©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	Vol. 19	Fasc. 1–2	13–25	2. 11. 1978

Die Freisetzung von Erregungssubstanz bei Pflanzen durch Stoffe, die bei Tieren Überträgersubstanzen freisetzen

Von

Karl UMRATH, Irmtraud THALER [1]) und Gudrun STEINER

Eingegangen am 14. Dezember 1977

Liberation of Excitatory Substances in Plants by Agents Known to Liberate Transmitter Substances in Animals

Summary

1. As liberating substances mainly substances were used which were known to liberate transmitter substances in animals. Among them certain indols are effective even in very high dilution. Two antagonists of auxin, L-mandelic acid and citric acid, also liberate the excitatory substance in plants and transmitter substances in animals very effectively.

2. It was suggested that the excitation process and the excitatory substance narrow the stomata (UMRATH 1962, 1966). The substances that are water-soluble to some extent were tested on stomata, which are narrowed by them as table 1 and 2 show.

3. In the afternoon under favourable conditions the leaves of *Mimosa pudica* repeatedly take the stimulation position by excitation processes, this position being fixed as sleeping position in the evening. If shoots are smeared with a liberating substance dissolved in a lanoline-water-paste the leaves take the stimulation position more frequently, especially in the early afternoon.

4. The leaves of detached shoots of *Mimosa pudica* placed in water take the stimulation position by excitation processes if the water is replaced by a solution of an effectively liberating substance.

5. Certain observations chiefly on virus infected plants suggest, that 3-indolylacetic acid, auxin, widens the stomata by itself but narrows them indiretly by liberating the excitatory substance.

[1]) Anschrift der Verfasser: p. adr. Prof. Dr. Irmtraud THALER, Institut für Pflanzenphysiologie, Universität Graz, A-8010 Graz, Schubertstraße 51.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenfassung

1. Als freisetzende Substanzen wurden vor allem solche verwendet, von denen die Freisetzung von Überträgersubstanzen bei Tieren schon bekannt war. Von ihnen wirken besonders manche Indole schon in sehr hoher Verdünnung. Auch zwei Wuchsstoffantagonisten, L-Mandelsäure und Citronensäure, setzen bei Pflanzen Erregungssubstanz und bei Tieren Überträgersubstanzen sehr wirksam frei.

2. Da die Ansicht vertreten wurde, daß Erregungsvorgänge und die Erregungssubstanz zur Verengung der Spaltöffnungen führen (Umrath 1962, 1966), wurden die einigermaßen gut wasserlöslichen Substanzen an Spaltöffnungen untersucht, welche sie, wie die Tabellen 1 und 2 zeigen, verengen.

3. Die Blätter von *Mimosa pudica* gehen unter günstigen Bedingungen am Nachmittag wiederholt durch Erregungsvorgänge in Reizstellung über, bis diese Stellung am Abend als Schlafstellung fixiert wird. Wenn Sprosse mit einer freisetzenden Substanz in Lanolin-Wasser-Paste bestrichen werden, so erfolgt der Übergang in Reizstellung häufiger, insbesondere in den frühen Nachmittagsstunden.

4. Blätter an abgeschnittenen, in Wasser gestellten Mimosen-Sprossen gehen durch Erregungsvorgänge in Reizstellung über, wenn das Wasser durch die Lösung einer gut wirksamen, freisetzenden Substanz ersetzt wird.

5. Gewisse Beobachtungen, besonders an viruskranken Pflanzen, legen die Auffassung nahe, daß 3-Indolylessigsäure, Auxin, durch seine Eigenwirkung die Spaltöffnungen erweitert und sie durch Freisetzung von Erregungssubstanz verengt.

Einleitung

Untersuchungen über die Freisetzung von tierischen Überträgersubstanzen haben gezeigt, daß gewisse Indole besonders wirksam sind (Umrath unveröffentlicht). Unter diesen findet sich eine Überträgersubstanz, das 5-Hydroxytryptamin, das in mancher Beziehung eine Sonderstellung einnimmt. Unter den pflanzlichen Wirkstoffen hat die 3-Indolylessigsäure eine ähnliche Sonderstellung. Sie ist im Pflanzenreich weit verbreitet, während die Erregungssubstanz bei verschiedenen systematischen Einheiten etwa vom Rang der Familien vielfach verschieden ist (Umrath 1930, Umrath & Soltys 1936). Der Gehalt von 3-Indolylessigsäure bei Pflanzen (Bünning 1959) als auch der von 5-Hydroxytryptamin bei Tieren (Scheving *et al.* 1968) schwankt tagesperiodisch. Wir haben daher die Freisetzbarkeit von Erregungssubstanz bei Pflanzen, insbesondere die durch Indole, untersucht.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Methode

