

Über die Bewegungserscheinungen der Perigonblätter von Tulipa und Crocus

von

Dr. Alfred Burgerstein.

Schon vor beinahe zwanzig Jahren beschäftigte ich mich mit Studien über den Einfluss äußerer Bedingungen auf die Apertur und Clausur der Perianthien. Infolge anderweitiger literarischer Arbeiten blieben diese Untersuchungen bis jetzt unvollendet. Nachdem nun seither Abhandlungen mehrerer Autoren über den Öffnungsmechanismus der Blüten erschienen sind, so scheint es mir doch an der Zeit zu sein, wenigstens einen Theil meiner Aufzeichnungen zu veröffentlichen. Im Folgenden stelle ich meine bisherigen experimentellen Beobachtungen an Tulipa Gesneriana, Crocus vernus und luteus zusammen. Die Versuche wurden theils im pflanzenphysiologischen Institute der Wiener k. k. Universität, theils im physikalischen Kabinet der hiesigen Anstalt gemacht.

Alle Literaturangaben stimmen darin überein, dass geschlossene Tulpen- und Crocusblüten nach Temperatursteigerung zum Öffnen, und dass geöffnete Blüten bei Temperaturabfall zur (vollständigen oder partiellen) Schliessung gebracht werden können.¹⁾

Was den Einfluss äußerer Bedingungen betrifft, so möchte ich nicht behaupten, dass der Feuchtigkeitsgehalt des umge-

¹⁾ Senebier, Physiologie végétale. tom. IV 322.

Hoffmann, H., Untersuchungen über den Pflanzenschlaf. Gießen 1851.

Hofmeister, Über die Mechanik der Reizbewegungen Flora. 45. Jahrg. 1862.

Royer, Essai sur le sommeil des plantes. Annal. sc. nat. Bot. 5. sér. tom. IX. 1868.

Pfeffer, W., Untersuchungen über Öffnen u. Schließen d. Blüten. Physiol. Unters. Leipzig 1873.

Batalin, A., Über die Ursachen der periodischen Bewegungen der Blumen- und Laubblätter. Flora 56. Jahrg. 1873.

Duchartre, Influence de la température sur l'épanouissement des fleurs de Crocus.

Bull. soc. bot. de France tom. XXX. 1883.

Hansgirg, A., Phytodynamische Untersuchungen. (Prag) 1890.

Erzherz. Rainer-Gymn.

benden Mediums gar keine Bedeutung hätte; wenn er aber eine Rolle spielt, so kann diese nur eine sehr untergeordnete sein; denn meine Beobachtungen lehrten, dass sich Tulpen- und Safranblüten, wenn sie nicht welk oder zu alt sind, bei einer Wärmesteigerung (innerhalb gewisser Temperaturgrenzen) öffnen, ob sie sich hiebei in trockener oder in feuchter Luft oder unter Wasser befinden; dass sie sich öffnen können, wenn sie aus trockener Luft in (wärmere) feuchte Luft, oder unter Wasser gebracht werden, und dass sie ebenso Öffnungsbewegungen ausführen, wenn sie aus kaltem Wasser in höher temperierte trockene oder feuchte Luft übertragen werden. Nicht so prompt wie das Öffnen, erfolgt in vielen Fällen, namentlich bei der Tulpe, die Schließung. Zur Clausur ist häufig, selbst bei starkem Temperaturabfall längere Zeit nöthig, worauf ich noch zurückkommen werde.

Es ergibt sich zugleich, dass die Ausbreitung des Perigons bei *Tulipa* und *Crocus* nicht eine Transpirationserscheinung sein kann. Ich erwähne dies deshalb, weil es nach den Untersuchungen von Wiesner¹⁾ Pflanzen gibt, deren Blüten sich infolge eines Wasserverlustes öffnen, der entweder durch directe Transpiration, oder durch Rückleitung des Wassers zu den relativ stark transpirierenden Blättern veranlasst wird.

Was den Einfluss des Lichtes betrifft, so gibt Duchartre, der mehrere *Crocus*-Arten darauf untersuchte, an, dass das Licht auf das Bewegungsvermögen des Perigons ohne Wirkung sei, und Hansgirg fand, dass unter Wasser gehaltene Tulpenblüten auch bei intensiver Beleuchtung geschlossen bleiben, so lange die Temperatur des Wassers nicht erhöht wird.

Dagegen konnte Pfeffer, der diesbezüglich sehr sorgfältige Versuche mit *Crocus vernus* und *luteus* ausführte, nach Lichtentziehung und Temperatursteigerung von 19,4 auf 19,7° C. Schließungsbewegung, nach Belichtung und gleichzeitiger Temperaturerniedrigung von 19,7 auf 19,5° C. Öffnungsbewegung konstatieren.

Gegenüber Hansgirg möchte ich bemerken, dass bei Tulpenblättern die Bewegungen bei Temperaturschwankungen, die innerhalb Decimalen eines Celsiusgrades liegen, so gering sind, dass sie nur durch feine Messapparate festzustellen sind.

Arcangeli²⁾ glaubt aus einer Beobachtung, nach der sich Blüten von *Tulipa saxatilis* im directen Sonnenschein, jedoch nicht im schwach diffusen Lichte öffneten, folgern zu können, dass bei dieser Pflanze die directen Sonnenstrahlen die Hauptursache der

¹⁾ Studien über das Welken von Blüten und Laubsprossen. Sitzb. der k. Akad. der Wissensch. Wien. 86. Bd. 1882.

²⁾ Sulla *tulipa saxatilis*. Bulletino della soc. botan. italiana 1894.

Bewegung sind („sembra quindi che la radiazione solari direkte sieno la causa principale dei movimenti“). Nachdem aber Arcangeli keine Temperaturangaben macht, so weiß man nicht, welcher Antheil des directen Sonnenlichtes den Lichtstrahlen und welcher den Wärmestrahlen zufällt.

