifuge.

Diese ungleichwertige Empfindlichkeit für den Reiz der Schwerkraft in den beiden entgegengesetzten Stellungen ist möglicherweise schon die Ursache für das Zustandekommen der periodischen Bewegungen bei dem Klinostatenversuch 2, bei dem der Blattstiel parallel mit der Achse orientiert war. Da das Gelenk nicht die gerade Fortsetzung des Blattstiels ist, sondern ein Knie bildet, so wird bei der Rotation der gebogene Teil des Gelenkes in der einen Hälfte der Umdrehung nach

oben, in der andern nach unten weisen. Ist nun aber die Empfindlichkeit des Gelenkes in diesen beiden Stellungen nicht gleich stark, so wird stets in der einen Stellung — demnach, wenn die Blattspitze nach unten weist — ein Reizüberschuß gegenüber der anderen Stellung, wenn die Blattspitze nach oben weist, vorhanden sein. Es ist denkbar, daß dieser intermittierend wirkende Reizüberschuß infolge der Summation genügt, um die Periodizität der Bewegungen auszulösen, wie bei Inversstellung der Pflanze.

Daß ein einseitig wirkender Schwerereiz unentbehrlich ist für das Zustandekommen der Bewegungen, entnehme ich den Ergebnissen des Klinostatenversuches 1, bei dem die Blattstiele senkrecht zur horizontalen Achse standen. Die Bewegungen der Blätter wurden in diesem Fall aperiodisch. Auch bei dieser Aufstellung ist zwar das Knie des Gelenkes während der einen halben Umdrehung nach oben, in der andern halben nach unten gerichtet. Ein Unterschied gegenüber dem obigen Versuch liegt aber darin, daß in diesem Fall die Medianebene des Blattes parallel mit der Rotationsebene, im obigen aber senkrecht zu derselben stand.

Hinsichtlich des Zustandekommens der Periodizität der Bewegungen beweisen die Zentrifugalversuche, daß der Grund hierfür nicht in den direkt wirkenden Schwankungen der Erdschwere liegen kann. Es muß ein diffus wirkender Reiz für den zeitlichen Verlauf der Bewegungen verantwortlich gemacht werden, es sei denn, daß die Periodizität in ihrer zeitlichen Fixierung von der Mutterpflanze auf den Samen übertragen wird und latent in diesem fortbesteht, bis sie sich in den Bewegungen der Blätter der Nachkommen wieder äußert. Liegt dieser Fall vor, so müßten die Kinder stets eine erbliche Anlage haben für die zeitliche Orientierung ihrer Bewegungen, die derjenigen der Mutterpflanze entspricht. Diese aber wechselt mit dem Längengrad der Erde, auf dem die Pflanze wächst. Diese Möglichkeit sollten die folgenden Versuche in der einen oder der andern Richtung entscheiden.

VI. Über die Erblichkeit der Schlafbewegungen.

Wie aus den Versuchen im vorigen Abschnitt hervorgeht, muß die zeitliche Bestimmung der Schlafbewegungen von einem

uns bisher unbekannten Faktor abhängen. — Ob es sich dabei um eine erblich überkommene Eigenschaft oder um einen von dem Individuum selbst empfundenen Reiz handelt, ist für die Analyse des Vorgangs selbst weniger von Bedeutung, denn wenn dieser unbekannte Faktor schon auf die Voreltern gewirkt hatte, so werden auch die Kinder nicht von ihm verschont.

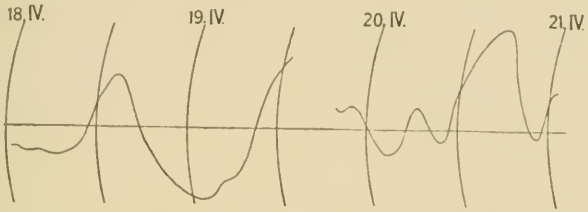

Abb. 17. Kurve 109. Phas. mult. Saat aus Amerika. Basel. 18.—21. IV. 14. Dunkelzimmer. Temp. 20 : 21°. Hebel 8½ : 13. Etiol. Pfl. Normalkurve.

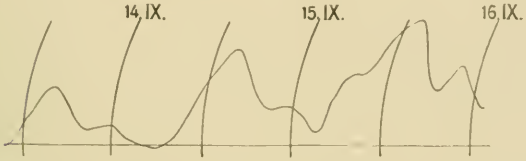

Abb. 18. Kurve 183. Phas. mult. Saat aus Java. Basel. 13.—16. IX. 15. Temp. 16°. Hebel 11 : 11,5. Normalkurve. Etiolierte Pfl. Dunkelzimmer.

Trotzdem mußte ich mir für die ferneren Versuche darüber klar werden, inwiefern erbliche Einflüsse zu berücksichtigen sind. Den Entscheid hierüber mußten solche Pflanzen bringen, deren Saat in einem Kontinent gereift war, der sich um eine möglichst große Stundenzahl von der europäischen Zeit unterscheidet. Ich wählte daher Saatgut javanischen und amerikanischen Ursprungs[1]. Die beiden beigegebenen Kurven (Abb. 17 und 18) zeigen, daß sich der Rhythmus dieser Pflanzen, die in Dunkelheit erzogen wurden, in keiner Weise von dem unserer europäischen Bohnen unterscheidet.

[1]) Für Übersendung des ersteren bin ich Herrn Dr. v. Faber in Buitenzorg, für die des letzteren Mrs. Fieldbrave, geb. Albrecht in Chicago, zu Dank verpflichtet.

Wenn also eine zeitlich fixierte erbliche Periodizität existieren sollte, so ist sie so schwach ausgeprägt oder der maßgebende unbekannte Faktor jeweils so intensiv, daß die Frage der erblich fixierten Periodizität für die folgenden Versuche als Fehlerquelle nicht berücksichtigt zu werden braucht.

VII. Die atmosphärische Elektrizität.

Aus den bisherigen Versuchen war hervorgegangen, daß für die zeitliche Fixierung der periodischen Bewegungen weder das Licht, noch Schwankungen der Temperatur, der Luftfeuchtigkeit, des Barometerdruckes oder der Schwerkraft verantwortlich zu machen sind, ebenso, daß die Perioden nicht durch Vererbung zeitlich festgelegt sind, es blieb nun noch als der einzige unter den gegebenen Versuchsbedingungen periodisch wirkende Faktor die Erscheinungen der Luftelektrizität übrig.

Da die neueren Erfahrungen auf dem Gebiet der atmosphärischen Elektrizität nicht so sehr bekannt sein dürften, so sollen zunächst die wichtigsten Punkte in diesem Abschnitt kurz dargestellt werden. Eingehenderes darüber ist zu finden bei Kähler in dem Bändchen über Luftelektrizität aus der Sammlung Göschen, sowie bei Mache und Schweidler: Die atmosphärische Elektrizität, Heft 30 der Sammlung: Die Wissenschaft.

Bei Besprechung der Luftelektrizität müssen zwei verschiedene Erscheinungen berücksichtigt werden, das Potentialgefälle und die Leitfähigkeit der Atmosphäre. Beide Faktoren zusammen bedingen alsdann die Vertikalströme.

Zahlreiche Versuche an verschiedenen Orten haben ergeben, daß Leitfähigkeit und Potentialgefälle in ihren Größen inkonstante Faktoren sind. Die meisten Resultate sind durch direkte Beobachtung gewonnen worden und beziehen sich demzufolge hauptsächlich nur auf die Tagesstunden. Für die vorliegenden Untersuchungen sind aber gerade die Nachtbeobachtungen von der größten Wichtigkeit. Diese sind durch automatisch registrierende Apparate festgestellt. Die Methodik dieser Untersuchungen ist in den beiden oben genannten Bändchen beschrieben. —

Trotz großer Übereinstimmung der Hauptzüge in den Resultaten über die Leitfähigkeit der Atmosphäre an verschiedenen

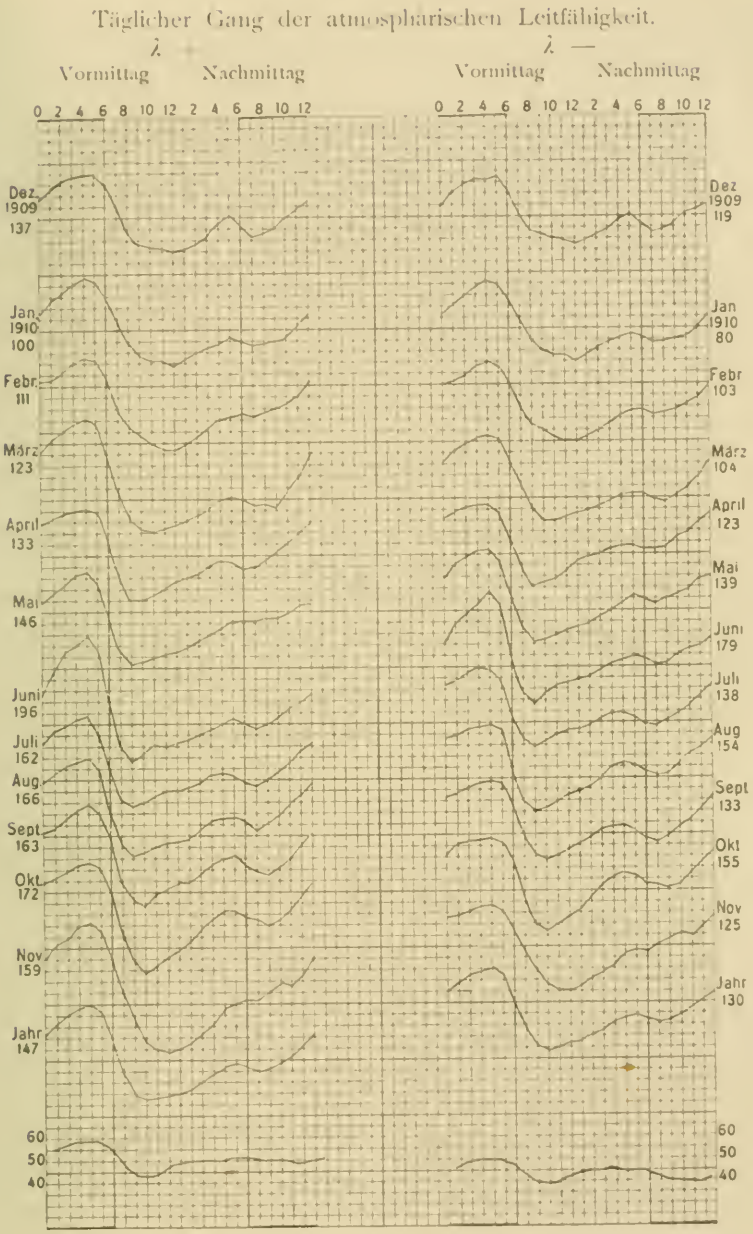

Abb. 19. Die beiden untersten Kurven tägliche Schwankungen der Leitfähigkeit berechnet aus dem Jahresmittel nach Kähler aus dem »Ergebnissen der meteorologischen Beobachtungen in Potsdam« im Jahre 1911. 1 Teilstrich = 5×10^{-6} E. S. E. Die beiden darüberstehenden Kurven dieselben Angaben von Davos nach Dorno: »Studie über Licht und Luft im Hochgebirge« Abb. 10. Die obersten Kurven tägliche Schwankungen der Leitfähigkeit in Davos in den einzelnen Monaten. 1 Teilstrich = 20×10^{-6} E. S. E. Die Zahlen am Rande bedeuten das Monatsmittel.

Orten finden sich doch nicht unwesentliche lokale Unterschiede. Da für Basel keine Tabellen oder Kurven vorliegen, werden die Beobachtungen von Davos und Potsdam den folgenden Ausführungen zugrunde gelegt werden.

Die tagesperiodischen Schwankungen sind zu ersehen aus den vorstehenden Kurven (Abb. 19), die aus Dorno, Licht und Luft im Hochgebirge kopiert, die Davoser Verhältnisse für jeden einzelnen Monat für $\lambda+$ und $\lambda-$, sowie für das Jahresmittel angeben. Die beiden untersten Kurven stammen von Kähler, 1911, und sind das Jahresmittel seiner Untersuchung Oktober 1909 bis Oktober 1910 in Potsdam.

An beiden Orten liegt das Maximum der Zerstreuung, also der Leitfähigkeit der Atmosphäre, im Mittel morgens 4 Uhr. Der absolute Wert derselben, sowie die Größe der Schwankungen sind in Davos höher als in Potsdam. An beiden Orten ist die positive Zerstreuung größer als die negative. 1910 war der Wert in Potsdam für $\lambda+ = 0{,}51 \times 10^{-4}$ESE[1], für $\lambda- \; 0{,}44 \times 10^{-4}$ESE, also für $\lambda_+ + \lambda- = 0{,}95 \times 10^{-4}$ESE, während der gleiche Wert für Davos $2{,}8 \times 10^{-4}$ESE betrug. Mit der Erhebung über den Meeresspiegel nimmt der Wert für die Leitfähigkeit wesentlich zu.

Die tagesperiodischen Schwankungen, die morgens ihr Maximum, im Laufe des Vormittags ihr Minimum haben, sind den übrigen Teil des Tages unregelmäßiger. Meist ist in den Mittagsstunden ein zweites, kleineres Maximum und gegen Abend ein zweites, schwaches Minimum festzustellen, wonach dann der Anstieg zum Hauptmaximum, das am frühen Morgen erreicht wird, einsetzt.

Außer dieser Tagesperiodizität ist dann noch eine Jahresperiodizität der Leitfähigkeit vorhanden (Abb. 20). Ein ausgesprochenes Minimum liegt Ende Dezember; dann steigt die Kurve zuerst schnell, von März ab sanfter an. Im Juli wird das Maximum erreicht. Dann fällt die Kurve zuerst steiler, dann flacher ab. Die jahresperiodischen Kurven von Davos nach Dorno und von Potsdam nach Kähler sind ebenfalls zur Erläuterung beigegeben.

Der zweite Faktor, das Potentialgefälle, interessiert für die

[1]) Elektrostatische Einheiten.

vorliegende Arbeit weniger. In normalen Zeiten ist die Atmosphäre + geladen gegenüber der Erde. Die Potentialdifferenz beträgt durchschnittlich 100 Volt pro m. Stellen wir uns also einen Baum von 20 m Höhe vor, so besteht zwischen Wipfel und Wurzel desselben eine mittlere Potentialdifferenz von 2000 Volt, wofern sich die Potentialebenen nicht über den Wipfel des Baumes erheben. Auf alle Fälle werden aber die Baumkronen durch den in höheren Regionen meist herrschenden Luftzug leicht in eine Atmosphäre von ganz abweichendem Potential gebracht werden. — Die Potentialdifferenz schwankt auch im Lauf des Tages, sowie des Jahres und zwar derart, daß die Kurven denjenigen der Leitfähigkeit ungefähr entgegengesetzt verlaufen. Die Potentialdifferenzen sind nachts am geringsten, im Lauf des Tages am größten, und die Jahreskurve fällt vom Winter zum Sommer ab (Siehe die Kurve von Davos und Potsdam).

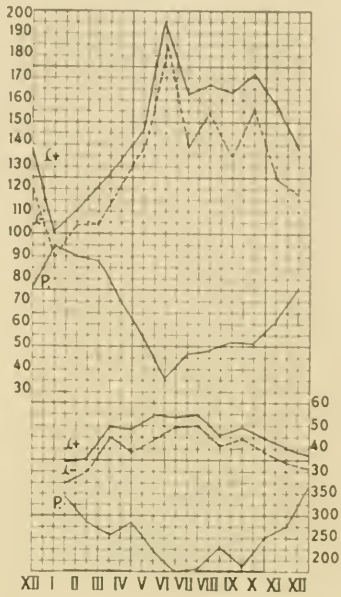

Abb. 20. Jahreskurve der Leitfähigkeit der Atmosphäre λ + u. λ — u. des luftelektrischen Potentialgefälles P nach Monatsmitteln. Die 3 oberen Kurven kopiert aus Dorno: »Studie über Licht und Luft im Hochgebirge« Fig. 11. 1 Teilstrich = 10×10^{-6} E. S. E. bzw. Voltmeter. Die 3 unteren Kurven aus den »Ergebnissen der meteorologischen Beobachtungen in Potsdam« im Jahre 1911, S. XVIII, Fig. 6.

Da die folgenden Untersuchungen an Bohnenpflanzen in geschlossenen Räumen — Keller, Zimmer oder Gewächshaus — ausgeführt wurden, kamen die Potentialdifferenzen nicht in Betracht, denn die Potentialebenen passen sich den Erhebungen der Erdoberfläche an, so daß im Innern eines Gebäudes keine Spannungsunterschiede der verschiedenen Luftschichten bestehen. Es konnte also nur die Leitfähigkeit der Atmosphäre von Einfluß sein für die Bewegungen,

und ein Vergleich der Leitfähigkeitskurve mit der Normalkurve eines Bohnenblattes im Dunkeln (s. Kurve 177, S. 616) zeigt auch eine große Ähnlichkeit beider. Hier wie dort liegt das Maximum in den frühen Morgenstunden, das Hauptminimum vormittags. Die folgenden Versuche sollen nun entscheiden, ob diese Ähnlichkeit der Kurven auf einem kausalen Zusammenhang beruht.