Zur Untersuchung des Einflusses der Substanzen auf die Spaltöffnungsweite wurden Blättchen von *Astragalus glycyphyllos* und von *Mimosa pudica* von den sekundären Blattstielen abgetrennt und mit der Unterseite nach unten in offene Petrischalen auf destilliertes Wasser und auf die zu untersuchenden Lösungen schwimmend aufgelegt. Nach etwa 30 min wurde mit der mikroskopischen Untersuchung begonnen. Ein Blättchen von *Mimosa* oder ein Stück eines Blättchens von *Astragalus* wurde auf einen Objektträger in einen Tropfen Paraffinum liquidum gebracht, mit einem Deckglas bedeckt, auf das wieder ein Tropfen Paraffinöl aufgebracht wurde. Beobachtet wurde im durchfallenden Licht mit einer Ölimmersion von SEIBERT in Verbindung mit einem ZEISS-Meßokular. Einem Teilstrich des Mikrometerokulars entsprachen 2,8 μm, halbe Teilstriche wurden abgelesen. Die Mittelwerte und ihre mittleren Fehler, sowie die Differenzen gegenüber den Wasserkontrollen und deren Zufallswahrscheinlichkeit P wurden nach PÄTAU 1943 berechnet. Alle Meßergebnisse sind in Mikrometerteilstrichen (Tstr.) angegeben, auf eine Umrechnung in μm konnte verzichtet werden.

Es war für unsere Versuche günstig, wenn die Spaltöffnungen der auf dem Wasser schwimmenden Blättchen weit geöffnet waren, wie dies bei intensiver Photosynthese und dadurch herabgesetztem CO_2-Gehalt im Blatt der Fall ist; wir haben daher die Schalen mit den Blättchen im Gewächshaus möglichst hell gestellt, ohne sie jedoch direkter Sonnenbestrahlung auszusetzen. Um die Aufnahme von Wasser und der darin gelösten freisetzenden Substanz zu fördern wurde durch Lüftung ein zu hohes Ansteigen der Luftfeuchtigkeit im Gewächshaus vermieden. Die Versuche wurden in der Zeit vom 20. Juli bis 2. September 1977 jeweils an Vormittagen durchgeführt. Da die Versuchsbedingungen nicht völlig konstant gehalten werden konnten, wurde in den Fällen, in denen mit ein und derselben Konzentration mehrere Versuche durchgeführt wurden, der am besten gesicherte Wert (d. h. der mit dem kleinsten P) gewählt und in Tabelle 1 aufgenommen; in vielen Fällen wurde jedoch mit jeder Konzentration nur ein Versuch ausgeführt.

Für die Versuche, bei denen der Eintritt von Reizbewegungen, bzw. der Übergang in Schlafstellung am Nachmittag beobachtet wurde, wurde die freisetzende Substanz in der Reibschale in gleichen Teilen von Lanolin und destilliertem Wasser gut verrieben. Mit dieser Paste wurden am Morgen, ungefähr um 9^h, meist 3—4 Mimosensprosse bestrichen und ebensoviele ähnliche mit einer Lanolin-Wasser-Paste. Am Nachmittag, etwa von 14^h an, wurde für jede der Pflanzen die Zeit notiert, zu der an einem Blatt wenigstens der größte Teil der Blättchen eines sekundären Blattstiels in Reizstellung überging. Aus diesen Aufzeichnungen wurde beurteilt, ob die in der Paste

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

angewandte Konzentration der Substanz noch einen Unterschied gegenüber der Lanolin-Wasser-Paste bedingte.

Einzelne gut wirksame und gut wasserlösliche Substanzen wurden an abgeschnittenen Mimosensprossen mit je einem Blatt getestet. Wenn sich nach Abschneiden des Sproßstückes und Einbringen in ein Schälchen mit Wasser das Blatt ausgebreitet hatte, wurde mit einer Pipette das Wasser abgesaugt und die zu prüfende Lösung in das Schälchen eingefüllt. Die mehr oder weniger rasch und vollständig eintretende Reaktion der Blättchen wurde beobachtet.

Die Konzentrationen, in denen die Substanzen in Stammhirnextrakten von Meerschweinchen γ-Guanidinobuttersäure freisetzen, waren großenteils bekannt (Umrath unveröffentl.); für die in vorliegender Arbeit neu hinzugekommene Citronensäure und L-Mandelsäure wurde sie entsprechend den methodischen Angaben bei Umrath & Grallert 1967 bestimmt.

Die freisetzenden Substanzen sind bei den verschiedenen Überträgersubstanzen der Wirbeltiere etwas verschieden wirksam. Wir haben daher noch Acetylcholin als weitere Überträgersubstanz gewählt. Nach Umrath & Klemencic 1963 enthält das Epithel der Cornea (Hornhaut) mancher Tiere, Kaninchen, junger Meerschweinchen, gebundenes Acetylcholin, das bei der Deformation der Cornea abgegeben wird, die sensiblen Nerven der Cornea erregt und so Schmerz auslöst.