Wenn es auch richtig ist, dass das Licht keine Bedingung für die Lageänderung der Perigonblätter bildet, da man Tulpen und Crocusblüten ebensogut in völliger Finsternis wie im Lichte beliebiger Intensität zur Eröffnung und Schließung bringen kann, so folgt daraus doch noch nicht, dass das Licht weder eine directe noch eine indirecte Wirkung (durch Umsatz der absorbierten Lichtstrahlen in Wärme) ausüben würde. Keineswegs ist der Lichteinfluss ein wesentlicher. Deshalb ist auch Heliotropismus ausgeschlossen, ebenso wie Geotropismus, da die Bewegungen gleichsinnig bei jeder Lage des Blattes im Raume stattfinden.

Der eigentliche Motor ist die Wärmeänderung in Verbindung mit Spannungsverhältnissen. Die Angabe von Batalin, „dass die Bedingungen (Erhöhung der Temperatur), welche ein Öffnen der Blumen (Tulpen) befördern, des abends sehr schwach wirken oder gar keinen Einfluss ausüben“ ist falsch; richtig ist vielmehr die Beobachtung von Pfeffer, dass Tulpen und Crocusblüten zu jeder Tageszeit (am Morgen ebenso leicht wie am Abend) zum Öffnen und Schließen veranlasst werden können.¹⁾

Im Voraus sei noch bemerkt, dass die Tulpe nicht so reactionsfähig ist wie der Safran, dessen Perigonzipfel nach Pfeffer schon bei Temperaturschwankungen von 0,5° C. leichte Bewegungen ausführen können. Die folgenden von mir gemachten Aufzeichnungen bestätigen die Empfindlichkeit von Crocusblüten gegenüber kleinen Temperaturdifferenzen.

1. Eine geschlossene Blüte von *Crocus luteus* wurde vor einem Nordfenster eines großen Zimmers aufgestellt. Der Himmel war leicht und gleichmäßig bewölkt. Nachdem die Blüte sich bis zu einem gewissen Grade geöffnet hatte, begann die Messung der Entfernung der Spitzen zweier gegenüberstehender, vorher markirter Perigonblätter (eines äußeren und eines inneren). Die Distanz betrug in Millimeter:

1 ^h 00	15 ⁰	35 mm	2 ^h 30	16 ⁰	37 mm
15	15,5	40 mm	45	15,5	34 mm
30	16	44 mm	3 ^h 00	15,25	30 mm
45	16,5	46 mm	15	15,5	32 mm
2 ^h 00	16,5	47 mm	30	15,25	31 mm
15	16,25	41 mm			

¹⁾ Nach Duchartre soll *Crocus pusillus* nicht periodisch, sondern nur einmal sich öffnende Blüten haben.

Über die fortschreitende Bewegungsgeschwindigkeit der Perigonblätter wurden für kleine Zeitdifferenzen noch keine ziffermäßigen Daten gewonnen. Ich reproduciere daher einige meiner Beobachtungsreihen, bei denen eingewurzelte Topfpflanzen verwendet wurden.

2. Eine bei 9^o geschlossene Blüte von *Crocus vernus* wurde in einen Raum übertragen, dessen Temperatur während der andert-halbstündigen Versuchszeit zwischen 18—18,5^o C. schwankte. Die Entfernung zweier gegenüberstehender Perigonspitzen betrug in Millimeter:

8 ^h 30	0 mm	9 ^h 00	20 mm	9 ^h 30	29 mm
35	2 mm	05	21,5 mm	35	30 mm
40	5 mm	10	23 mm	40	31 mm
45	11 mm	15	25 mm	45	32 mm
50	15 mm	20	26 mm	50	33 mm
55	17 mm	25	28 mm	55	33 mm

Demnach betrug die Öffnungszunahme nach je fünf Minuten in Millimeter:

2, 3, **6**, 4, 2, 3, 1,5, 1,5, 2, 1, 2, 1, 1, 1, 1, 1, 0.

3. Bei einem zweiten Exemplar unter denselben Bedingungen:

1,5, 5, **6,5**, 5, 3, 2,5, 2,5, 2, 2, 2, 1, 2, 1, 1, 0, 0.

4. Zwei *Crocus*blüten hatten sich bei ca. 19^o innerhalb zwei Stunden geöffnet; a) auf 73, b) auf 68 mm Distanz. Nach Übertragung in einen anderen Raum fand die Rückbewegung bei 14—15^o statt.

	a)	b)		a)	b)
11 ^h 45	73	68 mm	2 ^h 00	40	28 mm
12 ^h 00	71	65 mm	15	34	23 mm
15	67	59 mm	30	29	20 mm
30	65	54 mm	45	24	17 mm
45	63	51 mm	3 ^h 00	20	14 mm
1 ^h 00	59	48 mm	15	15	11 mm
15	55	43 mm	30	11	9 mm
30	50	37 mm	45	8	7 mm
45	45	33 mm	4 ^h 00	6	6 mm

Die Amplitude nahm somit nach je 15 Minuten ab um Millimeter:

a) 2, 4, 2, 2, 4, 4, 5, 5, 5, 6, 5, 5, 4, 5, 4, 3, 2

b) 3, 6, 5, 3, 3, 5, 6, 4, 5, 5, 3, 3, 3, 3, 3, 2, 1.

5. Eine bei 10^o geschlossene Blüte von *Crocus luteus* wurde in einen Raum übertragen, dessen Temperatur während der Versuchszeit zwischen 20—22^o schwankte.

8 ^h 00	0 mm	8 ^h 40	41 mm
05	6 mm	45	46 mm
10	14 mm	50	50 mm
15	19 mm	55	52 mm
20	23 mm	9 ^h 00	54 mm
25	26 mm	05	56 mm
30	31 mm	10	57 mm
35	36 mm	15	58 mm

Demnach betrug die Öffnungszunahme in je 18 Minuten:

6, **8**, 5, 4, 3, 5, 5, 5, 5, 4, 2, 2, 2, 1, 1 mm.