VIII. Einfluß der Elektrizität auf die periodischen Bewegungen der Bohnenblätter.

a) Versuche mit etiolierten Pflanzen.

Nachdem aus den soweit mitgeteilten Versuchen hervorgegangen war, daß keiner der bisher beachteten Reize verantwortlich zu machen ist für den zeitlichen Verlauf der Schlafbewegungen der Phaseolusblätter, dagegen eine große Ähnlichkeit der normalen Dunkelkurve eines Bohnenblattes mit der Kurve der elektrischen Leitfähigkeit der Atmosphäre festgestellt wurde, ergab sich die Frage, in welcher Weise ein innerer Zusammenhang dieser beiden Erscheinungen bestehen könnte. Die Überlegung, daß, wenn die Bewegungen der Blätter durch die Leitfähigkeit der Atmosphäre reguliert wurden, die Pflanze auf einem Potential sein müsse, das dem der Atmosphäre nicht ganz gleich kam, war der Ausgangspunkt für meine ersten Versuche.

Ich gebe die Kurve des ersten Vorversuches wieder, aus der am besten hervorgeht, daß etwas Richtiges meinen Vermutungen zugrunde lag (Abb. 21). Es handelte sich um eine etiolierte Pflanze, und der Versuch wurde auch weiter im Dunkelzimmer ausgeführt. Da die Bohne gesund aussah, und es sich nur um einen Vorversuch handelte, so hatte ich von dem Blatt zunächst keine Normalkurve schreiben lassen. Die Pflanze wurde gleich auf mehrfachen Glasunterlagen, die jeweils durch Korkfüßchen getrennt waren, in einer großen Zinkwanne mitsamt dem Registrierapparat aufgestellt. Die Zinkwanne selbst stand auch auf Glas und Korkfüßen isoliert. Zum Schluß wurde ein großes Drahtgitter über die Apparatur gestülpt und so in die Zinkwanne gesetzt, daß Drahtnetz und Wanne überall leitend verbunden, aber isoliert von der Pflanze im Innern waren. Durch

Anschluß an die Gasleitung wurde das Gitter geerdet. Auf diese Weise wollte ich verhindern, daß die elektrische Ladung der Atmosphäre zu der Pflanze gelangen konnte. Der Versuch begann am 15. I. abends. Am nächsten Morgen $9^1/_2$ Uhr hatte das Blatt eine deutliche, wenn auch verspätete Schlafbewegung eingeleitet. Ich nahm daher das Gitter auf, goß die Pflanze und leitete vorübergehend durch eine Drahtverbindung von der Blattspitze und dem Topf zu dem Gitter die auf der Pflanze

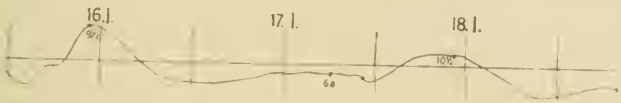

Abb. 21. Kurve 84. Etiol. Phas. mult. Basel. 15.—19. I. 14. Dunkelzimmer. Temp. 18—19°. Hebel $8^1/_2$: $12^1/_2$. Pfl. am 15. I. isoliert stehend in weitmaschigem, geerdeten Drahtgitter aufgestellt. 16. I. neu angesetzt u. den Topf einige Minuten mit dem Drahtgitter verbunden u. so etwa vorhandene statische Elektrizität abgeleitet. Dann Pfl. im Innern des Gitters isoliert stehend belassen bis zum 17. I. 6 a. Hierauf Gitter fortgenommen u. Drahtverbindung von der Erde zur Pfl. hergestellt. Um $10^1/_2$ ab. auch von der Blattgabel zur Erde eine Verbindung angelegt. So bis zum Schluß.

etwa vorhandene Elektrizität ab. Der Erfolg schien nunmehr die Richtigkeit meiner Annahme zu bestätigen. Die Bewegung blieb am 16./17. I. nachts aus, setzte aber wieder ein, als ich am 17. I., 6 Uhr abends, das Gitter fortnahm und den Topf leitend mit der Erde verband. Die Bewegung, die nun zustande kam, war zwar geringer als die frühere, auch zeitlich verschoben, aber sie war doch nach Beseitigung des Gitters und Wiederherstellung der Erdverbindung wiedergekommen.

Dieser Versuch wurde nun sehr oft wiederholt, doch will ich weiter keine der sehr zahlreichen Kurven wiedergeben, da ich keine einheitlichen Resultate erhielt. Eine vorübergehende Störung in den Bewegungen war zwar fast ausnahmslos zu merken; aber nur in einigen Fällen gaben die Pflanzen ihre periodischen Bewegungen allmählich ganz auf, in anderen Fällen dagegen erholten sie sich scheinbar schnell von diesem Eingriff. Den Grund für dieses ungleichartige Verhalten glaube ich aus anderen

Versuchen später erkannt zu haben. Bei wiederholten Störungen nimmt die Regulationsfähigkeit der Pflanze augenscheinlich ab, da ein schon geschwächtes Exemplar einen schädigenden Eingriff schwerer überwindet als eine weniger abgenutzte Pflanze. Die plötzliche Veränderung des Potentials durch das Ableiten bedeutet aber jedesmal einen Energieverlust für die Pflanze. So war es wohl ein glücklicher Zufall, daß der Versuch 84 gleich so schlagend gelang. Es war mir schon oft aufgefallen, daß ein Anfassen des Topfes oder des Blattes, selbst ein längeres Verweilen in der Nähe der Pflanzen häufig in der von dem Blatt aufgezeichneten Kurve eine vorübergehende Störung aufwies, oder, wie ich in dem methodischen Teil berichtete, zu einer Deformation des Blattes führte. Den Topf der Pflanze Nr. 84 hatte ich nun an zwei Tagen am 15. und 16. beim Aufstellen wiederholt angefaßt, mich auch längere Zeit in der Nähe der Pflanze aufgehalten, sie war also jedenfalls ohnehin schon in ihrem gewöhnlichen Gang gestört gewesen. Später, als ich die durch meine Gegenwart hervorgerufenen Fehler mehr vermied, führten die Ableitungsversuche nie mehr zu einem schnellen, vollständigen Unterdrücken der Bewegung. — Übrigens hat auch Klebs einen schädlichen Einfluß auf das Wachstum der Blätter von Albizzia durch Anfassen feststellen können.

Ein anderer Beweis dafür, daß das Anfassen des Topfes eine Rückwirkung hat auf die Bewegungen der Blätter, sehe ich auch darin, daß ich bei den etiolierten Pflanzen meist schon wenige Stunden nach dem Aufstellen erkennen konnte, ob die Blätter überhaupt imstande waren, normale Schlafbewegungen auszuführen oder nicht. Es setzte alsdann, ganz gleichgültig zu welcher Tageszeit die Pflanze aufgestellt wurde, zunächst eine Hebebewegung des Blattes ein, und erst durch die Senkbewegung am Abend oder in der Nacht wurde der normale Rhythmus wieder erreicht. Da Nr. 84 erst nachts 11 Uhr aufgestellt wurde, so war der normale Gang der Bewegungen bei dieser Pflanze wohl besonders stark gestört.

Die Erfahrung, daß eine Pflanze »entladen« werden konnte, oder daß wenigstens ihre Ladung durch Ableitung zu verändern war, regte die Frage an: »Wie kommt die Pflanze auf ein Potential, das abweicht von dem ihrer Umgebung.« Der

Grund hierfür kann in verschiedenen Ursachen gesucht werden: 1. Wäre ein »Aufladen« der Pflanze denkbar durch die Ionenaufnahme der Wurzel (Czapek 1915, S. 97). 2. Könnten bei den Stoffwechselvorgängen in den Blättern, Assimilation und Atmung, elektrische Vorgänge mitsprechen, und durch Abgabe von Ionen an die Atmosphäre oder Aufnahme aus derselben die Pflanze sich aufladen und damit in ein Abhängigkeitsverhältnis von der Luftelektrizität gelangen. 3. Wäre es auch nicht ausgeschlossen, daß nur durch die physikalisch-chemischen Prozesse innerhalb des Pflanzenkörpers lokale Spannungsunterschiede hervorgerufen werden. In all diesen Fällen müßte das Resultat eine Potentialdifferenz zwischen Pflanze und Erdoberfläche sowie zwischen der Ladung der Pflanze und derjenigen der Atmosphäre sein. Natürlich ist auch ein Zusammenfallen von zwei oder allen drei der erwähnten Ursachen zu denken. Wie dem auch sei, das Resultat müßte die Existenz elektrischer Ströme in der Pflanze sein.

Diese elektrischen Ströme sind durch verschiedene, meist ältere Arbeiten, zweifellos nachgewiesen. Ich verweise auf die Zusammenstellung der einschlägigen Literatur bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2, S. 869. Nach den Untersuchungen von Klein (1898) ist der »normale Strom« derjenige, der vom Stengel zum Blatt geht, doch nimmt er bisweilen auch die entgegengesetzte Richtung an.

Trotz des Nachweises von elektrischen Strömen in den Pflanzen und trotz der Erkenntnis des Ineinandergreifens von elektrischen Vorgängen mit chemischen Umsetzungen, sind die Beobachtungen über die Pflanzenelektrizität erstaunlich wenig verarbeitet worden. Nehmen wir die Elektrophysiologie von Biedermann, 1895, oder die Elektrobiologie von Bernstein (1912) zur Hand, den Pflanzen ist nur ein bescheidener Platz neben den Erfahrungen im Tierreich eingeräumt, und hauptsächlich sind es die Untersuchungen an reizbaren Organen von Burdon Sanderson (1882, 1888, 1889), Munk (1876, usw.), die bei Besprechung der elektrischen Erscheinungen bei Pflanzen immer wieder herhalten müssen.

Im Hinblick auf die verschiedenen Möglichkeiten für das Zustandekommen einer elektrischen Eigenladung der Pflanze

untersuchte ich zunächst, ob die Tätigkeit der Wurzeln dabei beteiligt ist. Sollte dieses der Fall sein, so war ein vollständiges Ausschalten dieses Vorgangs natürlich unmöglich, würde die Pflanze auch zweifellos stark schädigen. Es war aber möglich, zu untersuchen, ob eine Hemmung der elektrischen Vorgänge in der Erde Störungen im Organismus der Pflanze zur Folge hatte. Solch eine Hemmung war herbeizuführen, indem der Topf von der leitenden Erdoberfläche durch eine isolierende Schicht getrennt wurde. Fand durch die Ionenaufnahme der Wurzeln eine Trennung der Elektrizitäten zwischen Erde und Pflanze statt, so mußte die Folge sein, daß Erde und Topf sich allmählich in dem einen Sinn auflud, die Pflanze in dem entgegengesetzten, wofern nicht eine entsprechende Aufnahme von Kationen und Anionen durch die Wurzeln stattfand. — War ein Abfließen der Ladung des Topfes oder eine Zufuhr von Elektrizität durch eine Isolation verhindert, so war anzunehmen, daß einer wachsenden Spannungsdifferenz zwischen Pflanze und Erde andere eingreifende Reaktionen allmählich einen Widerstand entgegensetzten und ein weiteres Steigen dieses Spannungsunterschiedes dadurch verhindert würde. Ferner war es wahrscheinlich, daß eine derartige Störung der Stoffwechselvorgänge auch in den Bewegungen der Blätter zum Ausdruck kommen würde.

Dies war bei den meisten derartigen Versuchen der Fall. Kurve 101 a und b, 2 Ausschnitte der Bewegungskurve derselben Pflanze, sind ein Beleg hierfür (Abb. 22 u. 23). Die Bohne war am 21. II. 14 im Dunkelzimmer aufgestellt worden und zeigte große Bewegungsfähigkeit. Am 22. II., also am Tage nach dem Beginn des Versuches, wurde eine isolierende Schicht — ein Glasteller — unter den Topf geschoben. Der Gang der Bewegungen zeigte alsbald eine Störung an, die Größe der Ausschläge wurde stark vermindert. Der reproduzierte Ausschnitt der Kurve beginnt am 22. II. mittags. Die Bewegungen waren schwach und unregelmäßig. Am 24. morgens $9^1/_2$ Uhr wurde die Isolationsschicht entfernt. Sofort setzte eine erhöhte und regelmäßige Bewegungstätigkeit ein. Die Unterbrechung der Kurve am 25. ist durch den Beginn einer neuen Kurvenrolle veranlaßt. Am 26. morgens $9^1/_2$ Uhr wurde die Pflanze abermals in gleicher Weise

isoliert. Die Bewegungen wurden darauf immer schwächer, der normale Rhythmus blieb jedoch bis zum 4. III. Dann war nur noch eine Andeutung desselben zu beobachten. Am 6. $9^1/_2$ Uhr wurde noch einmal die Isolation fortgenommen. Die Bewegungen des Blattes wurden sofort wesentlich ausgiebiger.

Abb. 22. Kurve 101 a. Etiol. Phas. mult. Basel. 22.—26. II. 14. Dunkelzimmer. Temp. 19—21°. Hebel $7^1/_1$—$8^1/_2$. 22. II. $10^1/_2$—24. II. $9^1/_2$. Pfl. durch Kork u. Glasfuß vom Boden her isoliert. 24. II. $9^1/_2$ Isolation fortgenommen. Stengelbasis geerdet. 25. II. Unterbrechung der Kurve durch Auflegen einer neuen Papierrolle verursacht.

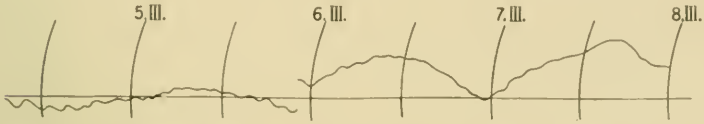

Abb. 23. Kurve 101 b. Etiol. Phas. mult. Basel. 4.—8. III. 14. Dunkelzimmer. Temp. 19—21°. Hebel $7^3/_4$—$8^1/_2$. Blatt hatte vom 24. II. an sehr regelmäßige Schwingungen ausgeführt. 26. II. Pfl. zum 2. Mal durch Kork u. Glasfuß isoliert. Die Bewegungen nahmen allmählich an Ausmaß ab. Obige Kurve vom 4.—6. III. 10 m. sind die letzten Tage aus dieser Periode. 6. III. 10 m. Isolation entfernt, Stengelbasis geerdet.

War auf Grund dieser Resultate nicht zu zweifeln, daß die Pflanze an dem Ausgleich der Elektrizität zwischen Boden und Atmosphäre beteiligt ist, so war damit zwar eine Wahrscheinlichkeit für die Abhängigkeit der Pflanze von der atmosphärischen Elektrizität gegeben, aber nicht der Beweis, daß es die Schwankungen derselben sind, die die Blattbewegungen regulieren. Um den Nachweis hierfür zu liefern, mußte die Pflanze von der Luftelektrizität abgesperrt werden. Dies war bis zu einem gewissen Grad, keineswegs aber wohl vollständig zu erreichen durch ein mit der Erde verbundenes Gitter, das die Versuchspflanze

vollständig umgab, von dem sie aber durch eine isolierende Schicht getrennt wurde. Ich wählte die bei dem Versuch 84 besprochene Aufstellung und zunächst auch dasselbe weitmaschige Gitter. So entstand Kurve 148 (Abb. 24). Das Nachlassen der Regelmäßigkeit der Bewegungen, nachdem das Gitter geerdet worden war, zeigt bald eine Störung an. Schon vom 3. Tage an ist von einer Periodizität nichts mehr zu merken. Sie kommt jedoch deutlich wieder zum Vorschein, nachdem die Pflanze am 15. VI. aus dem Gitter herausgenommen und direkt auf den Zementfußboden gesetzt wurde. — Ich habe später den Versuch mehrfach in der Weise wiederholt, daß ich die Bohne schon innerhalb eines geerdeten und nicht nur innerhalb eines isolierten Gitters wie Nr. 148 isoliert stehend aufzog und innerhalb dieses Gitters dann auch die Kurve schreiben ließ. Obgleich sich die Blätter bei dieser Behandlung ganz gut entwickelten, so zeigten sie doch niemals später eine kräftige Bewegungstätigkeit. Meist waren sie ganz starr, oder es waren nur schwache periodische Bewegungen zu erkennen, die sehr bald ganz aufhörten. Das Auftreten dieser schwachen Bewegung trotz des dauernden Absperrens der Pflanze von der Luftelektrizität und trotz der isolierenden Schicht zwischen dem Topf und der Erdoberfläche kann sich daraus erklären, daß die Oberfläche von Glas nicht unerheblich die Elektrizität leitet und auch das Gitter kaum genügen dürfte, die elektrischen Strahlen gänzlich von der Pflanze fernzuhalten. Dies Resultat ist daher kein Beweis gegen die Richtigkeit meiner Annahme, daß die Bohnenblätter nur dann imstande sind, periodische Bewegungen auszuführen, wenn ihre Wurzeln mit der Erde oder irgendeiner Quelle elektrischer Energie verbunden sind, und die Blätter unter dem direkten Einfluß der periodischen Schwankungen der Luftelektrizität stehen.