Es hat sich jetzt gezeigt, daß man durch Abschaben des Epithels einer Cornea von Kaninchen in 1 mM Strychnin eine Lösung von gebundenem Acetylcholin erhält, die in ein Auge eines jungen Meerschweinchens eingetropft, nach etwa 2 min zur Verengung der Lidspalte durch Schmerz führt und so im Test an der Cornea nach Umrath & Fürst 1976 untersucht werden kann. Der Strychninzusatz hemmt das Ferment, das aus gebundenem Acetylcholin freies abspaltet. Setzt man der Lösung eine freisetzende Substanz in wirksamer Konzentration zu, so wird sie am Meerschweinchenauge unwirksam, weil an der Cornea junger Meerschweinchen freies Acetylcholin viel weniger wirksam ist als gebundenes. Auf diese Art sind die Werte der vorletzten Kolonne der Tabelle 2 gewonnen.

Tropft man einem jungen Meerschweinchen 0,5 mM Eserin (Physostigmin) in ein Auge ein, so wird dessen Empfindlichkeit für freies Acetylcholin sehr gesteigert, weil das abbauende Ferment, die Cholinesterase, gehemmt wird. Tropft man einem jungen Meerschweinchen in ein Auge 0,5 mM Eserin in Salzlösung, in das andere nur Salzlösung und dann in beide Augen eine freisetzende Substanz in genügender Konzentration, so verengt das Tier die Lidspalte des Auges, das Eserin bekommen hat, weil nur in diesem das freigesetzte Acetylcholin erhalten bleibt und Schmerz auslösen kann. Auf diese Art sind die Werte der letzten Kolonne in Tabelle 2 gewonnen.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Ergebnisse

1. Versuche an Spaltöffnungen

Vorversuche mit Glucose-Lösungen im Konzentrationsbereich von 5—10 mM ergaben nur ganz geringfügige, insignifikante Änderungen der Spaltenweite im Ausmaß von 0,01—0,3 Mikrometer-Teilstrichen (P zwischen 0,72 und 0,22). Bei den in Tabelle 1 zusammengestellten Versuchen wurden die freisetzenden Substanzen in Konzentrationen von höchstens 3,5 mM, meist jedoch wesentlich darunter, dargeboten. Die Resultate dürften demnach kaum durch osmotische Effekte beeinflußt worden sein.

Versuche mit 20 mM Glucose ergaben bei *Astragalus*, wie die mit geringeren Konzentrationen, insignifikante Erweiterungen der Spaltöffnungen, Differenz $-0{,}3 \pm 0{,}2$, $P = 0{,}15$ und $-0{,}2 \pm 0{,}1$, $P = 0{,}26$. (Das negative Vorzeichen bedeutet bei den von uns angegebenen Differenzen eine Erweiterung der Spalten.) Versuche an *Mimosa* mit 20 mM Glucose ergaben, im Gegensatz zu denen mit niedrigeren Konzentrationen, signifikante Verengungen der Spalten, Differenzen $0{,}7 \pm 0{,}2$, $P = 0{,}016$ und $1{,}2 \pm 0{,}1$, $P < 0{,}0002$.

Die meisten der von uns untersuchten Substanzen haben Verengungen der Spaltöffnungen bewirkt. Die Spaltöffnungen von *Astragalus* sind größer und im offenen Zustand weiter als die von *Mimosa*; es konnten daher die Veränderungen bei *Astragalus* relativ genauer erfaßt werden (kleinere P-Werte). Trotzdem glauben wir sagen zu können, daß manche freisetzenden Substanzen bei *Astragalus* besser wirken als bei *Mimosa*, so Citronensäure, Bufotenin (5-Hydroxy-N,N-dimethyltryptamin), 5-Hydroxytryptamincreatininsulfat und 5-Hydroxytryptamin-hydrogenmaleinat. Andererseits gibt es Substanzen, die bei *Mimosa* besser wirken, so vor allem L-Mandelsäure. Sie wirkt an *Astragalus* gerade noch in 3,3 mM Lösung, nicht alle Versuche waren deutlich positiv, dagegen wirkt an *Mimosa* noch 0,03 mM L-Mandelsäure. Wir fanden in drei Versuchen, daß bei *Astragalus* die Verengung der Spaltöffnungen durch L-Mandelsäure in Gefaßnähe viel deutlicher ist als in einiger Entfernung von den Leitbündeln. In Tabelle 1 sind die mit 3,3 mM L-Mandelsäure in Gefaßbündelnähe erhaltenen Befunde in der zweiten Zeile angeführt. Es ist denkbar, daß L-Mandelsäure mit dem Wasser durch die Gefäßbündel aufgenommen wird. Bei den kleinen Blättchen von *Mimosa* liegen alle Spaltöffnungen in der Nähe von Leitbündeln. Auch die größere Empfindlichkeit der Spaltöffnungen von *Mimosa* für Glucose-Lösungen kann in diesem Sinn gedeutet werden.