Hierauf die Schließungszunahme in 10 Minuten bei 12—14° C.:
4, 9, 8, 4, 6, 7, 6, 6, 3, 2 mm.

6. Eine (rothe) Tulpe, zufällig nach tetramerem Typus gebaut, (P 4+4, A 4+4) befand sich von 8^h 30 bis 9^h 40 in einer Temperatur von 18—19° C., hierauf bis 10^h 10 bei 12—13° C. Gemessen wurde der Abstand zweier opponierter äußerer Perigonblätter.

8 ^h 30	4 mm	9 ^h 10	72 mm	10 ^h 00	85 mm
35	10 mm	15	78 mm	10	82.5 mm
40	21 mm	20	82 mm	20	79 mm
45	34 mm	25	85 mm	30	75.5 mm
50	42.5 mm	30	86 mm	40	71 mm
55	50 mm	35	86 mm	50	69 mm
9 ^h 00	58 mm	40	86 mm	11 ^h 00	67 mm
05	65.5 mm	50	86 mm	10	65 mm

Daher Öffnungszunahme in je fünf Minuten: 6, 11, **13**, 8.5, 7.5, 8, 7.5, 6.5, 6, 4, 3, 1, 0, 0.

Dann Schließungszunahme in je 10 Minuten: 0, 1, 2.5, 3.5, 3.5, 4.5, 2, 2, 2.

7. Bei einer Tulpe wurden die äußeren Perigonblätter entfernt; gemessen wurde der Abstand zweier innerer Blätter. Temperatur von 8^h 50 bis 10^h: 19—20°; von 10—12^h: 13—14° C.

8 ^h 50	3 mm	9 ^h 35	79 mm	10 ^h 40	79 mm
55	9 mm	40	83 mm	50	75.5 mm
9 ^h 00	20 mm	45	87 mm	11 ^h 00	72 mm
05	33 mm	50	87.5 mm	10	70 mm
10	41.5 mm	55	87.5 mm	20	68 mm
15	49.5 mm	10 ^h 00	87.5 mm	30	66 mm
20	58 mm	10	87 mm	40	65 mm
25	65 mm	20	86 mm	50	64 mm
30	72.5 mm	30	83 mm	12 ^h 00	63 mm

Daher Öffnungszunahme in je 5 Minuten: 6, 11, **13**, 8·5, 8, 8·5, 7, 7·5, 6·5, 4, 4, 0·5, 0, 0.

Schließungszunahmen in je 10 Minuten: 5·5, 1, 3, 4, 3·5, 2·5, 2, 2, 2, 1, 1, 1.

8. Am folgenden Tage wurde der Versuch wiederholt.

Öffnungszuwachs nach je 10 Minuten: 7, **20·5**, 11·5, 9·5, 11, 6, 4·5, 3, 0 (Temp. 18—19°).

Abfall nach je 15 Minuten: 0·5, 2·5, 4·5, 4, 3, 3·5, 3, 3, 2. (Temp. 12—13°).

9. Eine große weiße Tulpe, vollkommen geschlossen, wurde in eine Temperatur von 19—20° C. gebracht. Die Entfernung der Perigonzipfel zweier opponierter Blätter (ein äußeres und ein inneres) betrug nach je 5 Minuten:

0, 2·5, 6·5, **11**, 2·5, 3·5, 3, 3, 2, 3, 2, 1, 1, 1, 0, 0, 0.

10. Bei einer anderen großen, gelbrothen Tulpe betrug die Distanzzunahme nach je 10 Minuten: Temp. (20—21° C.) 1, **10**, 8·5, 5·5, 5·5, 3, 2, 2, 1, 0, 1, 0 *mm*.

11. Bei einer mittelgroßen, gelben Tulpe nach je 10 Minuten: 11, **15**, 10, 7·5, 7·5, 4, 3, 1, 0, 0.

12. Bei einer Tulpenblüte wurden fünf Perigonblätter entfernt und hierauf am Fruchtknoten ein Gradbogen angebracht. Die Spitze einer am stehengebliebenen Perigonblatt mittelst Schellack befestigten Borste zeigte am Beginn des Versuches auf 2°. Der am Gradbogen nach je 5 Minuten abgelesene Öffnungswinkel betrug:

2, 3, 6, 11, 14, 17, 19, 21, 22, 23, 24, 24 Grade.

Daher die Zunahme des Öffnungswinkels: 1, 3, **5**, 3, 3, 2, 2, 1, 1, 1, 0.

Aus diesen Aufschreibungen und anderen Beobachtungen ergibt sich, dass während der Apertur die Bewegung der Blätter anfangs für kurze Zeit mit beschleunigter, dann mit verzögerter Geschwindigkeit fortschreitet. Es ist daher nicht richtig, wenn Pfeffer sagt, dass die Bewegung langsam beginnt und mit zunehmender Geschwindigkeit fortschreitet.

Die Ausbreitung erfolgt um so rascher, je höher die Temperatur ist. In Wasser, welches eine Temperatur von 30—35° besitzt, öffnen sich die Blüten in 15—20 Minuten oft so weit, dass die Blätter horizontal ausgebreitet sind. Viel langsamer als das Öffnen erfolgt im allgemeinen das Schließen. Bei Tulpen sind dazu, auch bei starkem Temperaturabfall, meist mehrere Stunden, ja bei älteren Tulpen selbst mehrere Tage nöthig. Die Angabe von Batalin, dass bei Tulpen „die Bewegung der Blumenblätter

4—5 Tage dauert", ist nicht zutreffend; nach meinen Beobachtungen kann sie 8—10 Tage dauern; gegen Ende der Anthese vermindert sich allerdings die Reaktionsfähigkeit; auch scheinen die frühblühenden Sorten gegen Temperaturschwankungen empfindlicher zu sein, als die spätblühenden. Die von Pfeffer beobachtete Nachwirkung der Wärme bei Temperaturabfall hat sich bei meinen Versuchen wiederholt gezeigt.