Wie einflußreich trotz der Unvollkommenheit die Isolation durch den Glasteller ist, zeigt sich, wenn derselbe während eines Versuches innerhalb eines geerdeten, also mit der O-Leitung verbundenen Gitters entfernt wird. In den meisten Fällen ging dann das Blatt sehr bald zugrunde, indem die Spreite sich krampfartig einrollte, wie ich es im Kapitel 2 beschrieben habe.

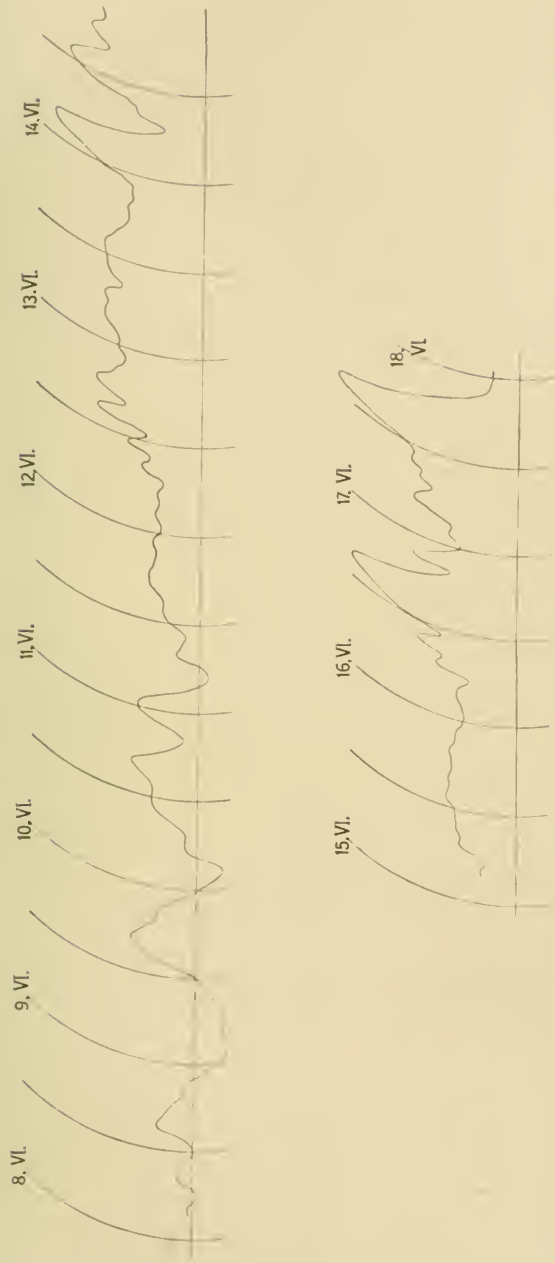

Abb. 24. Kurve 148. Etiol. amerikan. Phas. mult. Basel. 8.—18. VI. 14. Dunkelzimmer. Im isolierten (nicht geerdeten), weitmaschigen Gitter isoliert stehend erzogen. 8.—15. VI. im weitmaschigen, geerdeten Gitter. 15.—18. VI. Pfl. ohne Gitter auf dem Fußboden stehend.

Offenbar können die etiolierten Pflanzen so starke Schwankungen in ihrem elektrischen Ausgleich nicht vertragen. Nr. 153 (Abb. 25) überstand aber den Wechsel. Nach Entfernung des Glastellers am 18. VI. wurden die Bewegungen stärker, vom 20. VI. an sogar sehr kräftig, zeitlich waren sie aber nicht mehr normal orientiert. Übrigens ist bei etiolierten Blättern das Auftreten besonders kräftiger Bewegungen meist das Anzeichen für das Degenerieren des Blattes. Leider wurde Nr. 153 nicht länger beobachtet, ich nehme aber gerade wegen der Größe der Ausschläge an, daß dies Blatt auch noch im Lauf des 22. VI. zugrunde gegangen wäre, den Eingriff also auch nicht lange überstanden hätte.

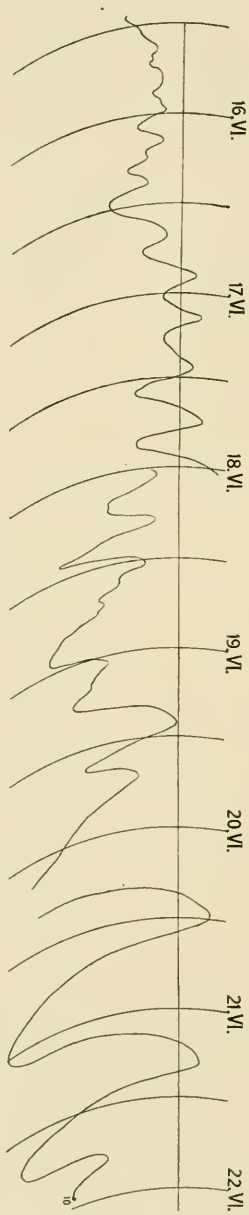

Abb. 25. Kurve 153. Etiol. Phas. mult. 12.—22. VI. 14. Basel. Temp. 19—20°. Hebel 10½—11¾. Dunkelzimmer. Pfl. hatte vom 12.—15. VI. 11½ Normalkurve geschrieben. 15. VI. 11½—18. VI. 12½ Pfl. isoliert im geerdeten Gitter aufgestellt. 18. VI. 12½—22. VI. 10 Pflanze nicht isoliert im geerdeten Gitter.

Augenscheinlich bedürfen also die Bohnenpflanzen für die normale Bewegungstätigkeit ihrer Blätter einer Zufuhr von Elektrizität zu den Wurzeln oder einer Ableitung derselben. Ich versuchte daher, die regelmäßige Bewegungstätigkeit trotz der Isolation durch gleichzeitiges, konstantes Aufladen des Topfes zu erhalten. Leider konnte ich zu diesem Versuch nur ein Element von 1 Volt Spannungsdifferenz oder die +-Stadtleitung von 220 Volt anwenden. Die Spannung des Elementes war entschieden reichlich schwach,

zeigte aber doch in einigen Fällen sehr deutlich eine günstige Wirkung.

Nr. 96 (Abb. 26) z. B. hatte, wie die Normalkurve vom 7. bis 9. zeigt, keine normale Bewegungsfähigkeit. Diese stellte sich aber sehr bald ein, nachdem ich am 9. II. mittags den —-Pol des Elementes in die Erde des Topfes gesteckt und den + Pol in der

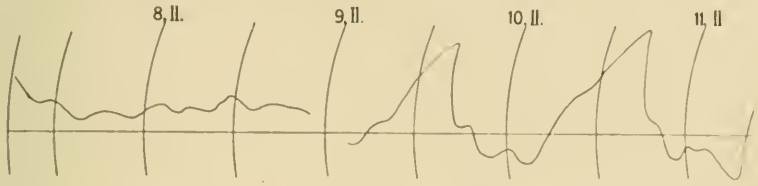

Abb. 26. Kurve 96. Etiol. Phas. mult. Basel. 7.—11. II. 14. Dunkelzimmer. Hebel $8^1/_4$—$11^3/_4$. 7.—9. II. Normalkurve. Sehr junges Blatt. 9. II.—10. II. $4^1/_2$. Schwaches Element angelegt. — Pol in der Erde; + Pol am Stengel, in der Nähe des Blattgelenkes befestigt. Topf von der Erde durch Glasuntersatz isoliert.

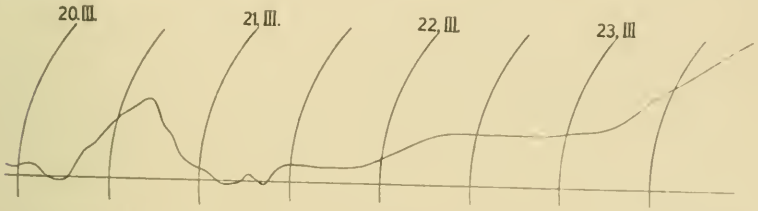

Abb. 27. Kurve 253. Etiol. Phas. mult. Basel. 20.—24. III. 16. Dunkelzimmer. Temp. 18°. Hebel 9:9,5. 20.—21. III. $12^1/_2$. Normalkurve. 21. III. $12^1/_2$—22. III. $9^1/_2$. Pflanze dauernd auf + 220 Volt geladen. 22. III. $9^1/_2$.—Schluß ohne Ladung. Das Blatt rollt sich am 23. auf.

Nähe des Blattgelenkes an die Pflanze angelegt hatte. Daß es sich hier nicht nur um einen Reiz durch den schwachen elektrischen Strom handelte, zeigt sich darin, daß die Bewegungstätigkeit erhalten blieb auch nach Entfernung des Elementes am 10. II. $4^1/_2$ Uhr nachmittags.

Das Aufladen mit der + 220 Volt betragenden Spannung der Stadtleitung war für die etiolierten Pflanzen im Gegensatz zu den Versuchen mit grünen Pflanzen schädlich. Die Bewegungen wurden wie bei Nr. 253 (Abb. 27) nach dem Aufladen eingestellt, und die Blätter gingen dann nach Entfernung der elektrischen

Leitung zugrunde, was bei Nr. 253 durch das Aufschnellen der Kurve am 23. angezeigt ist.

Wesentlich befriedigender waren die Versuche, bei denen die Pflanzen innerhalb eines dauernd auf + 220 Volt geladenen Gitters standen. Kurve 159 (Abb. 28) stammt von einer solchen Pflanze. Sie stand vom 8. VII. an isoliert in einem engmaschigen, + geladenen Gitter. Bei den späteren Versuchen waren die Gitter aus der feinsten, verzinnten Drahtgaze, die zu erhalten war, hergestellt. Die Regelmäßigkeit der Bewegungen läßt bei diesem wie bei den entsprechenden Versuchen nichts zu wünschen übrig.

Abb. 28. Kurve 159. Etiol. Phas. mult. Basel 6.—17. VII. 14. Dunkelzimmer der physikal. Anstalt. Temp. 16—18°. Hebel 9½—12. 6.—8. VII. 9¼ Normalkurve, 8.—14. VII. 6½ isoliert im + 220 Volt Gitter.

Die Wirkung eines — geladenen Gitters zeigte sich in den Resultaten nicht ganz gleichartig. In 5 Fällen wurden die Bewegungen am 2. oder 3. Tage eingestellt. In 2 Fällen blieben die Pflanzen nur je 1 Tag im Gitter, wobei in einem Fall (es handelt sich ausnahmsweise um eine Wasserkultur) der Ausschlag sogar größer wurde. Auch in der reproduzierten Kurve Nr. 154 (Abb. 29) scheint die Wirkung des — - Gitters für die Größe der Ausschläge eher günstig zu sein. Die zeitliche Orientierung der Bewegungen litt aber auch bei dieser Pflanze, und dieser Zustand blieb auch bestehen, nachdem die Bohne am 16. VI. morgens $9^1/_2$ Uhr aus dem Gitter herausgenommen, aber durch einen Glasteller von dem Erdboden isoliert aufgestellt wurde. Am ersten Tage nach dieser Veränderung am 17. wurde die Bewegung zur normalen Zeit ausgeführt. Dann verlief sie in den folgenden Tagen jeweils etwas schneller als in 24 Stunden, so daß am 19. der Rhythmus gegenüber dem normalen gerade invers war.

Schließlich seien noch zwei Kurven besprochen, bei denen

die Pflanze schon in dem + 220-Gitter groß gezogen waren. Nr. 249 (Abb. 30) kam dann mit Beginn der Kurve in das O-Gitter. Wir sehen, wie die Bewegungen regelmäßig kleiner wurden, und das ursprüngliche Ausmaß erst wieder erreichten, als die Pflanze aus dem Gitter herausgenommen und auf die Erde gesetzt wurde. — Bei Nr. 247 (Abb. 31) blieb die Pflanze in dem +-Gitter, doch

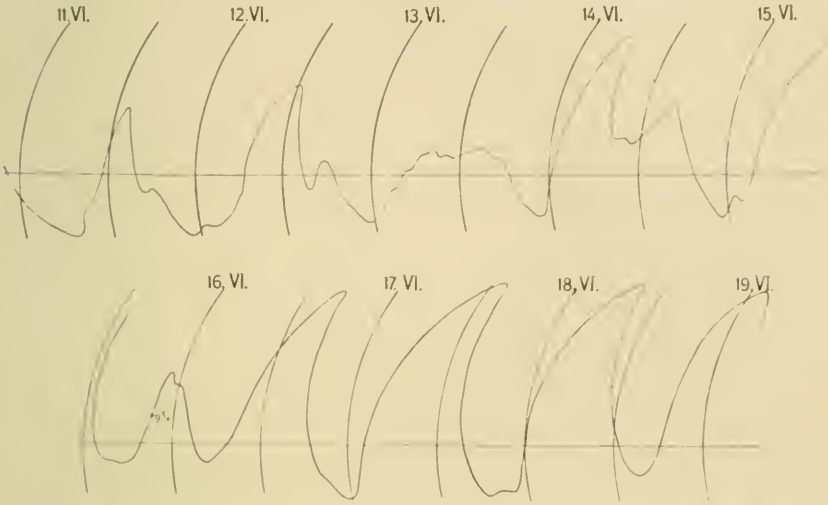

Abb. 29. Kurve 154. Etiol. Phas. mult. Basel. 11.—19. VI. 14. Hebel 8½ : 10½. Temp. 19 : 22°. Dunkelzimmer. 11.—12. VI. 12½. Normalkurve. 12. VI. 12½.—16. VI. 9¼. Pfl. isoliert stehend innerhalb eines — 220 Volt geladenen Gitters. 16. VI. 9¼—Schluß Gitter entfernt, aber der Topf blieb auf dem Glasuntersatz.

wurde nach zwei Tagen die Isolation zwischen Topf und Gitter entfernt. Die Bewegung blieb bestehen, auch in ihrer Regelmäßigkeit, doch hat die Kurve von dem Augenblick an einen ganz anderen Charakter. Sie nimmt den ursprünglichen wieder an, als der Topf ohne Gitter direkt auf dem Fußboden stand.

Aus diesen Versuchen entnehme ich, daß elektrische Vorgänge nicht nur für das Zustandekommen, sondern auch für die Regulation der Bewegungen maßgebend sind. Weiter muß ich folgern, daß elektrische Vorgänge stattfinden auf der Grenze Wurzel-Erde, andererseits aber auch auf der Grenze Pflanze-Atmosphäre. Zu dem letzten Schluß glaube ich berechtigt zu

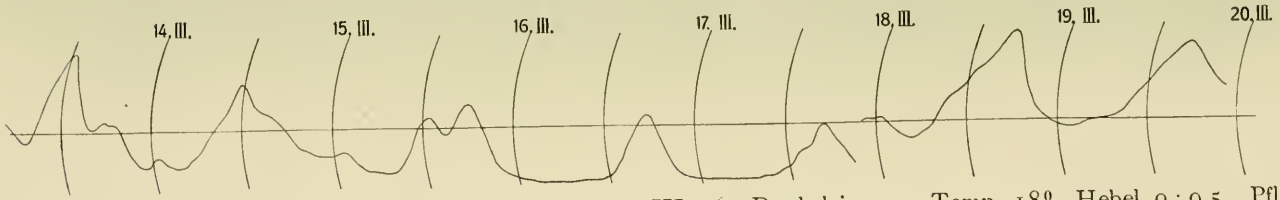

Abb. 30. Kurve 249. Etiol. Phas. mult. Basel 13.—20. III. 16. Dunkelzimmer. Temp. 18°. Hebel 9 : 9,5. Pfl. isoliert stehend im + 220 Gitter erzogen, schrieb die Kurve vom 13.—18. III. 9½ isoliert stehend im 0 Gitter. 18. III. 9½—20. III. ohne Gitter, Topf auf dem Fußboden.

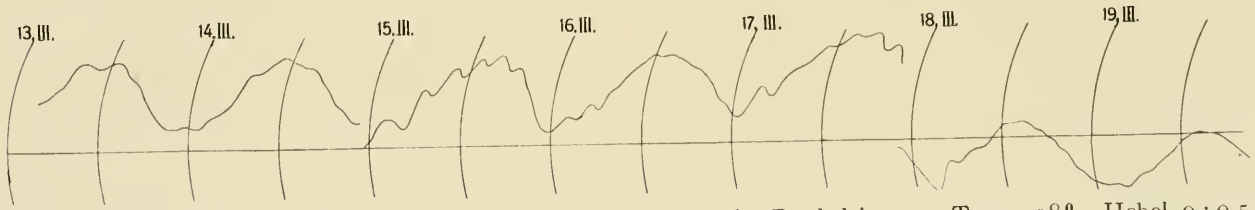

Abb. 31. Kurve 247. Etiol. Phas. mult. Basel 13.—20. III. 16. Dunkelzimmer. Temp. 18°. Hebel 9 : 9,5. Pfl. isoliert stehend im + 220 Volt Gitter erzogen, schrieb so die Kurve vom 13.—15. III. 10¼. 15. III. 10¼—18. III. 9½ im gleichen Gitter nicht isoliert. 18. III. 9½—20. III. 9 Pfl. stand direkt auf dem Fußboden ohne Gitter.

sein durch den Versuch 249. Die Pflanze war isoliert stehend in einem +-Gitter erzogen. Sie blieb auch ferner isoliert stehen, das Gitter wurde aber mit der O-Leitung verbunden. Die Bewegungen gingen alsbald stark zurück. Es fand also nur eine Veränderung der Ladung der umgebenden Atmosphäre statt. Mit Elster und Geitel (1900) müssen wir annehmen, daß ein isoliert stehender lebloser Körper im Innern eines geladenen Gitters sich mit der Zeit durch die Ionenwanderung in der Atmosphäre aufladet, und zwar in einem +-Gitter wird der Körper — geladen, in einem —-Gitter allmählich +.