In den folgenden Versuchen wurde *Neptunia plena* als eine zweite Mimosacee in die Untersuchung einbezogen. Es sollte an ihr der Einfluß von L-Mandelsäure aus einer auf den sekundären Blattstiel aufgebrachten Lanolin-Wasserpaste auf die Spaltöffnungen untersucht werden. Wenn

Tabelle 1

Spaltöffnungsweite bei Mimosa und Astragalus unter dem Einfluß einiger freisetzender Substanzen (1,0 = Mikrometerteilstrich = 2,8 μm)

Freisetzende Substanz	mM	*Mimosa* auf Wasser	*Mimosa* auf Lösung der Subst.	*Mimosa* Differenz	*Mimosa* P	*Astragalus* auf Wasser	*Astragalus* auf Lösung der Subst.	*Astragalus* Differenz	*Astragalus* P
Citronensäure	1	1,0±0,1	0,7±0,4	0,3±0,3	0,33	1,8±0,1	0,6±0,2	1,2±0,2	<0,0002
L-Mandelsäure	3,3	0,5±0,1	0,0±0,0	0,5±0,1	0,002	2,4±0,7	2,1±0,1	0,3±0,1	0,007
L-Mandelsäure	3,3					2,4±0,7	1,6±0,1	0,8±0,1	<0,0002
L-Mandelsäure	0,03	1,8±0,1	0,8±0,1	1,0±0,2	0,0006				
α-Methyltryptamin	3,2	0,8±0,3	0,2±0,1	0,6±0,1	0,002	2,2±0,2	1,3±0,1	0,9±0,2	0,003
Tryptamin	3,3	1,8±0,1	1,2±0,2	0,6±0,2	0,014	2,3±0,1	1,6±0,2	0,7±0,2	0,006
Tryptamin	1	1,0±0,2	0,5±0,2	0,5±0,3	0,06	2,4±0,1	1,6±0,1	0,8±0,2	0,0012
Bufotenin	1,6	0,7±0,1	0,2±0,3	0,5±0,3	0,06	2,5±0,1	0,7±0,1	1,8±0,1	<0,0002
Bufotenin	0,3					2,5±0,1	1,8±0,1	0,7±0,1	<0,0002
5-Hydroxytryptamin-	3	2,2±0,1	1,1±0,2	1,1±0,3	0,002	2,3±0,1	0,4±0,2	1,9±0,2	<0,0002
creatininsulfat	0,6	1,4±0,2	0,8±0,3	0,6±0,4	0,18	2,3±0,1	0,3±0,1	2,0±0,2	<0,0002
5-Hydroxytryptamin-hydrogenmaleinat	0,2	0,8±0,2	0,6±0,3	0,2±0,3	0,58	1,6±0,2	0,9±0,2	0,7±0,3	0,04
3-Indolylessigsäure	2,8					0,9±0,1	0,5±0,1	0,4±0,1	<0,0002
Abscisin II	0,8	1,5±0,1	0,0±0,0	1,5±0,1	<0,0002	1,7±0,1	1,2±0,1	0,5±0,1	0,001

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Blättchen von *Neptunia* von der Pflanze abgetrennt und auf Wasser aufgebracht wurden, so waren alle Spaltöffnungen nach wenigen Minuten geschlossen. Wurden Blättchen von *Neptunia* abgetrennt und unter Paraffinöl untersucht, so waren alle Stomata weit offen. Wurden sekundäre Blattstiele von *Neptunia* mit Tryptamin-Paste (330 mM) bestrichen, so ging die Spaltenweite an den Blättchen von ursprünglich 2 Tstr. nach 25 Minuten auf im Mittel 0,6 Tstr. zurück, etwa 5 Minuten später waren alle Stomata geschlossen, während zur gleichen Zeit die Stomata unbehandelter Blätter unverändert 2 Tstr. weit offen waren. In einem weiteren Versuch wurden sekundäre Blattstiele einerseits von *Neptunia*, andererseits von *Astragalus* am Vormittag mit L-Mandelsäure-Paste (330 mM) bestrichen. Nach 2 Stunden waren die Spaltöffnungen an den Blättchen von *Neptunia* deutlich verengt, an denen von *Astragalus* waren sie unverändert. Am Morgen des nächsten Tages waren bei *Neptunia* die Spaltöffnungen an den behandelten Blättern geschlossen, an den unbehandelten weit offen. Bei *Astragalus* waren die Spaltöffnungen an den behandelten und an den unbehandelten Blättern gleich, an den älteren ganz offen, an den jüngeren etwas weniger offen. Diese Versuche zeigen, daß L-Mandelsäure aus Lanolin-Wasser-Paste durch die Epidermis eindringen kann und daß ein wesentlicher Unterschied in ihrer Erregungssubstanz freisetzenden Wirkung bei Mimoseaceen und bei Fabaceen besteht.