Von Pfeffer wurde ferner die Beobachtung gemacht, dass Tulpen- und Crocusblüten bei langsam steigender Temperatur sich bis zu einem gewissen (von verschiedenen Umständen abhängigen) Grade öffneten, bei Überschreitung dieses Temperatur-Maximums aber, eine, wenn auch nur partielle Schließbewegung, begannen. Diesen Wendepunkt der Bewegung fand Pfeffer bei Crocus vernus zwischen 27—29° C., bei Tulipa („Duc van Toll") bei etwa 20°.

Jost,¹⁾ der Pfeffers Versuche erweiterte und modifizierte, konstatierte jedoch, *a*) dass nach jeder durch Wärmesteigerung hervorgerufenen Öffnungsbewegung bei fernerhin gleichbleibender Temperatur nach einigen Stunden eine rückgängige Bewegung beginnt, die länger (bei Crocus bis zum völligen Verschluss) fort dauern kann, und *b*) dass eine Wärmesteigerung während des Rückganges der Bewegung zu einer weiteren Öffnung der Blüten führt. Jost kam also zu dem Resultate, dass es einen fixen oder maximalen Temperatursgrad für die rückläufige Bewegung nicht gibt.

Ich kann dies nur bestätigen. Aus meinen früher mitgetheilten Aufzeichnungen geht hervor, dass die Blütenöffnung anfangs mit sehr beschleunigter, bald aber mit verzögerter Geschwindigkeit fortschreitet, und dass also die Bewegung bei derselben Temperatur, bei der sie anfangs sehr energisch war, endlich gleich Null wird. Es war mir auch schon (lange bevor Jost seine Beobachtungen veröffentlichte) aufgefallen, dass in einigen länger dauernden Versuchsreihen trotz gleichbleibender Temperatur eine Rückbewegung der Blätter eintrat.

13. Ich greife, da ich damit jetzt nichts neues bringe, aus meinen Aufzeichnungen nur eine Versuchsreihe heraus. Eine abgeschnittene, geschlossene Tulpe wurde am 28. April um 4 Uhr p. m. in einen Raum gebracht, dessen Temperatur während der Versuchszeit zwischen 20—21° C. schwankte. Es betrug dann die lineare Entfernung der Spitzen zweier gegenüberstehender Perigonblätter:

¹⁾ Beiträge zur Kenntnis der nyctitropischen Bewegungen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. 31. Bd. 1898.

4 ^h 00	2·5 mm	5 ^h 10	51 mm	6 ^h 20	47 mm
10	3 mm	20	55 mm	30	41·5 mm
20	19 mm	30	56 mm	40	44 mm
30	29 mm	40	56 mm	50	43 mm
40	36 mm	50	54·5 mm	7 ^h 00	42 mm
50	42 mm	6 ^h 00	54 mm	10	41 mm
5 ^h 00	47·5 mm	10	53 mm	20	41 mm

Die Öffnungszunahme betrug somit nach je 10 Minuten: +0·5, +16, +10, +7, +6, +5·5, +3·5, +4, +1, 0, -1·5, -0·5, -1, -6, -2·5, -0·5, -1, -1, -1, 0.

Bringt man eine geschlossene Tulpen- oder Safranblüte in ein Medium (Luft, Wasser) von entsprechender Temperatur, so tritt Apertur ein, deren Größe und Geschwindigkeit von der Temperatursteigerung, sowie von der Varietät und Individualität der Blüte abhängt; bei demselben Wärmegrad, mag derselbe 15, 20, 25 oder 30° betragen, tritt nach einer gewissen Zeit die rückläufige Bewegung ein.

Was nun den Bewegungsmechanismus betrifft, so ist Pfeffer zu dem Ergebnis gekommen, dass man es nicht etwa mit abwechselnden Verlängerungen und Verkürzungen von Gewebepartien zu thun habe, sondern dass die Krümmungen und Lageveränderungen auf ungleichseitig gefördertem Wachstum beruhen. Pfeffer kam zu diesem Resultate durch folgende Erfahrung: An der krümmungsfähigsten Partie (im unteren Theile der Perigonblätter) wurden mit schwarzem Spirituslack Punkte aufgetragen und zwei leicht kenntliche Spitzen an diesen als Messungsmarken benützt. Zu den Messungen diente ein mittelst Mikrometerschraube bewegliches Ocularglasmikrometer, an dem die Theilstrichdistanz 0·0076 mm betrug, und mit dem bei 80facher Vergrößerung Strecken von 1·6 mm gemessen werden konnten. Es betrug die Verlängerung in Theilstrichen des Mikrometers:

nach dem Öffnen:

Crocus: Außenseite 0—1 Innenseite 3—7

Tulipa: „ 0—1 „ 4·5—6

nach dem Schließen:

Crocus: Außenseite 3—7·5 Innenseite 0—1

Tulipa: „ 3·5—5·5 „ 0—1

Es hatte also während des Öffnens der Blüte die Innenseite, während des Schließens die Außenseite der Krümmungszone an Länge zugenommen, während die entgegengesetzte Seite keine oder nur eine minimale (0·007 mm) Verlängerung, keinesfalls eine Verkürzung erfuhr.

Es wäre nun gewiss merkwürdig, dass durch Temperatursteigerung die Zellen der inneren Laminarhälfte, durch Temperaturabfall die der äußeren zu beschleunigtem Wachstum angeregt werden, dass ferner derselbe Wärmegrad einmal eine hyponastische, ein andermal eine epinastische Nutation bedingen, und dass das Wachstum unter Umständen fast blitzschnell erfolgen sollte. Denn Pfeffer selbst beobachtete, dass bei Crocusblüten nach Eintauchen in warmes Wasser günstigen Falles schon innerhalb einer Minute vollkommenes Öffnen erfolgen kann. Sollen nun die Blütenbewegungen nicht durch abwechselnde vorübergehende Verlängerung oder Ausdehnung antagonistischer Gewebecomplexe zustande kommen, sondern Wachstumserscheinungen sein, so können die Lage, resp. die Formveränderungen der Blätter nur unter gewissen Bedingungen erfolgen.