Da die Intensität der Leitfähigkeit für +- und —-Elektrizität in der Atmosphäre zeitlich ungefähr parallel geht, nur quantitativ verschieden ist, so bleibt die Frage offen, ob es der Ausgleich der +- oder der —-Elektrizität zwischen Pflanze und Atmosphäre ist, durch die diese zeitliche Regulation bewirkt wird. Auf Grund der zeitlichen Störungen in Nr. 154, wo die Pflanze in einem negativen Gitter stand, also die negativen Ionen der Atmosphäre an die +-geladene Pflanze hereinkommen konnten, will ich noch keine Entscheidung treffen.

Bei den sich nun anschließenden Versuchen mit grünen, normalen Pflanzen, die sich technisch durch die Arbeit im Hellen, mit gleichmäßigerem, gesunden Material sehr viel einfacher gestalten, als die Versuche mit etiolierten Pflanzen im Dunkelzimmer, wird die Analyse des Vorganges der Blattbewegungen durch den hinzutretenden Faktor der Assimilation noch schwieriger. Ein Vergleich der Resultate entsprechender Versuche aus den beiden Versuchsreihen ermöglicht indes weitere Schlüsse.

b) Versuche mit grünen Pflanzen.

Nach den Untersuchungen von Klein (1898) sind die elektrischen Ströme in der Pflanze von der Assimilation, nach Haake (1892) von der Assimilation und der Atmung abhängig. Aus einer Gegenüberstellung gleichartiger Versuche mit grünen und etiolierten Bohnen ergibt sich auch, daß bei der Assimilation ein Austausch von Elektrizität irgendeiner Art stattfinden muß.

Zu den Versuchen im Tageslicht stand mir zunächst wäh-

rend der Ferien der luftige Hörsaal mit einer + 220-, einer — 220-Volt und einer O-Leitung zur Verfügung. Die Temperatur hielt sich in dem Raum annähernd konstant. Die meisten Versuche wurden dann später in einem eigens dazu hergerichteten großen, luftigen Zimmer im 2. Stock des Basler Institutes mit Nord- und Ostfenster durchgeführt. Endlich wurden einige wenige Versuche in dem Gewächshaus aufgestellt, in dem die Pflanzen herangezogen wurden. In allen drei Räumen war das Wachstum der Bohnen durchaus normal und sehr kräftig, nur in den Monaten November, Dezember waren die Pflanzen schwächlicher und daher auch viel geneigter, auf Störungen zu reagieren. Im Januar wurden keine Versuche gemacht, und im Februar hatte sich schon das kräftige Frühjahrswachstum wieder eingestellt.

Eine Normalkurve schicke ich diesem Abschnitt nicht voran. In den Arbeiten von Pfeffer (1907 und 1915) sind mehrere derartige Kurven wiedergegeben, die mit den von mir aufgegenommenen im ganzen übereinstimmen. Zudem ist bei den meisten Versuchen ein oder mehrere Tage Normalkurve vor der eigentlichen Versuchskurve zum Vergleich wiedergegeben.

Die Normalkurven der grünen Blätter unterscheiden sich von denen der Dunkelblätter hauptsächlich dadurch, daß die Bewegungen schneller ausgeführt werden, und da das Maximum des Ausschlages nachts bei den grünen und etiolierten Pflanzen ziemlich auf dieselbe Zeit fällt, meist zirka 4 Uhr morgens, so bleiben für die grünen Blätter mehrere Tagesstunden, in denen sie um eine mittlere Gleichgewichtslage oscillieren (Kurve 204, Abb. 38, S. 659) oder meist nur 1 bis 2 Schwingungen ausführen.

Auf Grund der Versuche Pfeffers (1907, S. 363) über den Heliotropismus der Blattgelenke arbeitete ich im allgemeinen nur mit Pflanzen, deren Gelenke beider Blätter durch Umhüllung mit Watte und ein Wickel eines schmalen Stanniolstreifens verdunkelt waren. Die Verdunkelung des Gelenkes ist bei der Beschreibung der Kurven nicht besonders hervorgehoben, sondern im Falle es einmal nicht geschah, ist dies extra bemerkt worden.

Der Einfluß der Isolation des Topfes durch einen Glasuntersatz war auch bei den grünen Pflanzen deutlich wahrzunehmen.

Im Winter war die Wirkung so ausgesprochen, daß ein unbefangener Beobachter die Pflanzen sofort herausfand, die 1 bis 2 Tage mit einem Glasuntersatz gestanden hatten. Da gewöhnlich sechs Versuche gleichzeitig angesetzt wurden, so waren immer mehrere Versuchspflanzen und mehrere Kontrollen, eine Zufälligkeit also wohl ausgeschlossen. Die Blätter bekamen ein krankes, schlaffes Aussehen, und die Blattrippen bogen sich, wie die Rippen eines aufgespannten Schirmes, auch wenn die Spreite vorher schön plan ausgebreitet gewesen war. In der Bewegungskurve kam die Wirkung der Isolation im Winter meist zur Geltung wie bei Nr. 212 (Abb. 32). In den Frühjahrs- und Herbstmonaten dagegen scheinen die Pflanzen durch ihr kräftigeres Wachstum diese Störung ohne merkliche Beeinflussung der Bewegung zu überwinden.

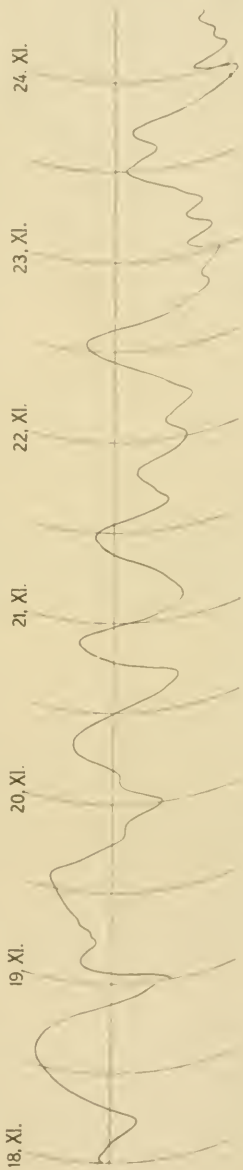

Abb. 32. Kurve 212. Grüne Phas. mult. Basel 18.—27. XI. 15. Lab. 2 St. Temp. 13—14°. Hebel 10,5 : 13,5. 18.—19. XI. 11 m. Normalkurve. 19.—27. XI. Glasuntersatz. 21. XI. 12—24. XI. 10¾ Topf dauernd auf — 220 Volt geladen.

Ein ganz abweichendes Resultat gegenüber den Dunkelpflanzen gaben die Versuche, bei denen der Topf, isoliert ohne Gitter aufgestellt, dann aber durch dauernden Anschluß an die Stadtleitung auf + oder — 220 Volt geladen wurde. No. 220 (Abb. 33) schrieb vom 5.—6. XII. die Normalkurve. Am 6., 11 Uhr vormittags, wurde der Topf durch einen Glasteller isoliert. Die Kurve wird unregelmäßig und bekommt ihren festen Rhythmus erst wieder, nachdem am 10. XII., 11 vormittags, der Topf dauernd auf + 220 Volt aufgeladen wurde. Daß die tiefste

Senkung des Blattes schon etwa um Mitternacht eintrat, habe ich bei verschiedenen Pflanzen gerade in den Tagen beobachtet, es ist also wohl nicht als eine Folge des Aufladens anzusehen.

Auch ein Aufladen mit —-Elektrizität befördert die Periodizität der Bewegungen, vielleicht sogar noch kräftiger und nachhaltiger als es die +-Ladung tut. Ein Beispiel vieler gleichartiger Versuche ist Kurve 212 (Abb. 32). Nachdem die Pflanze bis zum 19. mittags ihre Normalkurve aufgezeichnet hatte, wurde

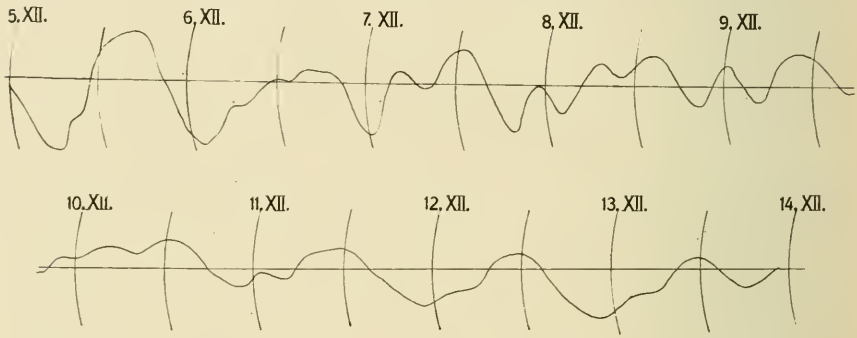

Abb. 33. Kurve 220. Grüne Phas. mult. Basel. 5.—14. XII. 15. Lab. II. St. Temp. 15—17°. Hebel 9 : 9,5. 5.—6. XII. Normalkurve. 6. XII. Glasuntersatz. 10. XII. 11.—13. XII. 10½. Topf auf + 220 Volt geladen. 13. XII. 10½—14. XII. Topf blieb auf dem Glasteller, aber ohne Ladung.

der Glasteller unter den Topf geschoben. Die Kurve wird alsbald unregelmäßig. Nach dem Aufladen vom 21. mit —-Elektrizität wurden die Bewegungen wieder regelmäßiger, und sie blieben dann auch periodisch bis zum Schluß des Versuches am 27., nachdem die Leitung am 24. unterbrochen wurde.

Bei der Wertung der Kurven der folgenden Versuche, wo die Pflanzen innerhalb von Gittern aufgestellt wurden, ist zu berücksichtigen, daß die Pflanzen innerhalb des Gitters isoliert werden mußten, die Reaktion also durch die kombinierte Wirkung der Isolation des Topfes und den Einfluß des Gitters zustande kam. Nur bei den letzten Versuchen, als mir bekannt war, wie nachhaltig die Einwirkung der Isolation war, nahm ich auf diesen Umstand genügend Rücksicht.

Ebenso wie bei den Dunkelpflanzen scheint auch für die normalen grünen Bohnen der Aufenthalt innerhalb eines — ge-

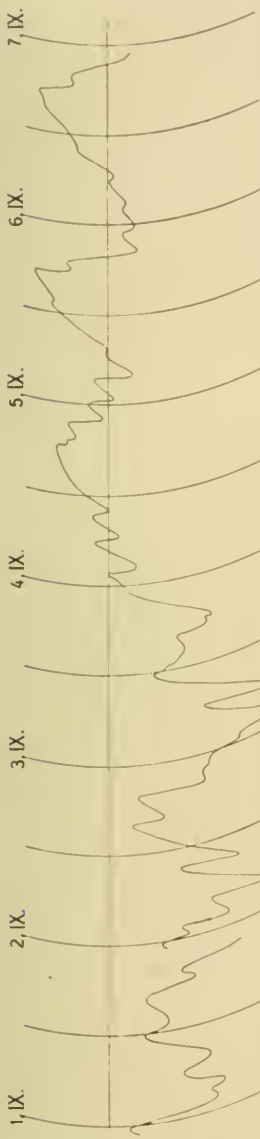

Abb. 34. Kurve 171. Grüne Phas. mult. Basel 1.—7. IX. 15. Hörsaal. Temp. 16°. Hebel 10,5 : 13,5. 1. IX.—2. IX. 0¾ Normalkurve. 2. IX. 11—5. IX. 11 Pfl. isoliert im — 220 Gitter. Blätter rollen sich wie krampfartig ein. Trotzdem 5. IX. 11—7. IX. 11 Pfl. ohne Gitter, direkt auf — 220 Volt geladen, Wiedereinsetzen der periodischen Bewegungen.

Abb. 35. Kurve 244. Grüne Phas. mult. Basel 28. II.—20. III. 16. Lab. II. St. Temp. 15—17°. Hebel 0 : 0,5. 13. III.—16. III. 9½ Pfl. auf dem Tisch, aber durch Glasteller isoliert. 16. III. 9½—20. III. 0 Pfl. isoliert im + 220 Volt Gitter.

ladenen Gitters schädlich zu sein. So zeigte sich bei Nr. 171 (Abb. 34) nach dem Einstellen in das Gitter nicht nur eine starke Störung in der Bewegungskurve, was teilweise jedenfalls wohl schon als Folge der Isolation des Topfes anzusehen war; außerdem bekamen die Blätter auch sehr bald ein krankes Aussehen, krampften sich sogar etwas ein, wie es häufig bei den Dunkelpflanzen geschah. Dennoch wurde die Bewegung wieder regelmäßig, als die Pflanze am 5. IX. aus dem Gitter herausgenommen und der Topf direkt — aufgeladen wurde.

Bei dem folgenden Beispiel eines Versuches im + geladenen Gitter (Nr. 244 Abb. 35) wurde auf die störende Wirkung der Isolation dadurch Rücksicht genommen, daß die Pflanze schon 3 Tage vor dem Einstellen in das Gitter vom 13. III. an auf einem Glasteller stand. Sie hatte sich also schon gewöhnen können. Es ist daher die plötzliche Veränderung der Kurve nach der Überführung der Pflanze in das + geladene Gitter am 16. III. $9^1/_2$ als Reaktion auf den Einfluß des Faradaykäfigs anzusehen. Warum die Kulmination des Ausschlages von da ab schon auf die Abendstunden fiel, vermag ich nicht anzugeben. Es war bei andern gleichartig behandelten Pflanzen nicht der Fall.

Sehr interessant, aber für eine Deutung nach den bisherigen Erfahrungen noch zu kompliziert, ist Kurve 190 (Abb. 36). Das Blatt schrieb seit dem 25. IX. eine sehr regelmäßige Normalkurve bis zum 4. X. In der Reproduktion ist nur das Stück vom 2. bis 4. zu sehen. Am 4. kam die Pflanze (leider ohne vorherige Isolation) in ein +-Gitter, während die Pflanze im Innern selbst — geladen wurde. Die Regelmäßigkeit der Bewegung litt vom 2. Tage an. Am 9. wurden dann die Ladungen umgetauscht, die + an den Topf gelegt, die — ans Gitter. Die Regelmäßigkeit der Bewegung wurde alsbald wieder hergestellt, der Höhepunkt der Ausschläge fiel nur auffallend früh, schon vor Mitternacht.

Kurve 172 (Abb. 37) ist das Resultat eines Versuches in einem geerdeten, also O-Gitter. Die Normalkurve vom 1. bis 2. zeigt, daß die Bohne gut war. Im Gitter wurde die Bewegung sofort unregelmäßig. Auch hier sind die Folgen der Isolation durch den Glasteller beim Einstellen in das Gitter am 2. IX. bei der Wertung des Resultates zu berücksichtigen. Es muß jedoch

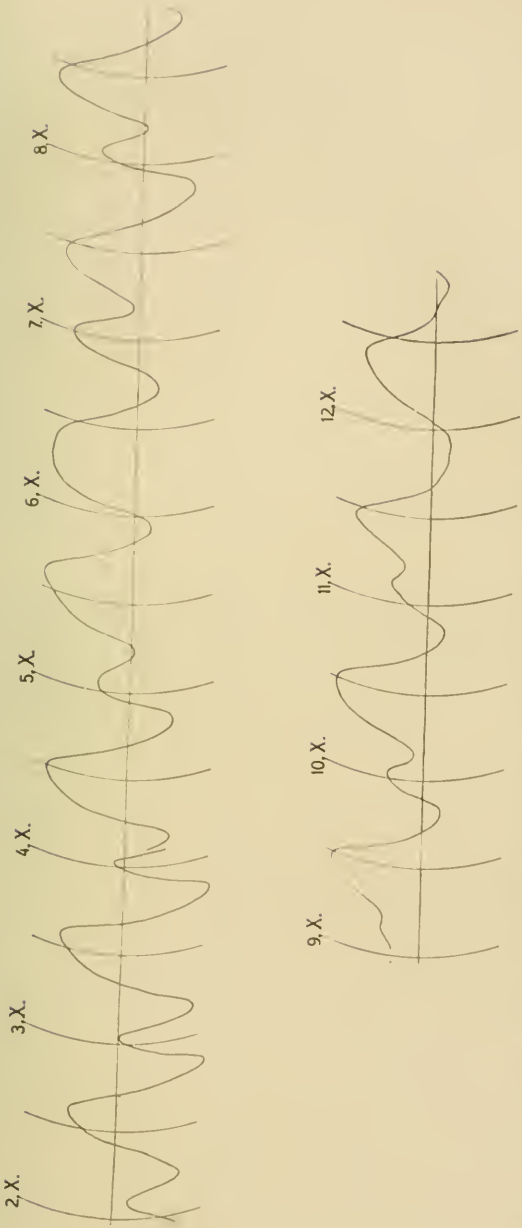

Abb. 36. Kurve 190. Grüne Phas. mult. Basel. 25. IX.—16. X. 15. Hörsaal. Temp. 14—15°. Hebel 6 : 12,5. 25. IX.—4. X. 2¾. Normalkurve. 4. X. 2¾—9. X. 0½. Planze dauernd auf — 220 Volt geladen isoliert stehend innerhalb eines + 220 Volt Gitters. 9. X. 12½—14. X. 9½. Pflanze dauernd auf + 220 Volt geladen isoliert stehend innerhalb eines — 220 Volt Gitters.

der Einfluß des O-Gitters auch schädlich auf die grünen Pflanzen sein, ebenso wie es bei den Dunkelpflanzen der Fall ist. Dies Resultat war auch zu erwarten, da schon das — geladene Gitter sich als schädigend gezeigt hatte; in diesem Fall wird aber nur der Zutritt einer Ionenart zu der Pflanze unterbunden, im O-Gitter werden aber +- und —-Ionen abgefangen.