Auch die spaltöffnungsverengernde Wirkung von Abscisin II ist nach Tabelle 1 bei *Mimosa* stärker als bei *Astragalus*. Es handelt sich hier um einen pflanzeneigenen Wirkstoff, der in mancher Beziehung ein Antagonist von Auxin ist. Wie Tabelle 2 zeigt, beeinflußt Abscisin II an Mimosensprossen den Übergang in Schlafstellung nicht merklich und es setzt tierische Überträgersubstanzen nicht frei. Es kann daher nicht als freisetzende Substanz angesehen werden.

3-Indolylessigsäure hatte im Juli an den Spaltöffnungen von *Mimosa* keine und an denen von *Astragalus* nur eine sehr geringe Wirkung. Bei zwei Versuchen, während denen sich die Stomata der Blättchen auf Wasser nur wenig veränderten, ergab 0,4 mM Auxin geringe Zunahmen der Spaltenweite und 2,8 mM Auxin Abnahmen gegenüber dem verdünnten Auxin, so daß die Werte knapp unterhalb denen von Blättchen auf Wasser lagen. Da 3-Indolylessigsäure schon in geringer Konzentration in Lanolin-Wasser-Paste an Sprossen von *Mimosa* die Blattbewegungen beim Übergang in Schlafstellung verfrüht und vermehrt und auch tierische Überträgersubstanzen freisetzt, wie Tabelle 2 zeigt, dachten wir daran, daß die Erweiterung der Spalten durch geringe Konzentrationen auf einer Eigenwirkung der 3-Indolylessigsäure beruhen könnte, die Verengung durch höhere Konzentrationen auf einer Freisetzung von Erregungssubstanz. Wir haben deshalb Anfang November nochmals Versuche mit *Astragalus* in den frühen Nachmittagsstunden aufgenommen. Wir fanden an gesunden Pflanzen bei

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

2,8 mM Auxin meist sehr geringe Abnahmen der Spaltenweite, einmal aber eine signifikante Abnahme, die in Tabelle 1 verzeichnet ist. An viruskranken Blättchen von *Astragalus* bewirkte 2,8 mM Auxin Zunahmen der Spaltenweite, einmal von 0,5±0,1 auf 1,1±0,1, Differenz 0,6±0,1, P = 0,0002 und einmal von 1,7±0,1 auf 2,1±0,1, Differenz 0,4±0,1, P = 0,0015. Nach Köhler 1964 haben viruskranke Pflanzen einen geringeren Gehalt an Auxin als gesunde. Dadurch könnte bei ihnen die Eigenwirkung zugeführten Auxins stärker in Erscheinung treten.

2. Versuche über die Auslösung von Bewegungsreaktionen an Mimosen

Der Übergang der Blätter in Schlafstellung erfolgt nach Umrath 1931, 1962 durch wiederholte Erregungsvorgänge am Nachmittag. Diese Bewegungsreaktionen bei *Mimosa pudica* durch Bestreichen der Sprosse mit Lanolin-Wasser-Paste mit der freisetzenden Substanz auszulösen, war zeitaufwendig. Es wurden deshalb außer Reserpin, das wegen seiner äußerst geringen Wasserlöslichkeit bei Spaltöffnungen nicht angewandt werden konnte, nur stichprobenartig einige Substanzen untersucht, die leicht in größerer Menge zu beschaffen waren. Die Resultate sind in Tabelle 2 mit denen an anderen Objekten erhaltenen zusammengestellt. Reserpin ist nur in hoher Konzentration wirksam. Es setzt in vielen Fällen tierische Überträgersubstanzen frei, aber auch diese nur in viel höherer Konzentration als viele Indole. L-Mandelsäure ist relativ wenig wirksam, vielleicht weil sie sehr gut wasserlöslich ist und deshalb schwer durch die Cuticula eindringen dürfte. Der Wert für Tryptamin würde sich vielleicht bei Ausführung von mehr Versuchen noch etwas erniedrigen. 3-Indolylessigsäure und 5-Hydroxytryptamin-creatininsulfat sind gut wirksam, bei ersterer wirkt sich wahrscheinlich die geringe Wasserlöslichkeit günstig aus. 190 mM Abscisin II in der Paste hatte bei *Mimosa* keinen erkennbaren Einfluß auf den Übergang in Schlafstellung.