Pfeffer spricht sich (l. c.) darüber folgendermaßen aus: „Wie zur Realisierung von Wachstum überhaupt, müssen auch gewisse äußere Bedingungen erfüllt sein, damit das durch das Wachstum veranlaßte Öffnen und Schließen der Blüten zustande kommt. In einer Atmosphäre von Kohlensäure und ebenso im luftleeren Raum vermögen selbst sehr ansehnliche Temperaturschwankungen irgend eine Bewegung an den Blüten von Crocus nicht hervorzurufen. Ebenso ist Öffnen oder Schließen der Blüten erst nach Überschreitung eines spezifisch verschiedenen Temperaturminimum möglich“. Ob, resp. welche Versuche Pfeffer nach dieser Richtung hin gemacht hat, ist mir nicht bekannt, da er in seiner Abhandlung keine anführt.

Ich habe nun eine Reihe von Experimenten gemacht, aus denen hervorgeht, dass die Bewegungen des Perigons bei Tulipa und Crocus unmöglich Wachstumserscheinungen sein können.

a) Hohe und niedere Temperaturen.

14. Eine bei 6° geschlossene Crocusblüte wurde abgeschnitten, mit dem Stiel in ein mit Wasser (14°) gefülltes Becherglas gestellt und dann im Thermostaten einer Temperatur von 45° ausgesetzt; nach 15 Minuten war die Blüte ansehnlich geöffnet.

15. Eine andere Crocusblüte, ebenso behandelt, wurde in eine auf 52° erhitzte Luft gebracht; nach fünf Minuten (der Versuch wurde dann unterbrochen) hatte sie sich zum Theil ausgebreitet.

16. Eine bei 6° geschlossene Tulpe wurde abgeschnitten, mit dem Stiel in ein mit Wasser gefülltes Becherglas eingestellt und im Thermostat bei 52° C. belassen; nach 20 Minuten war die Blüte weit geöffnet.

17. Eine abgeschnittene, geschlossene Tulpe wurde unter Wasser getaucht, dessen Temperatur 48° C. betrug; nach 10 Minuten war sie weit geöffnet; herausgenommen und in freier Luft bis 18° aufgestellt, hatten die Blätter bald eine horizontale Lage angenommen.

18. Zwei Tulpen, die tagsüber in einem geheizten Zimmer standen, waren um 4^h 30 p. m. Temp. 19° auf 58 resp. 60 mm geöffnet. Dieselben wurden (im Februar) vor ein Nordfenster ins Freie gestellt. Temp. $+2^{\circ}$ C. Nach drei Stunden (Temp. $+1^{\circ}$ C.) betrug die Distanz 47, resp. 51 mm, am folgenden Morgen (Temp. 0°) 41, resp. 42 mm; in ein temperiertes Zimmer (18°) übertragen, öffneten sie sich bald auf 62 resp. 68 mm.

19. Eine bei 16° auf 46 mm geöffnete Crocusblüte kam in einen Raum von 9° , in dem sich die Öffnung bald auf 30 mm reduzierte; ins Freie gestellt, schloss sie sich bei einer Temperatur von -1.5 bis -1° in einer halben Stunde vollständig.

20. Drei Tulpen (roth, gelb, weiß), bei 19° geöffnet, kamen mit dem Stiel in ein mit Wasser gefülltes Becherglas. Hierauf wurde ein cylindrisches Glasgefäß bis zu $\frac{1}{3}$ Höhe mit einem Gemisch von Eis und Kochsalz gefüllt, das Becherglas nebst einem Thermometer in die Kältemischung eingestellt, mit einer Glasplatte bedeckt und hierauf das ganze vor einem Nordfenster aufgestellt. Die gemessenen Temperaturen waren (C.):

	Kältemischung	Luft
5^h p. m.	— 20	— 4
5 30	— 18.5	— 6
6 —	— 14	— 4
6 30	— 11	— 3
7 —	— 8	— 2
7 30	— 6	— 1

Die Öffnungsweite hatte sich in diesem Falle nicht verringert.

Die Wärmegrade von 50° und von 0° , welche Tulpen- und Safranblüten durch eine gewisse Zeit schadlos aushalten und dabei Öffnungs- und Schließbewegungen machen, liegen offenbar oberhalb ihrer maximalen, beziehungsweise unterhalb der minimalen Wachstumstemperatur.

b) Luftverdünnter Raum.

21. Eine intakte, geschlossene Tulpe, in einem möglichst luftdicht verschlossenen Topfe stehend, kam nebst einem auf einem Stativ befestigten Thermometer unter den Recipienten einer Luftpumpe, worauf unter diesem die Luft bis auf 45 mm Barometerstand verdünnt und fortwährend auf diesem gleichen Druck erhalten

wurde. Der ganze Apparat stand von 9^h 30 bis 11^h 30 in einem Raum, dessen Temperatur 12 — 13^o C. betrug. Die Blüte blieb geschlossen. Hierauf wurde der Apparat in einen anderen Raum übertragen und auf einem von der Sonne beschienenen Tische aufgestellt. Die Temperatur der Luft unter dem Recipienten stieg auf 21^o, und um 12^h 40 war die Tulpe vollkommen geöffnet. Dieselbe wurde, noch immer in verdünnter Luft stehend, wieder in den kälteren (ungeheizten) Raum zurückgebracht; um 4 Uhr war sie fast geschlossen.