Schließlich seien noch 2 Versuche aus dem Gewächshaus angeführt mit Pflanzen, deren Gelenke nicht verdunkelt waren. Bei Nr. 204 (Abb. 38) stand der Topf vom 24. an wie gewöhnlich auf der Tablette des Gewächshauses, aber schon umgeben von dem Gitter, das oben und unten noch offen war. Es geschah dies, um einen zu starken Unterschied in der Belichtung vor und während des Versuches zu vermeiden. Am 27. 10 Uhr morgens wurde die Pflanze isoliert in dem Gitter aufgestellt und dieses selbst oben und unten geschlossen und geerdet. Sofort setzte ein verstärktes Heben des Blattes ein, dem an dem folgenden Tage zwar regelmäßige, aber sehr verminderte Ausschläge folgten.

Kurve 201 (Abb. 39) stammt von einer Pflanze, die in einem +-Gitter im Gewächshaus erzogen war. Die Gelenke waren während des Versuches nicht verdunkelt. Das Blatt zeichnete so lange, als es in seinem +-Gitter stand, vom 22. bis 28. periodische, wenn auch nicht sehr regelmäßige Bewegungen auf. Die Geringheit des Ausschlages vom 27. zum 28. nachts kann durch Temperaturschwankungen hervorgerufen worden sein, die in dem Gewächshaus recht erheblich waren. Vom 28. an stand dann der Topf direkt auf der Tablette ohne Gitter wie alle Pflanzen während der Aufzucht. Von diesem Zeitpunkt ab wird die Kurve sehr unregelmäßig. Die Unregelmäßigkeit setzte hier also ein, als die Pflanze aus den unnormalen in die normalen Verhältnisse kam. Daraus muß ich schließen, daß sich die Bohnenpflanzen jeweils auf die äußeren Verhältnisse einstellen und jede Änderung der Außenbedingungen eine Verschiebung des inneren Gleichgewichts der Pflanze zur Folge hat, die sich auch in den Blattbewegungen äußert.

Unter den normalen, periodischen Änderungen der Außenbedingungen sind die rhythmischen Schwankungen der Leitfähigkeit der Atmosphäre zu berücksichtigen, denen sich die Pflanze

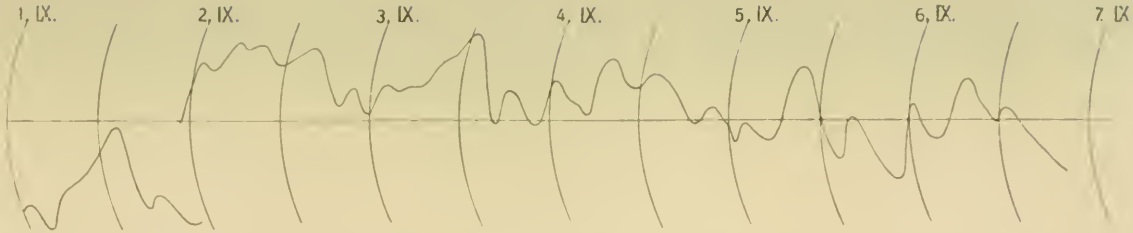

Abb. 37. Kurve 172. Grüne Phas. mult. Basel 1.—7. IX. 15. Hörsaal. Temp. 15—17°. Hebel 10 : 10. 1.—2. IX. Normalkurve. 2. IX. $9^3/_4$—7. IX. $8^1/_2$ Pfl. isoliert innerhalb eines geerdeten Gitters.

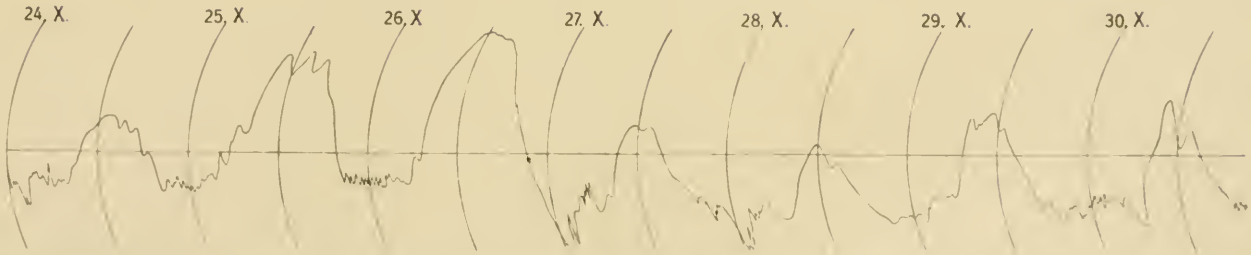

Abb. 38. Kurve 204. Grüne Phas. Basel 24.—30. X. 15. Gewächshaus. Gelenk nicht verdunkelt. Temp. sehr schwankend. Hebel 9 : 0,5. 24. X.—27. X. 10 m. Normalkurve. Pfl. auf der Tablette stehend, vom Gitter umgeben, das oben und unten offen war. 27. X. 10 m.—31. X. Pfl. isoliert innerhalb des geschlossenen und geerdeten Gitters.

angepaßt hat. Der direkte Beweis, daß es eben diese elektrischen Schwankungen der Atmosphäre sind, die die Bewegungen der Bohnenblätter regulieren, ist schwer zu erbringen, da man die Pflanze nicht diesen normalen Veränderungen entziehen kann.

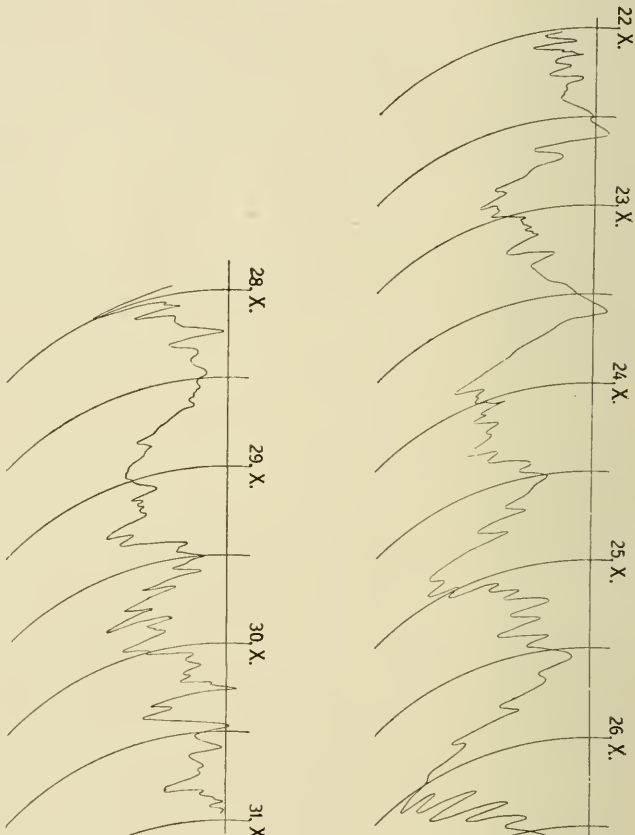

Abb. 39. Kurve 201. Grüne Phas. mult. Basel 22.—31. X. 15. Gewächshaus. Temp. sehr schwankend. Hebel $9\frac{1}{2}$: $12\frac{1}{4}$. Gelenke nicht verdunkelt. Pfl. isoliert stehend innerhalb eines + 220 Volt Gitters erzogen. 22. X.—28. X. 10 m. Pfl. noch im + 220 Volt Gitter. 28. X. m. —31. X. Pfl. auf der Tablette ohne Gitter. Blätter waren sehr groß aber schlaff, ebenso bei den übrigen entsprechend behandelten Pflanzen, nicht aber bei den Kontrollen.

Es ist aber möglich, die normale Leitfähigkeit der Atmosphäre durch einen konstanten Wert zu erhöhen und die Wirkung dieser Steigerung auf die Pflanze zu beobachten. Die Periodizität bleibt dann natürlich erhalten. Die Ausschläge werden daher periodisch bleiben nur um eine veränderte Mittellage gemacht werden. Es ist begreiflich, daß bei Anwendung geringer Reize die Wirkung im Winter bei der geringeren Leitfähigkeit eher zutage tritt als im Sommer, wo der mittlere Wert an und für sich schon wesentlich höher ist. Bei Anwendung kräftigerer Mittel wird die Pflanze aber leicht geschädigt, so daß die Reaktion dann ganz ausbleibt. So waren die ersten Versuche dieser Art, die ich mit Radium und Dunkelpflanzen anstellte, ergebnislos. Das Resultat war, daß die Blätter entweder ihre Bewegungen einstellten oder sich einrollten, obgleich es sich nur um ein sehr schwaches Radiumpräparat handelte[1]. Einen günstigeren, wenn auch geringeren Erfolg hatte ich, nachdem ich auf einen Rat von Professor Hagenbach hin die ausgebrannten Überreste von Gasglühstrümpfen in die Nähe der Pflanzen brachte und auch die Blätter mit dem Aschepulver bestreute. Die Blättchen eines geladenen Elektroskops schlugen in der Nähe der Asche schnell zusammen. Quantitatve Messungen über die Erhöhung der Leitfähigkeit durch die Gegenwart der Asche konnte ich leider nicht ausführen. Die Versuche sind nur mit grünen Pflanzen gemacht worden. Bei Nr. 259 (Abb. 40) verändert sich der Charakter der Kurve, nachdem die Strumpfasche in die Nähe der Pflanze gebracht wurde. Der alte Typus der Bewegungen kommt in der Kurve wieder zur Geltung, nachdem die Glühstrümpfe am folgenden Tage entfernt wurden. Die Rückkehr in die ursprünglichen Verhältnisse geht natürlich langsam vor sich, da die Wiedervereinigung der Ionen in der Atmosphäre ein Vorgang ist, der sich nur langsam abspielt.

Bei Kurve 246 (Abb. 41) wurde die Pflanze durch die Erhöhung der Leitfähigkeit augenscheinlich verhindert, die Blätter in dem gleichen Maß wie früher zu heben, denn nach dem 10. III. liegt der tiefste Punkt der Kurve durchweg etwas höher als vor der

[1]) Herr Dr. Iselin hatte die Liebenswürdigkeit gehabt, mir das Radiumpräparat zur Verfügung zu stellen. Ich möchte ihm an dieser Stelle für das Entgegenkommen danken.

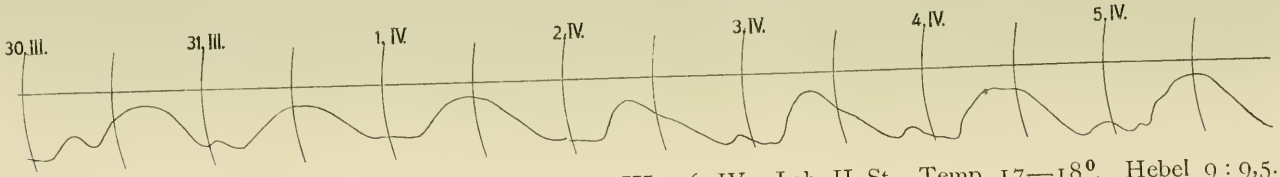

Abb. 40. Kurve 259. Grüne Phas. mult. Basel 30. III.—6. IV. Lab. II. St. Temp. 17—18°. Hebel 9 : 9,5. 30. III.—31. III. $10^1/_4$ Normalkurve. 31. III. $10^1/_2$ Pfl. durch Glasteller isoliert. 2. IV. 11—3. IV. $9^3/_4$ Leitfähigkeit durch Glühstrumpfasche erhöht. Auch die Blätter mit dem Pulver bestreut 3. IV. $9^3/_4$ Asche so gut wie möglich wieder entfernt. Pfl. blieb auf dem Glasteller bis zum Schluß.

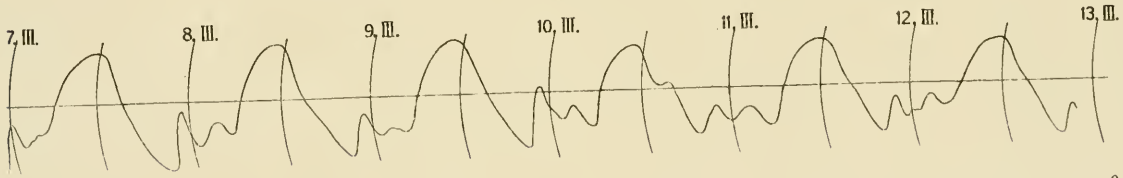

Abb. 41. Kurve 246. Grüne Phas. mult. Basel 7.—14. III. 16. Lab. II. St. Temp. 17—19°. Hebel 9 : 9,5. Pflanze stand auf einem Glasteller, von dessen isolierender Wirkung in diesem Eall auch nach 4 Tagen in der Kurve nichts zu merken war. 10. III. $11^1/_2$ Glühstrumpfasche in die nächste Nähe des Blattes und auf dasselbe gestreut.

Annäherung der Glühstrümpfe. Das entspricht somit dem Umstand, daß morgens bei dem Maximum der Leitfähigkeit der Atmosphäre die Blätter auch ihre tiefste Stellung einnehmen.

Nach diesen Resultaten scheint es mir ohne Zweifel, daß in der Leitfähigkeit der Atmosphäre ein, vielleicht der hauptsächlichste Faktor, zu sehen ist, der für die Regulation der Schlafbewegungen in Betracht kommt. Ausgeschlossen bleibt es jedoch nicht, daß noch ein anderer Reiz, der vorläufig noch unbekannter Natur wäre, ebenfalls regulierend eingreift.

Soweit die bisher ausgeführten Versuche es gestatten, scheint die Zufuhr —-Elektrizität zu den Wurzeln und die Abgabe + geladener Teilchen durch die oberirdischen Organe für die Bewegungen unbedingt erforderlich zu sein. Ob auch noch eine Aufnahme von Elektrizität durch die Blätter und Abgabe durch die Wurzeln stattfindet, ob Assimilation und Atmung elektroenergetisch vielleicht entgegengesetzte Vorgänge sind, darüber vermag ich bis jetzt nichts zu sagen. Das müssen weitere, auf Grund der mitgeteilten Erfahrungen ausgeführte Veruche feststellen.

IX. Theoretisches.

Die vorstehenden Versuche zeigen, daß die Blätter von Phaseolus auf Störungen des elektrischen Gleichgewichtes der Pflanze mit Blattbewegungen reagieren. Es ist gleichgültig, ob diese Störung veranlaßt wird durch Anfassen der Pflanze oder durch Einschieben oder Fortnehmen einer Isolation oder durch eine der Pflanze zugeführte statische Ladung. Auf Grund dieser Tatsachen habe ich die Überzeugung gewonnen, daß es Vorgänge elektrischer Natur sind, die die Blattbewegungen tagesrhythmisch regulieren. Es muß also ein tagesrhythmisch sich verändernder elektrischer Reiz auf die Pflanzen wirken. Dieser besteht in den periodischen Veränderungen der atmosphärischen Leitfähigkeit. Die Übereinstimmung einer Normalkurve mit dieser Leitfähigkeitskurve stützen die Annahme, die diese beiden Erscheinungen in einen ursächlichen Zusammenhang bringt.

Es liegen schon Beobachtungen über elektrische Erscheinungen in der Pflanzenwelt vor, sie beziehen sich auf das Vorhandensein von elektrischen Strömen in den Geweben. In der Pflanzenphysiologie von Pfeffer (1904, S. 861) und der von

Jost (1913, S. 331) ist die meiste diesbezügliche Literatur zusammengestellt und kritisch besprochen. Über die Ursache des Entstehens dieser elektrischen Ströme liegen meines Wissens nach keine genaueren Angaben vor. Einer der wesentlichsten Faktoren hierfür sind jedenfalls die Konzentrationsketten, die durch die Semipermeabilität der Plasmamembranen zustande kommen.

Hannig (1912) stellte fest, »daß im allgemeinen der osmotische Druck in den Wurzelgeweben geringer ist wie in den Blattzellen.« Auch Pringsheim (1906) fand, »daß der Turgordruck von der Basis nach der wachsenden Spitze hin zunimmt«, während nach den neuesten Untersuchungen von Ursprung und Blum (1916, S. 88 u. f.), der osmotische Wert nicht nur in den verschiedenen übereinander liegenden Schichten verschieden ist, sondern auch in den Geweben des gleichen Querschnittes nach der Art der Zellen schwankt. Im allgemeinen ist nach diesen neuen Untersuchungen in Wurzel, Stengel, Blattstiel und Spreite der osmotische Wert in denselben Geweben jeweilig an der Basis des Organs gewöhnlich größer als an der Spitze desselben.