Wir haben schließlich abgeschnittene, in Wasser gestellte Sprosse von *Mimosa pudica* mit je einem Blatt freisetzende Substanzen mit dem Saftstrom aufnehmen lassen. Wurde das Wasser durch 33 mM L-Mandelsäure ersetzt, so reagierten in vielen Fällen alle Blättchen nach kurzer Zeit vollständig durch Erregungsleitung in den sekundären Blattstielen. Oft reagierten die Blättchen der meisten sekundären Blattstiele gut und vollständig und die restlichen etwas später unvollständig. Nur selten war an einem Blatt keine Reaktion zu beobachten. Wurde das Wasser durch 7 mM L-Mandelsäure, 12 mM 5-Hydroxytryptamin-creatininsulfat oder 12 mM Citronensäure ersetzt, so traten meist Reaktionen an vielen Blättchen auf, aber später nach dem Lösungswechsel und oft nicht so vollständig an allen Blättchen eines sekundären Blattstiels wie bei der höheren Konzentration von L-Mandelsäure.

Tabelle 2

Grenzkonzentrationen (mM), in denen die freisetzenden Substanzen in den angegebenen Testen noch zu positiver Reaktion führen (— = unwirksam, / = nicht untersucht)

Freisetzende Substanz	Spaltöffnungsverengung *Mimosa*	Spaltöffnungsverengung *Astragalus*	Übergang in Schlafstellung	Freisetzung von γ-Guanidinobuttersäure in Stammhirnextrakt	Freisetzung von Acetylcholin in Hornhautextrakt	Freisetzung von Acetylcholin in Hornhaut
Chlordiazepoxid	—	—	/	0,02	0,1	5
Guanethidin	—	—	/	—	1	20
Reserpin	/	/	80	0,08	/	2
Citronensäure	1	1	/	0,02	0,1	1
L-Mandelsäure	0,03	3	30	0,000002	0,00002	0,02
α-Methyltryptamin	2	2	/	0,002	/	10
Tryptamin	0,3	0,3	50	0,00025	0,005	1,5
Bufotenin = 5-Hydroxydimethyltryptamin	2	0,5	/	0,0000003	0,006	0,3
3-Indolylessigsäure	—	3	6	0,03	0,1	3
5-Hydroxytryptamin-creatininsulfat	0,5	0,2	3	0,0000025	0,03	0,25
5-Hydroxytryptamin-hydrogenmaleinat	0,2	0,1	/	—	0,007	0,2
Abscisin II	0,4	0,4	—	—	/	—

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Besprechung der Ergebnisse

Für die Spaltöffnungsweite werden zwei Regelkreise angenommen. Einer wird durch den CO_2-Gehalt im Mesophyll und in den Schließzellen gesteuert; hoher CO_2-Gehalt führt zum Verschluß, niedriger zur Öffnung der Stomata. Der andere wird durch den Wassergehalt des Gewebes gesteuert, hoher Wassergehalt führt zur Öffnung, geringer zum Verschluß der Stomata. Beide Regelkreise wirken über den K^+-Gehalt der Schließzellen. Hoher K^+-Gehalt bedingt Öffnen, geringer Schließen der Stomata. Soweit wir wissen, sind Erregungsvorgänge allgemein mit einer Kaliumabgabe aus den erregten Zellen verbunden (Umrath 1959). Daraus bietet sich folgende Deutung unserer Ergebnisse an. Die Schließzellen sind in mancher Beziehung von den übrigen Epidermiszellen verschieden. Sie dürften auch leichter erregbar sein und vielleicht mehr freisetzbare Erregungssubstanz enthalten. Wenn in den Schließzellen Erregungssubstanz freigesetzt wird und dadurch in ihnen Erregungsvorgänge ausgelöst werden, so wird es zu einer Kaliumabgabe aus den erregten Schließzellen und damit zu einer Verengung der Spaltöffnungen kommen. Die Erregungsvorgänge greifen nach dieser Vorstellung an derselben Stelle wie die beiden oben genannten Regelkreise in die Regelung der Spaltöffnungsweite ein, beim Kaliumgehalt der Schließzellen. Ihr Eingriff dürfte vielfach für die Pflanze nützlich sein, er erfolgt aber nicht in einem Regelkreis, denn eine Verengung der Spaltöffnungen dürfte die Auslösung von Erregungsvorgängen nicht beeinträchtigen.