22. Eine andere (gelbe) Tulpe stand vor dem Fenster und war bei 8^o geschlossen. Es wurde ein weites Lapisglas zum Theil mit Wasser gefüllt, die Tulpe abgeschnitten, ihr Stengel durch die centrale Bohrung eines Korkes in das Glas geschoben und hierauf der Raum zwischen Stengel und Bohrloch, sowie der Glasrand mit Knetwachs verschlossen. Nun kam die Tulpe nebst einem Thermometer und einem mit Chlorcalcium gefüllten Schälchen unter den Recipienten der Luftpumpe, worauf die Luft bis auf 20 mm Barometerstand verdünnt wurde. Beginn des Versuches: 8^h 30 a. m. Um 10 Uhr war die Blüte bei 19,5 — 20^o C. bis auf 54 mm Distanz geöffnet. Sie wurde dann aus dem Apparat genommen und in freier Luft aufgestellt, in der sie sich in weiteren 20 Minuten vollständig ausbreitete.

Sauerstoff, Wasserstoff.

23. Eine abgeschnittene, geschlossene Tulpe wurde in ein sogenanntes Hyacinthenglas so tief eingeschoben, dass sie sich in diesem expandieren konnte; dann wurde das Glas mit kaltem Wasser vollgegossen und (unter Wasser) mit Sauerstoffgas aus einem Gasometer gefüllt. Der Tulpenstengel wurde dann in der Mündung des Hyacinthenglases mittelst eines central gebohrten und halbierten Korkes fixiert. Ist alles vorbereitet, so dauert die ganze Manipulation (während welcher die Glasmündung submergiert bleibt) nur wenige Minuten. Das mit Sauerstoff gefüllte, die Tulpe enthaltende Glasgefäß wurde (mit der Mündung nach abwärts) in ein geräumiges, cylindrisches Gefäß gebracht, das Wasser von 37^o C. enthielt. Nach fünf Minuten begann sich die Tulpe auszubreiten und nach weiteren 15 Minuten (die Wassertemperatur war mittlerweile auf 35^o gesunken), war sie weit geöffnet. In freier Luft machte die Blüte weitere Schließungs- und Öffnungsbewegungen.

24. Am nächsten Morgen wurde derselbe Versuch mit *Crocus luteus* gemacht. Die Pflanze hatte zwei entwickelte Blüten. Das die beiden geschlossenen Blumen enthaltende Hyacinthenglas wurde in ein mit Wasser von 24^o gefülltes Cylindergefäß versenkt. Nachdem

sich innerhalb 30 Minuten beide Blüten stark geöffnet haben, wurde das laue Wasser aus dem äußeren Gefäße ausgegossen und durch kaltes (13°) ersetzt. Nach einer Stunde waren beide Blüten geschlossen.

25. Analoge Versuche wurden mit Wasserstoffgas gemacht. *Crocus vernus*. Anfangstemperatur des Wassers 28° . Beginn des Versuches $5^h 10$ p. m., Blüte geschlossen; um $5^h 20$ wenig, um $5^h 40$ ziemlich weit geöffnet.

26. *Tulipa*. Beginn des Versuches um $9^h 40$ a. m. Wassertemperatur 30° , Blüte geschlossen; um 10 Uhr zum Theil — um $10^h 20$ (Wassertemperatur 27°) stark geöffnet. Aus dem Wasserstoffgas herausgenommen und in freier Luft aufgestellt, schloss sie sich bei 14° in drei Stunden ziemlich weit und öffnete sich am folgenden Tage prompt bei 20° .

Kohlendioxyd.

27. Eine große, rothe Tulpe wurde in geschlossenem Zustande abgeschnitten und nebst einem Thermometer in ein Gläschen (ohne Wasser) gestellt, das am Boden eines hohen, cylindrischen Glasgefäßes stand. In dieses wurde durch eine halbe Stunde Kohlensäure (dargestellt aus $Ca CO_3 + 2H Cl$) eingeleitet, worauf das Cylindergefäß mit einem Glasdeckel mittelst Knetwachs verschlossen wurde. Diese Manipulation fand in einem Raume statt, dessen Temperatur $9^{\circ} C$. betrug.

Der ganze Apparat kam nun in einen Thermostat, dessen Temperatur während der Versuchszeit zwischen $25-26^{\circ}$ schwankte. Nach 15 Minuten waren die äußeren Perigonblätter etwas auseinandergetreten; nach 30 Minuten war schon eine deutliche Öffnung constatierbar, nach 45 Minuten waren die Blätter fast horizontal ausgebreitet. Das eingeschlossene Thermometer zeigte $21.5 C$. Der Versuch wurde unterbrochen; ein brennender Holzspan verlöschte schon im obersten Theile des Cylindergefäßes.

28. Eine zweite Tulpe wurde ebenso behandelt. Im Thermostaten öffnete sich die Blüte bei $25-26^{\circ}$ in einer halben Stunde auf $60 mm$ Distanz; der Apparat wurde in einen kühlen Raum übertragen, wo sich die Blüte im Kohlendioxyd nach zwei Stunden ziemlich weit schloss.

29. Ein analoger Versuch wurde mit einer Topfpflanze von *Crocus vernus* ausgeführt; der Topf wurde mit Stanniol verschlossen. Im Thermostaten hatte sich die Blüte in 25 Minuten fast vollständig geöffnet. Der Aufenthalt in der Kohlensäure hatte der Pflanze nicht geschadet; denn die Blüte schloss sich, in freier Luft aufgestellt, bei 9° in 40 Minuten.

Flüssigkeiten.

30. Zu der folgenden Serie von Versuchen kamen abgeschnittene Tulpen zur Verwendung. Das Ende des Blütenstieles wurde mit Bleifolie umwickelt, um eine stabile Gleichgewichtslage in der Flüssigkeit zu erzielen. Die Temperatur der letzteren schwankte, alle Versuche einbegriffen, zwischen 25–40° C. Die Ausbreitung des Perigons wurde konstatiert in:

0,1, 0,25, 0,5, 1 procentigen Lösungen von Kaliumnitrat, Kupfersulfat und Eisensulfat; in 0,1, 0,25, 0,5 procentigen Lösungen von Natriumchlorid, in 0,1, 0,25 procentigen Lösungen von Magnesiumsulfat und Tannin, in 0,1 procentiger Sublimatlösung und in wässriger Jodlösung. Andere Substanzen wurden nicht verwendet.