Diese Konzentrationsunterschiede müssen elektrische Ströme verursachen, die wiederum einen Transport von Ionen und Wasser im Pflanzenkörper bedingen. Dieser Vorgang wird so lange in einer Richtung weitergehen, bis andere Kräfte, in erster Linie wohl osmotische, dem durch die elektrischen Ströme verursachten Stofftransport gerade das Gleichgewicht halten. Es müßten dann also die elektrischen Ströme aufhören, wenn nicht durch den Chemismus des Pflanzenkörpers, besonders in Wurzeln und Blättern, dieses Gleichgewicht beständig gestört würde. Zudem darf die Leitfähigkeit der Atmosphäre nicht außer acht gelassen werden, die je nach ihrer Eigenladung auch die der Pflanze beeinflussen wird. Dieser Faktor wurde bisher übersehen, so daß Nathansohn (1910, S. 445) zu der Überzeugung kam, daß die durch die verschiedenen Potentiale in der Pflanze aufgespeicherte Energie für diese ohne Nutzen sei.

Den Beweis für einen elektrischen Ausgleich zwischen Pflanze und Atmosphäre glaube ich durch die vorliegenden Versuche erbracht zu haben, wenn es auch aus technischen Gründen nicht möglich war, durch ein periodisch wechselndes Herauf-

und Herabsetzen der Leitfähigkeit der Atmosphäre die Blätter zu dem entsprechenden Bewegungsrhythmus zu veranlassen. Die Annahme einer Abhängigkeit der Blattbewegungen von der Leitfähigkeit der Luft wird besonders stark gestützt durch die Versuche in einem geerdeten Gitter. Eine vollständige Isolation der Pflanze ist auch da unmöglich. Die von mir angewendeten Gitter von etwa 1 mm Lochgröße genügten jedenfalls nicht, um die β-Strahlen der Emanation, — denn um diese wird es sich wohl in erster Linie handeln — alle abzufangen. Außerdem wurde durch das tägliche Öffnen des Gitters zum Begießen frische, also geladene Atmosphäre in die Umgebung der Pflanze gebracht, und es mag sich auf der Oberfläche des Gitters und wohl auch der Pflanze selbst ein Niederschlag von Emanation gebildet haben, wie es Elster und Geitel (1909, S. 126), an Baumwipfeln und Grashalmen feststellen konnten. Die Emanation und ihre Wirkungen umgeben eben überall die Organismen, es ist nicht möglich, sich ihnen zu entziehen (Gager, 1907). Darum ist es auch unmöglich, die Pflanzen vor der Emanationswirkung der Atmosphäre ganz zu schützen. Ernest und Záček berichteten 1913 in einer leider nur sehr kurzen Mitteilung über die Erhöhung der Leitfähigkeit der Atmosphäre durch die Nähe von Koniferenzweigen. Da diese Wirkung sich nur so lange zeigte, als die Zweige lebendig waren, so kann es sich in diesem Fall nicht um einen Niederschlag von Emanation handeln, sondern er ist ein anderer Beweis für die elektrischen Beziehungen zwischen Atmosphäre und Pflanze, die mit der Lebenstätigkeit derselben verbunden ist.

Die Bewegungen der Phaseolus-Blätter sind Variationsbewegungen, die hervorgerufen werden durch Wasseraufnahme der Gelenkzellen oder Austritt von Zellsaft in die Interzellulare. Es handelt sich also bei dem Problem der Schlafbewegungen um die Frage: Wie kommen diese Wasserverschiebungen in dem Gelenk zustande? Daß bei Beantwortung dieser Frage ernährungsphysiologische Probleme herangezogen werden müssen, ist selbstredend. Den Stoffumsatz in der Pflanze können wir uns bei dem heutigen Stand der Kenntnisse ohne Veränderungen auf elektrischem Gebiet nicht denken. Nehmen wir

doch heute eine Aufnahme und Wanderung nicht von Salzen, sondern von Ionen in der Pflanze an, und bedingen die synthetischen und analytischen Vorgänge im Organismus doch stets ein Freiwerden oder Binden elektrischer Einheiten.

Gehen wir einen Schritt weiter in den Folgerungen, die sich auf diesen Anschauungen aufbauen, so müßte der ganze Stoffwechsel in der Pflanze bis zu einem gewissen Grade unter dem Einfluß der luftelektrischen Perioden stehen. Hierfür fehlt es heute schon nicht mehr an Belegen. Der von Ursprung und Blum (1916, S. 105) festgestellte periodische Wechsel des osmotischen Druckes ist die nächstliegende Bestätigung. Auch zeitlich stimmt der Wechsel im osmotischen Druck mit den elektrischen Perioden überein. Das Minimum liegt bei all den untersuchten Pflanzen und Geweben in den Morgenstunden. Auch noch andere Vorgänge halten die gleichen Perioden inne.

So hat Jost (1916) neuerdings wiederum auf die Periodizität des Blutens bei Pflanzen hingewiesen; nachts liegt das Minimum. Leider fehlen genauere zeitliche Angaben. Die ältere diesbezügliche Literatur ist in der gleichen Arbeit zitiert.

Karsten (1915) fand, daß das Maximum von Kernteilungen bei oberirdischen, im Dunkeln gewachsenen Sprossen von Pisum zu Beginn der Nacht nach 11 Uhr, bei Zea dagegen etwa um 4 Uhr morgens erreicht wurde. Die Kernteilungen in den Wurzelspitzen hingegen verliefen den ganzen Tag über gleichmäßig. Da dieses Phänomen auch bei Dunkelpflanzen auftrat, so sieht Karsten hierin ein gewisses »Beharrungsvermögen«, das so weit geht, daß die Periodizität der Mutterpflanze auch ohne jede Beeinflussung durch äußere Faktoren den Nachkommen vererbt wird. Diese Auffassung stimmt überein mit der von mir ursprünglich für die autonome Periodizität der Bohnenblätter ausgesprochenen. Ich habe dieselbe fallen lassen auf Grund der Erfahrungen an ausländischen Bohnen. Es wäre interessant, denselben Versuch auch für die Kernteilungen mit ausländischem Material anzustellen. Doch möchte ich jetzt schon glauben, daß der Erfolg derselbe wäre wie bei den Bohnenblättern und zwar auf Grund der Tatsache, daß die Periodizität sich nur an den oberirdischen Sprossen zeigt. Diese sind es aber gerade, die dem Einfluß der Schwankungen der atmosphä-

rischen Elektrizität am meisten ausgesetzt sind. Zudem ist es auffallend, daß das Maximum der Kernteilungen bei Zea ungefähr auf dieselbe Stunde trifft, die auch der Wendepunkt für die Bewegung der Bohnenblätter ist. Pisum setzt zwar mit der durch die Menge der Kernteilungen sich äußernden erhöhten Lebenstätigkeit schon früher ein, etwa 11 Uhr nachts, damit ist dann aber nur gesagt, daß diese Pflanze möglicherweise empfindlicher ist gegenüber den Schwankungen des elektrischen Stromes.

Auch über ein periodisches Längenwachstum liegen Angaben vor. Baranetzky (1879) wies es für die Keimlinge von Brassica rapa nach, Godlewski (1889) beobachtete es bisweilen an etiolierten Phaseolus-Epikotylen und Stebler bei Keimlingen von Secale cereale. Es wäre wünschenswert, wenn diese Untersuchungen mit genauen Zeitangaben wiederholt würden. —

Fehlt es somit heute schon nicht mehr an Anhaltspunkten für die Berechtigung meiner Anschauung, so können wir auf die Frage, in welcher Weise die elektrischen Bedingungen in den Stoffwechsel und Energiehaushalt der Pflanze eingreifen, nur Vermutungen anstellen.

Nach Czapek (1915, S. 105) und Tschirch (1915) sind die Membrankolloide der Wurzelhaare und ihre elektronegative Ladung die Vorbedingung für die Aufnahme der Bodensalze respektive Ionen. Hieraus muß natürlich eine ungleiche Aufnahmefähigkeit für Kationen und Anionen folgen, die auch von Pantanelli (1915) festgestellt worden ist, sowie die Abhängigkeit dieser Aufnahme von verschiedenen äußeren Einflüssen. Da nun nach Ostwald semipermeable Membranen wie Elektroden wirken, so muß jede Ionenaufnahme durch eine Zelle einen Einfluß ausüben auf die benachbarte infolge Verschiebung des energetischen Gleichgewichts. Hierauf wird jedenfalls die Veränderung der Farbstoffaufnahme durch die Zellen bei Zusatz von Neutralsalzen beruhen, worüber Endler (1912) bei seinen Untersuchungen, S. 405, sagt: »Man kann die Förderung der Exosmose der Salze mit der Förderung der Endosmose vergleichen. Die vollständige Hemmung des Farbstoffdurchtritts durch den Protoplasten tritt in beiden Fällen dann ein, wenn der ursprünglich elektronegative Protoplast durch das Kation

des zugesetzten Salzes elektropositiv aufgeladen wurde. Wie ein Farbstoffanion den elektronegativen Protoplasten nicht oder nur in geringem Maße passieren kann, so kann auch jetzt das Farbstoffkation den elektropositiven Protoplasten nicht durchdringen.« Die Stoffaufnahme durch die Zelle ist also ein Vorgang, der abhängt von der Ladung des Protoplasten oder seiner semipermeabeln Membranen. Daß dies aber nicht der einzige Faktor ist, geht aus den Untersuchungen von Osterhout (1913) und Tröndle (1915) hervor, die einen sehr erheblichen und verschiedenartigen Einfluß besonders der Kationen auf die Permeabilität der Plasmamembranen fanden. Die Resultate, die von Osterhout an Laminariastielen durch Widerstandsmessungen des Gewebes, von Tröndle an Lupinuswurzeln durch die plasmolytische Methode gewonnen wurden, zeigen, daß die einwertigen Kationen (K und Na) die Permeabilität stark fördern, die zweiwertigen, besonders Ca, setzen sie nach Osterhout wesentlich herab. Dadurch ist den einzelnen Zellen die Möglichkeit gegeben, ihre Permeabilität zu regulieren. Daß dies geschieht, geht aus den Versuchen Tröndles (1910) über die Permeabilitätsänderung der Plasmamembranen durch das Licht hervor. Möglicherweise ist auf diese Permeabilitätsänderung die Zersetzung des Kalziumoxalats im Licht von Einfluß, wodurch die Ca-Ionen frei, also in einen Zustand versetzt werden, der auf die Permeabilität der Membranen einwirkt.

Damit steht Tröndles Ansicht, daß diese Permeabilitätsänderung eine typische Reizreaktion ist, natürlich nicht im Widerspruch. Es kommt nur darauf an, was man unter einer Reizreaktion versteht. Die Annahme von etwas Psychischem, wenn auch in noch so primitiver Form, wie Tröndle (1915, S. 72) es bei der Auslösung eines Reizprozesses für möglich hält, scheint mir bei der innigen Verkettung so vieler Vorgänge, die wir bis jetzt noch gar nicht übersehen können, ganz unnötig. Die Abhängigkeit der Reaktion von der Reizgröße beweist schon, daß rein physiologische Vorgänge diese beiden Teile des Reizprozesses verbinden. Die Erfahrung, daß in narkotisiertem Zustand keine Permeabilitätsänderung der Pflanzenzellen eintritt, ist auch kein Beweis gegen eine rein physikalisch-chemische Deutung derselben. Pantanelli (1915) fand, daß bei schwach

narkotisierten Zellen die Schnelligkeit des Eindringens der schädlichen Ionen mehr gefördert wird als der ernährungsphysiologisch wichtigen. Es kommt also ganz darauf an, mit welchen Substanzen die Versuche über Permeabilitätsänderung gemacht werden. Das NaCl, das Tröndle anwendete, ist leider von Pantanelli nicht in die Reihe seiner Untersuchungen mit einbezogen. Bei der Unübersehbarkeit der Vorgänge im Pflanzenkörper ist es leicht zu verstehen, daß oft Ursache und Wirkung in einem so ungleichen Verhältnis zueinander stehen, wie bei einem Reizprozeß.

Ein Schwanken der Mengen von Kalziumoxalat in den Pflanzenzellen ist nicht nur unter dem Einfluß des Lichtes, sondern auch der Jahreszeit beobachtet. Simon (1914, S. 180) fand eine starke Zunahme desselben nach dem Aufhören des Dickenwachstums bei manchen tropischen Holzarten. Nach seiner und der fast überall angenommenen Ansicht liegt das Wesentliche dieser Tatsache darin, daß die Oxalsäure unschädlich gemacht wird. Nach den neueren Erfahrungen halte ich es mit Tschirch (1915) für ebenso möglich, daß diese Schwankungen des Oxalatgehaltes, teleologisch betrachtet, auf den physiologischen Wirkungen des Calciums beruhen, das durch die Oxalsäure zeitweise aus dem Stoffwechsel ausgeschaltet wird.

Mit der Wanderung der Ionen im Pflanzenkörper hängt zweifellos auch eine Verschiebung des Wassers zusammen, die bisher bei den verschiedenen Erklärungen des Saftsteigens unberücksichtigt geblieben ist. Es ist bekannt, daß mit der Wanderung der Ionen eine Wasserüberführung stattfindet, die nicht allein durch Elektroendosmose erklärt werden kann. Es muß eine Wasserhülle um das wandernde Ion angenommen werden, die nach den Versuchen von Remy (1915) im Freiburger chemischen Institut für ein Chlorion 6 bis 10 Mol beträgt in einer 0,5 normalen Lösung bei Anwendung von Gelatine zur Fixierung des ursprünglichen Mittelpunktes des Elekrolyten.

In der freien Natur und bei höheren Gewächsen werden die Potentialdifferenzen der Atmosphäre wahrscheinlich auch noch fördernd für die elektrischen Vorgänge im Pflanzenkörper sein. Außerdem ist die Ionisation der Luft in den oberen Luftschichten wesentlich höher. Kähler (1911) fand schon in einem Abstand

von 1 m meßbare Unterschiede in der Entladungsgeschwindigkeit seiner aufgespannten Drähte. Auf diesen veränderten Verhältnissen der höheren Luftschichten gegenüber den niederen mag vielleicht das ungleiche Verhalten älterer und jüngerer Exemplare derselben Baumart zurückzuführen sein, das Simon (1914, S. 150) und Volkens in den Tropen beobachteten.

Auch eine von v. Tubeuf gemachte Erfahrung ist zweifellos auf die auch ohne Gewitter stets schwankenden luftelektrischen Erscheinungen zurückzuführen.

v. Tubeuf (1903) beschreibt das Krankheitsbild einer größeren Anzahl von Fichten, Kiefern, sowie einiger Lärchen in Altholzbeständen und bei höheren Stangen von Jungholzbeständen. Die Bäume hatten eine 2 bis 3 m lange dürre Spitze, freistehende Exemplare sogar 4 bis 5 m. Die Knospen der Triebe waren im Winterzustand, die der nächst unteren hatten noch schwache Maitriebe entwickelt. Die Erkrankung muß demnach in der Vegetationsruhe eingetreten sein. Im Stamm zeigten die Bäume die von Hartig (1899) beschriebenen Blitzspuren. Gemeinsam mit Dr. Zehnder konnte v. Tubeuf (1903) zeigen, daß dieselbe Art von Erkrankung auftrat bei Durchleiten von künstlich erzeugten elektrischen Funkenströmen bei eingetopften Koniferen im Laboratorium. Die Verf. sagen daraufhin: »Wir müssen also wohl die Ursache der Gipfeldürre von Fichten namentlich in länger andauernden aber verhältnismäßig schwächeren Entladungen suchen, wie sie oft nach Eintreten des Regens zustande kommen und nicht durch einen einzigen helleuchtenden Blitzstrahl gekennzeichnet werden.«

Solche abnorme Entladungen können leicht zustande kommen, wenn gleichzeitig mit hoher Potentialdifferenz eine starke Leitfähigkeit der Atmosphäre vorkommt. Im allgemeinen sind die Kurven dieser beiden Faktoren gerade entgegengesetzt (Abb. 20, S. 637). Während die Potentialdifferenz im Winter hohe Werte annimmt, ist die Leitfähigkeit gering. Doch sind die Kurven der beiden Erscheinungen nicht so regelmäßig, als daß nicht auch einmal gelegentlich eine ansehnliche Leitfähigkeit mit einer großen Potentialdifferenz zusammentreffen könnte.