Unsere Versuche geben einen ersten Hinweis darauf, daß 3-Indolylessigsäure durch ihre Eigenwirkung zu einer Erweiterung der Spaltöffnungen führt. Dies zeigte sich deutlich in unseren zwei Versuchen an viruskranken Pflanzen, die durch ihren geringen Auxin-Gehalt (Köhler 1964) für derartige Versuche besonders geeignet zu sein scheinen. Die Untersuchung an viruskranken Pflanzen wird fortgesetzt. Wenn sich die Erweiterung der Stomata durch 3-Indolylessigsäure bestätigt, so wirkt die Erregungssubstanz an den Spaltöffnungen als Antagonist des Auxins. Ein solcher Antagonismus wurde zunächst aus dem verringerten Längenwachstum von täglich mehrfach gereizten Pflanzen erschlossen (Umrath 1932, 1958, Bünning 1941). Soltys, Umrath & Umrath 1938 fanden, daß die Hemmung der Samenkeimung durch Auxin nur durch gereinigte Erregungssubstanz der eigenen Familie herabgesetzt wird, bei *Neptunia plena* nur durch Mimosaceen-Erregungssubstanz (gewonnen aus *Neptunia plena*), bei *Aeschynomene indica* und bei *Lupinus albus* nur durch Fabaceen-Erregungssubstanz (gewonnen aus *Medicago sativa*). An Hypocotylen von *Neptunia plena* wurde das normale Wachstum durch Mimosaceen-Erregungssubstanz gehemmt, das durch höhere Auxin-Konzentrationen gehemmte wurde durch Erregungssubstanz gefördert.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Unsere in Tabelle 2 zusammengestellten Befunde zeigen, daß die Bindung pflanzlicher Erregungssubstanz und die tierischer Überträgersubstanzen an ihre Trägersubstanzen in den Zellen weitgehende Ähnlichkeiten haben, weil die freisetzenden Substanzen in ihrer Wirkung weitgehend übereinstimmen. Dabei kommen gewisse Unterschiede schon bei nahe verwandten systematischen Einheiten vor. Wir haben einen auffallenden Unterschied in der sehr verschieden starken Wirkung von L-Mandelsäure bei *Mimosa* und *Neptunia* einerseits und bei *Astragalus* andererseits, also bei Mimosaceen und Fabaceen, kennen gelernt. Auch bei Tieren gibt es solche Unterschiede, hier auch bei verschiedenen Überträgersubstanzen derselben Tierart. Tabelle 2 zeigt bei Guanethidin hierfür ein Beispiel.

Bei allen unseren Versuchen an Pflanzen haben die freisetzenden Substanzen in die Zellen eindringen müssen. Wenn man die notwendigen Konzentrationen der freisetzenden Substanzen für die Verengung der Spaltöffnungen in der ersten und zweiten Kolonne der Tabelle 2 mit denen für die Freisetzung von Acetylcholin in der Hornhaut in der letzten Kolonne der Tabelle 2 vergleicht, so erkennt man, daß sie von einander nur wenig verschieden sind. Es scheint demnach, daß die Empfindlichkeit für die freisetzenden Substanzen bei Pflanzen und bei Tieren ähnlich ist.

Zur Erklärung der besonders starken Wirkung einiger Indole bei der Freisetzung von γ-Guanidinobuttersäure in Stammhirnextrakt sei erwähnt, daß hier die Freisetzung durch ein im Nervensystem vorkommendes Ferment und die durch Tryptamin, Bufotenin und 3-Indolylessigsäure durch 5-Hydroxytryptamin-hydrogenmaleinat gehemmt werden. Wahrscheinlich ist das physiologisch wirksame Ferment mit Bufotenin wesensverwandt, so daß hier bei diesen Indolen besondere Verhältnisse vorliegen.

In der vorliegenden Untersuchung haben wir vor allem Substanzen auf ihre Wirkung an Pflanzen untersucht, von denen wir wußten, daß sie bei Tieren Überträgersubstanzen freisetzen. Als sehr wirksam bei Pflanzen und bei Tieren haben sich aber auch Citronensäure und L-Mandelsäure erwiesen, die wahrscheinlich deswegen als Auxin-Antagonisten bekannt waren, weil sie Erregungssubstanz freisetzen.

Wenn man sich fragt, ob sonst aus der Literatur auf die Existenz freisetzender Substanzen geschlossen werden kann, so ist an die Untersuchungen von Fitting 1928, 1929, 1930, 1932, 1936 über die Auslösung von Reizreaktionen bei *Vallisneria* und bei *Mimosa* durch verschiedene chemische Verbindungen zu denken. Bei denjenigen Verbindungen, die an beiden Pflanzen Reizreaktionen auslösen, könnte es sich nach unseren jetzigen Befunden um Freisetzung von Erregungssubstanz handeln. Diese Substanzen sind Glykokoll = Glycin, Alanin, Serin, Asparaginsäure und Glutaminsäure. Von ihnen werden in der Tierphysiologie Glycin und Alanin als hemmend, Glutaminsäure und Asparaginsäure als vorwiegend

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

erregend angesehen. Es sind Versuche im Gange, die zeigen sollten, ob bei Tieren Glycin und Alanin hemmende Substanzen freisetzen, Glutaminsäure und Asparaginsäure vorwiegend erregende. Die bisherigen Ergebnisse bestätigen diese Vermutung.