Dagegen erfolgte auch bei günstiger Temperatur keine Öffnung in 1, 1,5, 2 procentigen Lösungen von Natriumchlorid, beziehungsweise Magnesiumsulfat, offenbar infolge beginnender Plasmolyse und dadurch bedingter Herabsetzung des Zellurgors, die sich an den Blumenblättern auch äußerlich bemerkbar machte.

Es hat sich somit herausgestellt, dass die Blüten von *Tulipa Gesneriana*, *Crocus vernus* und *luteus* Öffnungsbewegungen ausführen, die oberhalb des Temperaturmaximums für das Wachstum liegen und dass diese Blüten Schließungsbewegungen auch bei solchen Wärmegraden zeigen, die unterhalb des Temperaturminimums für das Wachstum fallen. (Für Tulpenblüten fand ich die untere Wachstumstemperatur bei 7–8° C.). Es hat sich ferner ergeben, dass die Bewegungen auch im luftverdünnten Raume (20 mm Barometerstand), in reinem Sauerstoff-, Wasserstoff- und Kohlenoxydgas erfolgen, ebenso in wässrigen Lösungen verschiedener (auch solcher für die Pflanze schädlicher) Salze, vorausgesetzt, dass der Konzentrationsgrad der Lösung nicht schon plasmolytisch wirkt.

Daraus folgt, dass jene Lageänderungen der Perigonblätter, die zur Apertur und Clausur der Blüte führen, nicht Wachstumserscheinungen sind.

Pfeffer hat sich auch dahin ausgesprochen, dass bei den in Rede stehenden Bewegungen (die dieser Autor, wie schon gesagt, durch einseitig gefördertes Wachstum entstanden findet) „sicherlich Änderungen der Gewebespannung hervorgerufen werden, dass aber die Gewebespannung nicht die bedingende Ursache, sondern eine durch die Wachstumsvorgänge hervorgerufene Erscheinung sei.“

Meine Ansicht hingegen geht dahin, dass Spannungsänderungen in den Geweben der Perigonblätter die bedingende Ursache ihrer Krümmungsänderungen sind, und dass

unter normalen Verhältnissen das Wachstum nur eine Begleiterscheinung bildet. Allerdings sind Tulpen und Crocusblüten nur so lange öffnungs- und schließungsfähig, so lange sie wachsen; aber Lageänderung und Wachstum sind zwei Processe, die neben einander laufen. Das Wachstum findet nur während des Vorhandenseins der Wachstumsbedingungen statt, und schreitet nicht nur während der Bewegung, sondern auch während der — offenen oder geschlossenen — Ruhelage der Perigonblätter fort, während das Öffnen und Schließen der Blüten auch unter Bedingungen erfolgen kann, bei denen Wachstum ausgeschlossen ist.

Bezüglich der Tulpe habe ich gefunden (durch directe Messung der Entfernung von Tusche-Marken, die in gleichen Abständen von der Basis bis zur Spitze der Blätter aufgetragen wurden), dass während der Zeit der Reactionsfähigkeit auf Temperaturänderung der Längenzuwachs des ganzen Blattes etwa 20 Procent seiner Länge, der Längenzuwachs im untersten Viertel etwa 45 Procent dieser Partie beträgt.

Demnach ist auch die Angabe von Batalin (l. c. p. 451), „dass bei Tulpe und Crocus das Wachstum nur im unteren Drittel oder Viertel der Blumenblätter bemerkbar ist“, nicht correct. Die eigentliche Bewegungszone liegt übrigens etwa im unteren Fünftel des Blattes.

Für das basale Viertel berechnete ich bei mittlerer Temperatur eine absolute (an der Außenseite gemessene) Längenzunahme von 0.035 mm pro Stunde, welcher Wert 4.6 Theilstrichen des von Pfeffer benützten Ocularmikrometers entspricht.

Das Perigonblatt der Tulpe (Crocus habe ich nicht untersucht) besteht aus zartwandigem Parenchym (Mesophyll), das von Spiralgefäßen durchzogen wird. Die Oberhaut setzt sich aus langgestreckten, dünnwandigen Zellen zusammen, welche Plasma und Kern führen. An den äußeren Blättern hat die Epidermis der Außenseite breite, oft wellig contourierte Zellen und führt je nach der Blütenvarietät 20 — 40 Stomata (darunter auch Zwillingspaltöffnungen) pro Quadratmillimeter; die Innenepidermis hat schmälere, fast ebeflächige Zellen mit feinstreifiger Cuticula und nur sporadisch vorkommende Spaltöffnungen. Die inneren Perigonblätter sind im wesentlichen ebenso gebaut; die Zahl der Stomata ist jedoch geringer als beim äußeren Blattkreis.

Jede der beiden Epidermen ist negativ gespannt; die äußere stärker als die innere. Das Maximum der Gewebespannung liegt im basalen Theile des Blattes. Das Mesophyll ist positiv gespannt.