Ist dies aber der Fall, so kann auch ohne Gewitter ein kräftiger elektrischer Ausgleich zwischen atmosphärischer Elek-

trizität und der Ladung der Pflanze stattfinden, der diese schädigen kann, ohne daß es dabei zu einer Lichterscheinung kommt. Damit ist v. Tubeufs Einwand begegnet, der sagt (1903b, S. 445): »Die größte Schwierigkeit bot die Vorstellung der Art einer Ausgleichung zwischen der Wolkenelektrizität und jener entgegengesetzten, welche ihr in den Gipfeln der Fichten gegenüber stand, weil niemand das etwa anzunehmende Funkenaussprühen in so großer Ausdehnung, daß hunderte von Baumspitzen getroffen werden, direkt beobachtet hat.«

Es ist auffallend, daß Hartig (1899) die Blitzspuren hauptsächlich in der jüngeren Rinde nachweisen konnte. Diese Bahnen haben demnach für den elektrischen Funken eine besondere Anziehungskraft. Ob hierfür der Grund in den fortlaufenden Eiweißsträngen der Siebröhren liegt, mag dahingestellt bleiben. Ich möchte mit dieser Beobachtung aber auch in Zusammenhang bringen, daß, wie Stahl (1912) angibt, der elektrische Funke besonders gern auf den Rippen der Blattunterseite entlang läuft. Auch die von ihm beobachtete Tatsache, daß der elektrische Funke gerne durch die Spaltöffnungen des Blattes in das Innere desselben übergeht, beweist, daß innerhalb der Gewebe eine Anziehungskraft für die Elektrizität besteht. Diesen inneren elektrischen Erscheinungen der Bäume muß jedenfalls eine Bedeutung zuerkannt werden bei Beurteilung der Anziehungskraft der verschiedenen Baumarten für die atmosphärische Elektrizität.

Tritt bei außerordentlichen Verhältnissen, wie bei Gewitter oder den von v. Tubeuf beschriebenen Fällen, ein Ausgleich der Luftelektrizität und der Pflanzenladung ein, so liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß dies, wenn auch in schwächerem Maße, nicht dauernd bei den Pflanzen der Fall sein sollte. In welcher Art dieser Ausgleich stattfindet, darüber Hypothesen anzustellen, ist jetzt noch verfrüht, doch möchte ich die Aufmerksamkeit auf einige Angaben in der Literatur lenken, die für die Wahrscheinlichkeit solcher Vorgänge sprechen.

Zunächst erinnere ich noch einmal an die Beobachtungen von Klein (1898) und Haake (1892) über die Abhängigkeit der elektrischen Ströme in der Pflanze von Assimilation und Atmung. Es ist nicht ausgeschlossen, daß bei diesen Funktionen

Atom- oder Molionen (ein geladenes Aggregat mehrerer Moleküle) abgegeben oder aufgenommen werden; ich halte es sogar für möglich, daß der durch intramolekulare Atmung gewonnene Sauerstoff physikalisch nicht gleichwertig ist mit dem aus der Luft gewonnenen und die intramolekulare Atmung infolgedessen ein mit einem Verlust von elektrischer Energie verbundener Prozeß ist[1].

Ferner seien Angaben erwähnt, die in Beziehung zu bringen sind zu der Zuckersynthese in der Pflanze.

Usher und Pristley (1912) stellten fest, daß wasserhaltige CO_2 bei gewöhnlichem Licht im Blatt umgewandelt wird in HCOH und H_2O_2. Im Experiment war dasselbe Resultat zu erzielen durch Bestrahlen einer Lösung von CO_2 in Wasser durch Radiumemanation oder eine Quecksilberquarzlampe. Letztere hat bekanntlich durch ihren großen Reichtum an ultravioletten Strahlen ebenso wie das Radium eine stark ionisierende Wirkung.

Stoklasa, J., Sebor, J., Zdobnicky, V. (1913) konnten unter dem Einfluß von Radiumemanation eine Bildung von Zucker aus nascierendem Wasserstoff und CO_2 in Gegenwart von K_2CO_3 nachweisen, während Moore and Welster (1914) nach Durchleiten von CO_2 durch eine sehr schwache Lösung von kolloidalem Uraniumhydroxyd eine positive Aldehydreaktion nach Schiff und Schryver erhielten.

Endlich sagt Stoklasa (1914) bei seinen Untersuchungen über den Einfluß der ultravioletten Strahlen auf die chlorophyllhaltige Zelle S. 203: »Daß diese ultravioletten Strahlen auf die chlorophyllhaltigen Pflanzenorgane eine große formative Wirkung ausüben, ist auf Grund unserer Untersuchungen heute eine feste Tatsache. Genau so wie die ultravioletten Strahlen für die Bildung des Chlorophylls sowie für die photosynthetische Assimilation äußerst wichtig sind, kann diese Energiequelle infolge längerer Einwirkung eine gewaltige Zerstörung des Zellebens

[1]) Nach Abschluß der Arbeit sind mir die Untersuchungen von Spoehr, H. A. Bot. Gaz. **59**, 1915 Variations in respiratory activity in relation to sunlight durch das Referat in der Zeitschr. f. Bot. bekannt geworden. Da mir das Original selbst bislang nicht bekannt ist, will ich auf die Resultate nicht weiter eingehen, doch scheinen sie mir schon eine Bestätigung der obigen Vermutung zu sein.

verursachen, was dann das Absterben des Protoplasmas zur Folge hat.«

Alle diese Angaben, denen noch weitere aus der Literatur hinzuzufügen wären, geben, so sehr sie auch untereinander verschieden sind, übereinstimmend ein Zeugnis dafür, daß mit Hilfe von strahlender Energie Synthesen im Reagensglas erzielt werden können, die sich in einer vielleicht ähnlichen Art in den grünen Blättern im Licht zutragen. Dabei wirken die verschiedenen Strahlen gleichartig, vorausgesetzt, daß sie eine ionisierende Wirkung haben, wie die ultravioletten und Radiumstrahlen.

Aber nicht nur bei den Vorgängen der CO_2-Synthese dürfte dieser Energiequelle eine hervorragende Bedeutung zukommen, sondern sie wird auch in Anspruch genommen für die Stickstoffassimilation durch die Pflanzen aus der Atmosphäre. Baudisch (1914) gibt in einem Referat in den Naturwissenschaften eine Übersicht über seine diesbezüglichen Untersuchungen und Ansichten.

So darf es kaum mehr einem Zweifel unterliegen, daß der natürliche Emanationsgehalt der Atmosphäre als Energiequelle für die Pflanze von der größten Bedeutung ist. Durch künstliche Steigerung desselben sind verschiedenartige Reaktionen bei den Pflanzen erzielt worden, indem dies Mittel in kleineren Dosen für die Lebenstätigkeit der Pflanze meist von Vorteil, in größeren von Nachteil ist. Der Grund für diese doppelte und entgegengesetzte Wirkung ist verständlich. Ist die Störung des energetischen Gleichgewichts nur so gering, daß die Pflanze imstande ist, sich normal mit ihrem Chemismus den neuen Verhältnissen anzupassen, so muß infolge der Anregung ein intensiverer Stoffumsatz in der Pflanze vor sich gehen. Übertrifft aber die Ionisation das Maß dessen, was die Protoplasten chemisch normal leisten können, so werden sie zu anormalen Reaktionen veranlaßt, und damit der Organismus geschädigt werden.

Diese Anschauung läßt auch die Erklärung für die von Molisch (1912) beobachtete Tatsache finden, daß das Radium für das Treiben der Pflanzen nicht in allen Monaten von gleicher Wirkung ist. Wie aus den in Abschnitt VII wiedergegebenen Kurven zu sehen ist, besteht für die Leitfähigkeit der Atmosphäre

auch eine Jahresperiodizität (Abb. 20, S. 637). Sie nimmt ab vom August bis Dezember, steigt im Januar langsam und vom Februar an rasch an. — Nach Molisch fällt die günstige Radiumwirkung in die Monate November, Dezember. Im Januar, Februar wirkt die Bestrahlung bei längerer Einwirkung schon schädlich. Das Radium hat also nur zu den Zeiten eine günstige Wirkung, wo die natürliche Leitfähigkeit der Atmosphäre sehr niedrige Werte erreicht. Der Gedanke liegt nahe, daß die günstige Wirkung des Radiums in den Wintermonaten dadurch bedingt ist, daß die natürliche Leitfähigkeit der Atmosphäre + der durch das Radium verursachten ein bestimmtes, für die Pflanze günstiges Maß, nicht übersteigt. Diese Erhöhung der Leitfähigkeit muß eine vermehrte Abgabe oder Aufnahme von Elektrizität durch die Zellen und damit eine gesteigerte Lebenstätigkeit derselben zur Folge haben. In den Sommermonaten, wo die normale Leitfähigkeit der Atmosphäre ohnehin schon wesentlich höher ist, macht sich die künstliche Steigerung derselben schon in einer Schädigung der Pflanze geltend.

Wenn diese Annahme über die Wirkung der Leitfähigkeit der Atmosphäre auf die Zellen zu Recht besteht, so würde sie ein neues Licht werfen auf die Vermutung von Klebs, daß die Jahresperiodizität in Zusammenhang steht mit der Nährsalzaufnahme. Der durch die Leitfähigkeit der Atmosphäre bedingte, periodisch wechselnde Grad der Lebenstätigkeit der Zellen muß eine entsprechend wechselnde Ionenaufnahme zur Folge haben. Natürlich hängt diese Aufnahme auch von der Menge der Bodensalze ab. Es wird eine Wechselwirkung bestehen zwischen der Ionenkonzentration im Boden und der elektrischen Ladung der Zellmembranen. Diese aber muß in einem Abhängigkeitsverhältnis von der Ionenmenge der Atmosphäre stehen. In diesem Ineinandergreifen der Lebensbedingungen sehe ich auch den Grund, daß Klebs (1915) bei fast sämtlichen im Heidelberger Gewächshaus durchgeführten und in seiner Arbeit besprochenen Versuchen im Dezember bis Anfang Januar ein Zurückgehen beziehungsweise einen Stillstand der Entwicklung feststellte. Er begründet dieses Zurückgehen durch den Lichtmangel in dieser Jahreszeit. Dieser Umstand kann aber nur dann dafür verantwortlich gemacht werden, wenn durch Versuche

mit abgeschwächtem Licht in einer anderen Jahreszeit, z. B im Mai oder Juni ein Rückgang der Entwicklung in dem gleichem Maße wie im Dezember zu erreichen ist. Daß bei völligem Verdunkeln das Wachstum meist ganz sistiert wird, kann nicht wundernehmen und beweist in dieser Hinsicht nichts. Durch den völligen Lichtmangel wird die Pflanze jedenfalls in mehr als in einer Hinsicht geschädigt. Der Lichtmangel im Winter ist für den Rückgang der Vegetation in dieser Jahreszeit bei den Klebsschen Versuchen wohl sicherlich von Einfluß, ob es aber der einzige Grund ist, muß erst bewiesen werden.

Durch Went und Rutgers (1915) sind wir noch mit einer anderen periodischen Erscheinung, den Blühperioden von Dendrobium crumenatum, unlängst näher bekannt gemacht. Nach Ansicht der Verfasser kommen nur Temperatur und Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre als auslösende Faktoren für das Auftreten derselben in Betracht. Eine Veränderung der Außenbedingungen durch Begießen der Pflanzen mit warmem Wasser hatte bei den betreffenden Exemplaren kein Verschieben ihrer Blühperioden zur Folge. Sie hängen aber von den jeweiligen örtlichen Verhältnissen ab. Nach den Angaben der Verfasser halte ich es für sehr möglich, daß die auch von der Luftelektrizität abhängigen energetischen Bedingungen für das Aufbrechen dieser Orchideenblüten bestimmend sind, die natürlich in zwei in der Nähe befindlichen Gewächshäusern nicht ganz gleich zu sein brauchen, aber immerhin ähnlicher als an entfernter liegenden Orten. Das Zusammenfallen einer Blühperiode in Utrecht, Bonn und Hamburg nach anhaltend gleichartiger sonniger Witterung in Nordwest-Europa spricht für meine Anschauung; Regenfälle verursachen bekanntlich eine starke Veränderung der atmosphärischen Ladung.

Ein einwandfreier Beweis dafür, daß die Luftelektrizität als Energiequelle für das Leben der Pflanzen und damit für das Auftreten vieler periodischer Erscheinungen von wesentlicher Bedeutung ist, wird sich experimentell schwer erbringen lassen. Schon allein der Mangel an den erforderlichen physikalischen Einrichtungen in den botanischen Instituten, besonders für luftelektrische Messungen ist ein schwerwiegendes Hemmnis. Die

ausgesprochenen Ansichten sollen daher nicht auf den Wert wissenschaftlicher Behauptungen gestellt werden, sondern sie mögen als Anregung zu weiterem Forschen auf einem bisher ganz unbebautem Gebiet gelten. Ich möchte vorläufig auch noch nicht behaupten, daß die Jahres- und Tagesperiodizität einzig und allein durch den rhythmischen Wechsel der Außenfaktoren bestimmt ist, und die spezifische Struktur der Pflanzen nicht auch eine, vielleicht durch Selektion erworbene Rhythmik ihrer Entwicklung besitzt. Man kann sich vorstellen, daß solch eine Rhythmik festgelegt ist durch das Ineinandergreifen und den Verlauf der Reaktionen im Pflanzenkörper, wie bei dem Entstehen der Liesegangschen Zonen. Auf derartige Vorgänge hat auch Küster (1913) schon hingewiesen. Der Vergleich Pfeffers mit einem in Bewegung befindlichen Pendel erweckt leicht eine andere, wenigstens sehr einseitige Vorstellung. Die Bezeichnung einer autonomen Rhythmik wäre, wenn nicht in dem von Semon angeregten, mnemischen Sinn gebraucht, den möglicherweise bestehenden Verhältnissen entsprechender. — Es liegen eine Anzahl Beobachtungen vor, die für das Vorhandensein solch einer autonomen Rhythmik sprechen, sie aber auch noch nicht beweisen. Es sei zunächst an das Aufblühen der Knospen von Calendula arvensis im Dunkeln erinnert (Stoppel und Kniep 1911). Man kann sie zu jeder beliebigen Tagesstunde zum ersten Öffnen bringen, ist aber diese erste Öffnungsbewegung ausgeführt, so folgen die nächsten im 24stündigen Rhythmus. Sogar verschiedene Blüten derselben Pflanze führen ihre Bewegungen unabhängig voneinander, aber jede in 24stündigen Zwischenräumen aus. — Ferner fand Pfeffer (1915, S. 54), daß die Blätter von Phaseolus vitellinus nach invers induziertem 12:12stündigem Rhythmus bei folgendem Dauerlicht nicht plötzlich wieder zu dem ursprünglichen, normalen Rhythmus zurückkehren, sondern den neuen Rhythmus zunächst annähernd beibehalten. Die Bewegung wird aber jeden Tag um einige (2 bis 3) Stunden beschleunigt, so daß die maximale Senkbewegung am 4. Tag schon um die Mitternachtsstunde fiel. Von da ab scheint sie sich konstant um diese Stunde zu halten. Daß dieser Augenblick früher liegt als bei den von mir beobachteten Dunkelblättern, mag auf der

dauernden Lichtwirkung oder anderen örtlich oder zeitlich wirkenden Einflüssen beruhen, die sich nicht ohne weiteres übersehen lassen. Schließlich spricht für einen 24stündigen Rhythmus im Pflanzenkörper der Umstand, daß die Normalkurven verschiedener Pflanzen voneinander stark abweichen, nur die großen Ausschläge sind zeitlich übereinstimmend. Dabei ist die Kurve eines Blattes, das möglichst ungestört sich bewegte, an den verschiedenen Tagen sehr ähnlich. So beobachtete ich häufig, daß eine bestimmte Zacke in der Kurve genau um dieselbe Stunde an verschiedenen Tagen von einem Blatt wiederholt geschrieben wurde, nicht aber von anderen gleichzeitig registrierenden Blättern. Hieraus geht also hervor, daß die kleinen Oscillationen nicht direkt durch die augenblicklich einwirkenden Außenfaktoren bestimmt sind, sondern von den inneren Bedingungen abhängen.

Pfeffer (1915, S. 34) beobachtete, daß von den Blättern der Albizzia lophantha in einem 6 : 6stündigen Beleuchtungswechsel entsprechende, abwechselnd größere und kleinere Schwingungen ausgeführt werden. Er glaubt dies durch das Eingreifen von tagesperiodischen Nachschwingungen in den induzierten Rhythmus erklären zu können. Bei Flemingia congesta dagegen sieht er dieselbe Erscheinung als ein besonderes Reaktionsvermögen dieser Pflanze an. Nach dem vorgelegten Material möchte ich in Hinsicht auf diese beiden Deutungsmodi nur so weit eingehen, als ich darauf verweise, daß bei Dauerlicht oder dauernder Dunkelheit und konstanter Temperatur nicht von konstanten Außenverhältnissen gesprochen werden kann, wenigstens nicht für chlorophyllhaltige und auch nicht für etiolierte Blattorgane. Etwas anderes ist es vielleicht für die farbigen Blumenblätter. Abweichend von den Laubblättern konnten in ihnen bisher keine elektrischen Ströme nachgewiesen werden. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß die Blüten von der Luftelektrizität unabhängig sind. Hierfür spricht das oben erwähnte Verhalten der Knospen von Calendula (Stoppel und Kniep, 1911, S. 388). Ist dem so, so wäre damit ein prinzipieller Unterschied zwischen den Schlafbewegungen der Blüten und denen der Laubblätter gefunden. Ein anderer Unterschied besteht außerdem noch in dem Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Bewegungen,

wenigstens bei A. Fischers (1890) geonyktinastischen Pflanzen und den Blüten. Der Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung der Blätter könnte auch auf eine Veränderung der elektrischen Ladung und damit einer Verschiebung des Energieverbrauches beruhen, denn das Sinken schwerer Partikelchen in einer Flüssigkeit verursacht bekanntlich das Auftreten elektrischer Ströme[1]. — Es kann sich aber auch um einen spezifischen Reiz der Schwerkraft handeln, der mit elektrischen Vorgängen in der Pflanze nichts zu tun hat. Hierfür spricht vielleicht die Tatsache, daß die Blätter bei Inversstellung stärkere Bewegungen ausführen als bei Normalstellung.