Die übrigen von FITTING wirksam gefundenen Substanzen wirken vielleicht auf ähnliche Art wie die eigentliche Erregungssubstanz, sie sind aber weniger, meist viel weniger wirksam. Bei *Vallisneria* fand FITTING 1936 noch 0,00001 mM L-Methylhistidin wirksam, das er wohl mit Recht für die Erregungssubstanz der Hydrocharitaceen hält. Bei *Mimosa* fanden SOLTYS, UMRATH & UMRATH 1938 ihr reinstes Produkt der Erregungssubstanz noch 1 : 5000,000.000 wirksam, was bei einem wahrscheinlichen Molekulargewicht von 300 bis 450 etwa 0,000005 mM entspricht. Die Substanz war 100.000mal so wirksam als die wirksamsten von FITTING 1930 untersuchten Substanzen und auch als bisher sonst untersuchte Substanzen.

Schrifttum

BÜNNING E. 1941. Über die Verhinderung des Etiolements. — Ber. dtsch. bot. Ges. 59; 2—9.

— 1959. Tagesperiodische Bewegungen. — In RUHLAND (Hg.) Handb. Pflanzenphysiol. 17/1: 579—659. Springer-Verlag Berlin—Göttingen—Heidelberg.

FITTING H. 1928. Untersuchungen über Chemodinese bei *Vallisneria*. — Jb. wiss. Bot. 67: 427—596.

— 1929. Über die Auslösung von Plasmaströmung durch optisch-aktive Aminosäuren. — Jb. wiss. Bot. 70: 1—20.

— 1930. Untersuchungen über endogene Chemonastie bei *Mimosa pudica*. — Jb. wiss. Bot. 72: 700—775.

— 1932. Untersuchungen über die Empfindlichkeit und das Unterscheidungsvermögen der *Vallisneria*-Protoplasten für verschiedene α-Aminosäuren. — Jb. wiss. Bot. 77: 1—103.

— 1936. Über die Auslösung von Protoplasmaströmung bei *Vallisneria* durch einige Histidinverbindungen. — Jb. wiss. Bot. 82: 613—624.

KÖHLER E. 1964. Allgemeine Viruspathologie der Pflanzen. — Paul Parey. Berlin, Hamburg.

PÄTAU K. 1943. Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (Eine neue t-Tafel). — Biolog. Zbl. 63: 152—168.

SCHEVING L., HARRISON J., GORDON P. & PAULY J. E. 1968. Daily fluctuation (circadian and ultradian) in biogenic amines of the rat brain. — Am. J. Physiol. 214: 166—173.

SOLTYS A., UMRATH K. & UMRATH Ch. 1938. Über Erregungssubstanz, Wuchsstoff und Wachstum. — Protoplasma 31: 454—480.

UMRATH K. 1930. Über Erregungsstubstanzen. — Jb. wiss. Bot. 73: 759—769.

— 1931. Der Übergang der Blätter in Schlafstellung. — Planta (Berl.) 13: 169—192.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

UMRATH K. 1932. Erregungssubstanz und Wuchsform bei *Mimosa pudica*. — Jb. wiss. Bot. 74: 609—621.

— 1958. Beobachtungen an täglich mehrmals mechanisch gereizter *Neptunia plena*. — Ber. dtsch. bot. Ges. 71: 315—320.

— 1959. Der Erregungsvorgang. — In RUHLAND (Hg.) Handb. Pflanzenphysiol. 17/1: 24—110. — Springer-Verlag Berlin—Göttingen—Heidel-

— 1962. Autonome Bewegungen von Blättern und autonome Erregungsvorgänge in Blättern. — In RUHLAND (Hg.) Handb. Pflanzenphysiol. 17/2: 542—561. — Springer-Verlag Berlin—Göttingen—Heidelberg.

— 1966. Durch Erregungssubstanz ausgelöste Spaltöffnungsschließbewegung. — Z. Pflanzenphysiol. 55: 217—223.

— & FÜRST G. 1976. Identifizierung der Überträgersubstanz der sensiblen Nerven als γ-Aminobutyryl-L-histidin. — Zool. Jb. Physiol. 80: 274—295.

— & GRALLERT M. 1967. Über nervöse Hemmungssubstanzen der Wirbeltiere und über Wirkungsmechanismen von Psychopharmaka. — Z. Biol. 115: 322—364.

— & KLEMENCIC E. 1963. Nervöse Überträgersubstanzen und ihr fermentativer Abbau. — Z. vergl. Physiol. 46: 395—429.

— & SOLTYS A. 1936. Über die Erregungssubstanz der Papilionaceen und ihre zellteilungsauslösende Wirkung. — Jb. wiss. Bot. 84: 276—284.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: 19_1_2

Autor(en)/Author(s): Umrath Karl, Thaler Irmtraud, Steiner Gudrun

Artikel/Article: Die Freisetzung von Erregersubstanz bei Pflanzen durch Stoffe, die bei Tieren Überträgersubstanzen freisetzen. 13-25