Die Bewegungserscheinungen erkläre ich mir in folgender Weise: Durch entsprechende Erhöhung der Temperatur vermindert sich bei der geschlossenen Blüte die positive Spannung des Innenparenchyms; die Concavität verringert sich (außer an der Blattbasis oft auch an den oberen Seitenrändern der Blätter, die bei geschlossenen Tulpen nicht selten concav nach innen gekrümmt sind) und geht endlich in die convexe über. Dabei muss die Spannung der Außenepidermis abnehmen, die der Innenepidermis zunehmen. Diese Spannungsänderungen erfolgen bei langsamer Eröffnung der Blüte anfangs und nur für kurze Zeit rasch, dann aber bei gleichbleibender Temperatur immer langsamer, bis endlich die Öffnungsbewegung gleich Null wird. Das Bestreben der Innenepidermis, ihre hohe Zugspannung zu vermindern, macht sich endlich so weit activ geltend, dass die rückläufige Bewegung beginnt, welche bei Temperaturabfall umsomehr zur Effectuirung kommen muss, als die niedrige Temperatur die Druckspannung des parenchymatischen Grundgewebes vermindert. Hat sich die Blüte bis zu einer gewissen — der Temperatur entsprechenden — Weite geöffnet, so ist zu einer weitergehenden Spannungsänderung und damit Öffnungsbewegung eine Erhöhung der Temperatur nöthig. Bei unmittelbarer starker Temperaturerhöhung der Gewebe gehen die Spannungsänderungen so schnell vor sich, dass eine geschlossene Blüte innerhalb weniger Minuten (empfindliche Crocusblüten schon nach einer Minute) eine ansehnliche Eröffnung erfahren.

Selbstverständlich werden die durch Änderung der Gewebespannung hervorgerufenen Lage- und Krümmungsänderungen der Blätter durch verschiedene Momente, wie individuelle Reactionsfähigkeit, Zellturgor, Dehnungsvermögen der Zellwände, Biegeelasticität der Blätter etc. mit beeinflusst.

Wie Tulipa und Crocus scheint sich auch Colchicum zu verhalten. Bei den Blütenbewegungen anderer Pflanzen sind wieder andere Momente wirksam. Bezüglich Taraxacum officinale, Leontodon hastilis und anderer Cichoriaceen fand Pfeffer, dass die Blütenbewegungen (wie bei Tulipa und Crocus nach diesem Autor) Wachstumserscheinungen sind. Dies dürfte richtig sein, da nach meinen Beobachtungen Blütenköpfe von Taraxacum in reinem Sauerstoff und ebenso in reinem Kohlendioxydgas keine Lageänderungen ausführen.

Bei Anagallis und anderen Blüten sind es nach den experimentellen Erfahrungen Wiesner's Änderungen der Wasserverteilung in den Geweben der Blumenkrone, die zur Apertur führen.

Bei *Gentiana bavarica* wird das Öffnen der Blüten nach wiederholten Beobachtungen von Kerner's durch Insolation veranlaßt etc.

Jedenfalls bildet die Feststellung des Bewegungsmechanismus sowie der äußeren und inneren Ursachen der Lage und Formänderung der Perianthien ein ergiebiges Feld für weitere diesbezügliche Studien.

Anhang.

Literatur über Öffnen und Schließen der Blüten.

- Linné, C., *Philosophia botanica* 1751 (vigiliae plantarum.)
Méeuse, B., *Experiences sur l'influence de la lumière sur les plantes*. Journal de physique 1775.
Dutrochet, H., *Du reveil et du sommeil des plantes*. Ann. sc. nat. Bot. 2. sér. tom. VI. 1836.
Pfeiffer, L., *Über die Blüten der Cacteen*. Sitzb. d. Ver. für Naturkunde in Cassel 1837.
Bot. C. Bl. IV. Jahrg. 1883.
Hoffmann, H., *Recherches sur le sommeil des plantes*. Ann. sc. nat. Bot. sér. tom XIV. 1850.
— *Untersuchungen über den Pflanzenschlaf*. Gießen 1851.
Fritsch, K., *Resultate mehrjähriger Beobachtungen über jene Pflanzen, deren Blumenkronen sich täglich öffnen und schließen*. Abh. d. k. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. V. Folge. 7. Bd. Prag 1851.
Weiss, *Beobachtungen über den Pflanzenschlaf*. Bot. Ztg. 18. Jahrg. 1860.
Hofmeister, W., *Über die Mechanik der Reizbewegungen*. Flora 45. Jahrg. 1862.
Royer, Ch. *Essai sur le sommeil des plantes*. Annal. sc. nat. Bot. 5. sér. tom. IX. 1868.
Pfeffer, W., *Untersuchungen über Öffnen und Schließen der Blüten*. Physiol. Unters. Leipzig 1873.
Batalin, A., *Über die Ursachen der periodischen Bewegungen der Blumen und Laubblätter*. Flora 56. Jahrg. 1873.
Pfeffer, W., *Über periodische Bewegungen der Blätter*. Sitzungsber. der niederrheinischen Gesellsch. in Bonn 1874.
Wiesner, J., *Studien über das Welken von Blüten und Laubsprossen*. Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. 86. Bd. 1882.
Duchartre, P., *Influence de la temperature sur l'épanouissement des fleurs de Crocus*. Bull. soc. bot. de France. 30. Bd. 1883.
Hoffmann, H., *Über das Aufblühen der Gewächse*. Sitzb. der Oberhess. Ges. Gießen 1883.
Beneke, F., *Biologische Studie über das Blütenköpfchen von Taraxacum*. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 2. Bd. 1884.
Hansgirg, A., *Phytodynamische Untersuchungen*. Prag. 1890.
Arcangeli, G., *Sulla tulipa saxatilis*. Bull. della soc. botan. italiana. Firenze 1894.
Oltmanns, F., *Über das Öffnen und Schließen der Blüten*. Bot. Ztg. 53. Jahrg. 1895.
Jost, L., *Beiträge zur Kenntnis der nyctitropischen Bewegungen*. Jahrb. f. wissenschaft. Botanik. 31. Bd. 1898.
Burgerstein, A., *A. v. Kerner's Beobachtungen über die Zeit des Öffnens und Schließens der Blüten*. Österr. Bot. Zeitschr. 1901.
- Vergleiche ferner die pflanzenphysiologischen Handbücher von De Candolle, Meyen, Sachs, Pfeffer, Wiesner, Kerner's Pflanzenleben etc.