In der Literatur finden sich schon einige Angaben über den Einfluß der Luftelektrizität auf die Pflanzen. Es ist bei den bisherigen Versuchen jedoch nur der Einfluß des Luftpotentials berücksichtigt worden oder aber die Wirkung elektrischer Ströme auf die Pflanzen. Da die Resultate, die vielfach nur auf Versuchen mit wenigen Pflanzen beruhen, sehr widersprechend sind, so will ich auf die Arbeiten an dieser Stelle nicht eingehen. Der Einfluß der Luftelektrizität auf das Wachstum soll durch weitere Versuche noch geprüft werden, eine Arbeit, die zahlreiche, langwierige Beobachtungen und daher einen größeren Zeitraum beanspruchen wird. Die ältere Literatur über den Einfluß der Luftelektrizität ist zusammengestellt von Euler (1899). Später fand Lemström (1902) einen begünstigenden Einfluß der Elektrizität auf die Pflanzen, während Hedlund (1913) bei Wiederholung dieser Versuche den Erfolg nur auf Zufälligkeiten zurückführte. Lesage (1913) prüfte den Einfluß des Luftpotentials an 3 Daturapflanzen. Er kam zu einem negativen Resultat, da er die schlechtere Entwicklung der im

[1]) Es sei hier auf die soeben erschienene Arbeit von Gisela und Friedl Weber über die »Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität«, Jahrb. f. wiss. Bot. 1916, verwiesen. Nach Ansicht der Verff. ist die Fallgeschwindigkeit der Stärkekörner abhängig von der jeweiligen Plasmaviskosität. Über die Ursachen der Veränderung der Plasmaviskosität sagt die Arbeit nichts aus. — Sollte sich die oben angedeutete Vermutung über das Wesen der Geoperzeption als richtig erweisen, so würde die Plasmaviskosität die Folge des durch den elektrischen Strom bedingten Stofftransportes sein, und dadurch dann die Fallgeschwindigkeit auch der massigeren Einlagerungen wie der Stärkekörner verändert werden. Zu einer weiteren Diskussion dieser Frage fehlt hier leider der Raum.

Freiland unter einem Drahtkäfig stehenden Pflanze auf die durch das Gitter gehemmte Transpiration zurückführte. —

Die Leitfähigkeit der Atmotphäre ist in der mir vorliegenden Literatur in bezug auf die physiologischen und speziell energetischen Vorgänge in der Pflanze nicht berücksichtigt worden.

Zum Schluß sei noch darauf hingewiesen, daß auch im tierischen Organismus eine Reihe von Funktionen nachgewiesen sind mit 24stündiger Periodizität und einem Rhythmus, der zeitlich den Bewegungen der Bohnenblätter ziemlich parallel geht. So haben die Kurven der Pulsfrequenz, des Blutdruckes, der Temperatur und Atmung ihre Kulminationspunkte in den frühen Morgenstunden. Durch eine veränderte Lebensweise — Arbeiten und Essen in der Nacht, Schlafen am Tage — ließen sich zwar weitgehende Modifikationen, aber nicht eine wirkliche Umkehr der Kurve erzielen. Unsere Antipoden halten aber sicherlich dieselben Perioden in bezug auf die Tageszeit ein wie wir Europäer, sie müssen daher durch einen mit der Stellung der Sonne wechselnden Faktor reguliert werden. Ohne irgendwelche Behauptungen aufstellen zu wollen, drängt sich mir die Frage auf, ob die Bezeichnung des Schlafes für die Bewegungen der Blätter nicht eine tiefere Berechtigung hat, als die durch die zeitliche Übereinstimmung mit dem Schlaf der Tiere bedingte.

X. Zusammenfassung der Resultate.

1. Im Dunkeln und bei konstanter Temperatur erzogene Bohnenblätter geben Bewegungskurven, die untereinander darin übereinstimmen, daß die tiefste Senkbewegung des Blattes stets in den ersten Morgenstunden — meist zwischen 2 und 4 Uhr — angezeigt wird. Die kleinen Oscillationen sind individuell verschieden, treten aber entweder bei beiden Blättern derselben Pflanze oder bei keinem derselben auf. Sie sind also eine Funktion des Gesamtstoffwechsels der Pflanze.

2. Kleinere Temperaturschwankungen von 1 bis 2^0 bringen keine Veränderungen dieser Normalkurven hervor, größere, plötzliche dagegen (7^0, eventuell auch schon weniger) unterdrücken die Realisation der Bewegungen und üben einen nachhaltig schädigenden Einfluß auf die Pflanze aus.

3. Die Angriffsrichtung der Schwerkraft ist bei Phaseolus ausschlaggebend für die Richtung der Blattbewegungen. In allen Fällen, bei normal, invers und horizontal aufgestellten Pflanzen neigt sich die Blattspitze in den frühen Morgenstunden am meisten der Erde zu. Auf dem Klinostaten geben die Blätter, deren Stiel senkrecht zur horizontalen Klinostatenachse orientiert ist, die Periodizität der Bewegungen bald auf, bei //-Orientierung des Stiels mit der Achse bleibt die Periodizität der Bewegungen entweder erhalten aber um 12 Stunden verschoben, oder die Bewegungen werden auch unregelmäßig. — Bei Dauerreizung von zirka 5 g auf der Zentrifuge mit Vertikalachse bewegen sich die mit dem Stiel nach der Mitte befestigten Blätter periodisch, aber auch zeitlich um mehrere Stunden verschoben weiter. Die mit dem Stiel nach außen befestigten, also proximal gereizten Blätter, bewegen sich unregelmäßiger, lassen aber Spuren des Rhythmus in zeitlich normaler Orientierung erkennen.

4. Blätter solcher Bohnenpflanzen, deren Samen in Java oder Amerika gereift sind, geben nach Aufzucht in Dunkelheit und bei konstanter Temperatur Bewegungskurven, die zeitlich vollständig mit denen des europäischen Pflanzenmaterials übereinstimmen.

5. Die Normalkurven der Bohnenblätter entsprechen in ihrem zeitlichen Verlauf der aus der Leitfähigkeit der Atmosphäre zu den verschiedenen Tageszeiten sich ergebenden Kurven.

6. Die Normalkurve der etiolierten und grünen Bohnenblätter erleidet in den meisten Fällen erhebliche Störungen durch Anfassen des Topfes und der Blätter sowie durch Isolation des Topfes vom Erdboden durch einen Glasteller. Diese Störungen werden noch erheblicher und führen meist zu ganz unregelmäßigen Bewegungen, wenn die Pflanzen innerhalb eines rings geschlossenen, feinen, geerdeten Gitters isoliert aufgestellt werden. Bei grünen Pflanzen kann die normale Bewegung durch dauerndes Aufladen des Topfes vermittelst Anschluß an den +- oder —-Pol der elektrischen Stadtleitung (220 Volt) wieder hervorgerufen werden. Dunkelpflanzen geben bei dieser Behandlung ihre Bewegungen ganz auf. Schwächere Ladungen scheinen bei Dunkelpflanzen gleichfalls günstig auf die Bewegungen zu wirken. —

Innerhalb eines + geladenen Gitters, isoliert stehend, führen grüne und etiolierte Blätter regelmäßige Bewegungen im normalen Rhythmus aus. Der Typus der Kurve verändert sich nach Entfernen der Isolation, die normale Periodizität bleibt aber erhalten. — Ist das Gitter — geladen, so treten in den meisten Fällen Störungen in der Regelmäßigkeit als auch in der Intensität der Bewegungen ein.

Der Charakter oder die Mittellage der Bewegungskurve erleidet eine Veränderung durch Steigerung der Leitfähigkeit der Atmosphäre durch die Asche von Gasglühstrümpfen. Radium wirkt auf die Dunkelpflanzen in den meisten Fällen schädigend. —

Die Resultate sind auf Grund von 270 Versuchen zusammengestellt.

Basel, Botan. Anstalt 1916.

Literaturverzeichnis.

Baranetzky, Die tägliche Periodizität im Längenwachstum der Stengel. Mém. de l'Acad. d. sc. de St. Pétersbourg. 7. Serie. 1879. **27.**

Baudisch, Dr. O., Zur Frage der Assimilation anorganischer, stickstoffhaltiger Verbindungen in den Pflanzen. Die Naturwissenschaften. 2. Jahrg. 1914. 199—204 u. 229—232.

Biedermann, Elektrophysiologie. 1895.

Bernstein, Elektrobiologie. Die Wissenschaft. Heft 44. Braunschweig. 1912.

Burdon Sanderson, Philos. Transact. 1882. I. **173,** 8. 1888. **179.** Biolog. Centralbl. II. 1882/83. 481. IX. 1889/90. 1.

Czapek, Ausblicke auf biologische Adsorptionserscheinungen. Festband. Pringsh. Jahrb. 1915. 84—111.

Dorno, Licht und Luft im Hochgebirge.

Elster und Geitel, Beiträge zur Kenntnis der atmosphärischen Elektrizität. Physik. Zeitschr. 1900. 1. Jahrg. 245.

Endler, J., Über den Durchtritt von Salzen durch das Protoplasma. Biochem. Zeitschr. 1912. **45,** 359—411.

Ernest Dr. A. und Žáček, Dr. A., Über die Wirkung der Koniferen auf die Leitfähigkeit der Luft. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. Math.-naturw. Kl. 1913. **9,** 1—2.

Euler, Hans, Über den Einfluß der Elektrizität auf Pflanzen. I. Öfversigt of Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. 1899. **56,** 609—629.

Fischer, Alfred, Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Bot. Ztg. 1890. **48,** 673, 689, 705.

Gager, C. Stuart, Radioactivity a Factor in Plant Environment. Science N. S. 1907. **25,** 263.

Godlewski, Über die tägl. Periodizität des Längenwachstums. Ann. d. Akad. d. d. Wissensch. z. Krakau. 1889. **55.**

Haake, O., Über die Ursachen elektrischer Ströme in Pflanzen. Flora. 1892. **72,** 454—487.

Hannig, E., Untersuchungen über die Verteilung des osmotischen Drucks in der Pflanze in Hinsicht auf die Wasserleitung. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1912. **30,** 194—204.

Hartig, Neue Beobachtungen über Blitzbeschädigung der Bäume. Centralbl. f. d. gesamte Forstwesen. 1899. **25,** 360.

Hedlund, Till frågan om luftelektricitetens inflytande på växternas utveckling. Berättelse om verksamheten ud Alnarps Lantbucks-och Mejeriinstitut. 1913.

Jost, L., Beiträge zur Kenntnis der nyctitropischen Bewegungen. Pringsh. Jahrb. 1898. **31,** 345.

—, Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. 1913.

—, Versuche über die Wasserleitung in der Pflanze. Zeitschr. f. Bot. 1916. **8,** 1—55.

Kähler, K., Die Schwankungen des luftelektrischen Leitvermögens und des vertikalen Leitungsstromes am Erdboden. Ergebnisse der meteorologischen Beobachtungen in Potsdam. 1911. 16—31.

—, Luftelektrizität. 1913. Sammlung Göschen.

Karsten, G., Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. Zeitschr. f. Botan. 1915. **7,** 1—34.

Klebs, G., Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten. Pringsh. Jahrb. Festband. 1915. 734—792.

Klein, B., Zur Frage über die elektrischen Ströme in Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1898. **16,** 335—346.

Küster, a) Über die Entstehung Liesegangscher Zonen in kolloidalen Medien. Sitzber. d. niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde. Bonn. 1913.
b) Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Beiträge zur entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen. Heft 1. Jena. 1913.

Lemström, Selim, Epérience sur l'influence de l'électricité sur les végetaux. Commentationes variae in memoriam actorurum CCL annoum. Eddidit Universitas Helsingforiensis. 1902.

Lesage, Pierre, Contribution à la critique des expérience sur l'action de l'électricité atmosphérique sur les plantes. Compt. rend. de l'Acad. 1913. **157,** 784—786.

Mache u. Schweidler. Die atmosphärische Elektrizität. 1912. Die Wissenschaft. Heft 30.

Molisch, H., Das Treiben von Pflanzen mittelst Radium. Sitzber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Kl. 1912. 121.

Moore, B., D. Sc., F. R. S. and Welster, T. A., Synthesis by Sunlight in Relationship to the Origin of Live. Synthesis of Formaldehyde from Carbon Dioxide and Water by Inorganic Colloids acting as Transformers of Light Energy. Proc. of the Roy. Soc. London. 1914. Serie B. **87,** 163—176.

Munk, H., Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der Dionaea muscipula. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1870. 30.

Nathanson, Stoffwechsel der Pflanzen. 1910.

Osterhout, W. J. V., Some quantitative researches on the permeability of plant cells. The plant world. 1913. **16**, 129—144.

Pantanelli, Über Ionenaufnahme. Pringsh. Jahrb. Festband. 1915. 689—732.

Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 1904. **2**.

—, Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. d. math.-phys. Kl. d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1907. **30**.

Pfeiffer, Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Abh. d. math.-phys. Kl. d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1915. **34**.

Pringsheim, E., Wasserbewegung und Turgorregulation. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1906. **43**, 111.

Remy, H., Beiträge zum Hydratproblem II. Eine neue Methode zur Bestimmung der elektrolytischen Wasserüberführung. Zeitschr. f. physik. Chemie. 1915. **89**, 529—569.

Rutgers, A. A. L. und Went, T. A. F. C., Periodische Erscheinungen bei den Blüten des Dendrobium crumenatum Lindl. Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg. 2. Serie. 1915. **14**, 129—160.

Simon, Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. Pringsh. Jahrb. 1914. **54**, 71—187.

Stahl, Die Blitzgefährdung der verschiedenen Baumarten. Jena. 1912.

Stoklasa, J. Über die Einwirkung der ultravioletten Strahlen auf die chlorophyllhaltige Zelle. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1914. **24**, 193—203.

—, Über den Einfluß der ultravioletten Strahlen auf die Vegetation. Sitzber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Kl. Abt. I. 1911. **120**, 195—216.

—, Sebor, J., Zdobnicky, V., Sur la synthèse de sucre par les émanations radioactives. Compt. rend. de l'Acad. 1913. **156**, 646—648.

Stoppel, R., Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten. Zeitschr. f. Bot. 1910. **2**, 369.

—, Über die Bewegungen der Blätter von Phaseolus bei Konstanz der Außenbedingungen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1912. **30**, 29.

—, u. Kniep, H., Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten. Zeitschr. f. Bot. 1911. **3**, 369.

Tröndle, A., Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Pringsh. Jahrb. 1910. **48**, 171—282.

—, Über die Permeabilität der Wurzelspitze für Salze. Actes de la Société helvétique des Sciences nat. 1915. II. Partie. 203.

—, Untersuchungen über die geotropische Reaktionszeit und über die Anwendung variationsstatistischer Methoden in der Reizphysiologie. Neue Denkschriften der schweiz. naturf. Gesellsch. 1915. **51**, 1—83.

Tschirch, A., La membrane siège du travail chimique. Bull. de la Société Vaudoise des sciences nat. 1915. Nr. 185. **50**, 297.

Tubeuf, Dr. von, Die Gipfeldürre der Fichten. Naturwissensch. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtschaft. I. 1903. 1—9.

—, Über den anatomisch-pathologischen Fund bei gipfeldürren Nadelhölzern. Ebenda. I. 1903. 309, 367, 413, 417.

—, Beobachtungen über die elektrischen Erscheinungen im Walde. IV. Absterben ganzer Baumgruppen durch den Blitz. Ebenda. III. 1905. 493.

—, und Zehnder, Dr., Über die pathologische Wirkung künstlich erzeugter elektrischer Funkenströme auf Leben und Gesundheit der Nadelhölzer. Naturwissensch. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtschaft. I. 1903. 448—461.

Ursprung, A., und Blum G., Der periodische Wechsel des osmotischen Druckes. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1916. Heft 2. 105—123.

—, —, Über die Verteilung des osmotischen Wertes in der Pflanze. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1916. **34**, 88—104.

Usher, F. L., and Priestley, J. H., The mechanism of Carbon Assimilation. Part. III. Proceed. of the Roy. Soc. London. 1912. **84**, 101—112.

Went, F. A. F. C., and Rutgers, A. A. L., On the influence of external conditions on the flowering of Dendrobium crumenatum Lindl. Koninklijke Akademie von Wetenschappen te Amsterdam. Proceed. of the Meeting of Saturday. 1915. **18**, 526—530.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): Stoppel Rose

Artikel/Article: Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von Phaseolus multifiorus von verschiedenen Außenfaktoren. 609-684