

(3.) Werner Magnus: Hemmungsstoffe und falsche Keimung.

(Eingegangen am 14. Februar 1921.)

Im Lebensrhythmus der Pflanzen wechseln Zeiten des vollen Wachstums ab mit denen der Wachstumsstockung, den Ruheperioden. Die Frage nach dem Zustandekommen dieser Periodizität durch äußere und innere Ursachen ist vielfach erörtert worden. Es wurde gezeigt, daß durch verschiedenartige Beeinflussungen die Ruhezeit unterbrochen werden kann. Hieraus wurden Schlüsse auf die im normalen Entwicklungsablauf wirkenden Wachstumserregungen gezogen. Demgegenüber ist die Frage nach den Mitteln, welcher sich der pflanzliche Organismus bedient, um an und für sich wachstumsfähiges Gewebe im Wachstum zu hemmen, bisher experimentell wenig gefördert. Mit den Begriffen „Wachstumskorrelationen“ und „Formharmonien“ wird nur der Tatsache Rechnung getragen, daß eine solche Wachstumshemmung im Entwicklungsgang eintritt, ohne daß damit über die Art des Zustandekommens der Hemmung etwas ausgesagt wird. Augenscheinlich beruht nun aber das große Problem der pflanzlichen Formbildung weniger darauf, warum Zellen wachsen und sich teilen, als warum sie, obgleich günstige äußere Wachstumsbedingungen vorhanden sind, in Wachsen und Teilung aufhören. Typisch embryonales, aber im Wachstum gehemmtes Gewebe wird auch in allen erwachsenen Pflanzenorganen gefunden. —

Als Mittel, welche die Pflanze zur Wachstumserregung und Formgestaltung verwendet, sind wiederholt bestimmte spezifische (bisher ausnahmslos hypothetische) Stoffe herangezogen worden, wie blütenbildende Stoffe (SACHS), Wuchsenzyme (BEYERINK), Zellteilungshormone (HABERLANDT), Sexualstoffe (BLAKESLEE, BURGESS). Der Wachstumshemmung sollen entsprechend spezifische „Ermüdungs“- und „Hemmungsstoffe“ dienen, eine Spekulation, welche KLEBS als „abenteuerlich“ verwirft. (Litt. WEBER: Sitzb. Acad. Wien 1918.) Die Wichtigkeit dieser Frage für das Verständnis der Formbildung ließ mich den experimentellen Nachweis solcher Hemmungsstoffe versuchen.

Das geeignetste Objekt für solche Untersuchungen scheinen die Samen der höheren Pflanzen zu sein. Diese typisch embryonalen Gewebe werden durch unbekannte Faktoren vielfach am

Wachstum gehindert, zu einer Zeit, in denen ihnen in Feuchtigkeit, Wärme, Sauerstoff günstige Wachstumsbedingungen geboten sind. Es empfahlen sich dann zur Untersuchung insbesondere solche Samen, von denen bekannt ist, daß sie durch bestimmte andere in ihrer Wirkung nicht ohne weiteres verständliche äußere Einflüsse in der Keimung gefördert resp. gehemmt würden. Ein solcher sehr ausgeprägter Faktor ist bekanntlich für manche Samen das Licht. In den Untersuchungen von HEINRICHER, LEHMANN, GASSNER u. a. hat sich *Phacelia tanacetifolia* gegen Licht als besonders empfindlich erwiesen. Licht wirkt auf die Samen sehr stark keimungshemmend.

In vorliegender Arbeit sollen meine Befunde über Hemmungsstoffe ausschließlich an diesem Objekt wiedergegeben werden. — Ich benutzte während meiner Untersuchung im Sommer bis Herbst 1920 aus dem Handel bezogenes Material angeblich der Ernte 1919. Es keimte sehr regelmäßig und in weiten Grenzen unabhängig von der Temperatur. Als Keimbett von je 100 Samen dienten Petrischalen, die mit dreifacher Lage Fließpapier, das mit 5 ccm Flüssigkeit befeuchtet wurde, bedeckt war. Die Samen keimten zu mehr als 90 pCt. im Dunkeln, wobei die volle Keimzahl nach 2 Tagen fast erreicht war und nach 4 Tagen die Keimung praktisch vollendet war. Am Tageslicht am Nordfenster keimten hingegen nur durchschnittlich 4 pCt.

Bei der Arbeitshypothese der „Hemmungsstoffe“ war als erste Möglichkeit zu untersuchen, ob Hemmungsstoffe im Licht gebildet würden. Hieran war besonders zu denken, weil bekannt ist, daß viele Samen, nachdem sie im Keimbett dem Licht eine gewisse Zeit ausgesetzt waren, auch im Dunkeln nicht mehr keimen, „lichthart“ geworden sind. Es wurden in mannigfacher Weise hergestellte Extrakte aus lichtkeimenden Samen zu den im Dunkeln keimenden gebracht, ohne jedoch das Keimprozent merkbar herabzusetzen.

Als zweite Möglichkeit der Keimungshemmung im Licht wurde die Frage untersucht, ob vielleicht doch im Licht die Bildung von keimungsauslösenden Stoffen unterbleibt, die im Dunkeln vor sich geht. Extrakte aus im Dunkeln keimenden Samen wurden zu im Licht im Keimbett ruhenden gebracht, ohne daß hierdurch das Keimprozent erhöht werden konnte.

Als dritte Möglichkeit wurde untersucht, ob etwa Hemmungsstoffe in den Samen wirksam sind, die aber schon vor der Keimung vorhanden sind, jedoch nur im Licht zu funktionieren vermögen. Bei dieser Fragestellung müssen also Sameuextrakte zu im Licht

keimenden Samen hinzugebracht werden. Bei der geringen Keimkraft im Licht wäre aber eine weitere Keimungshemmung nicht festzustellen, wenn nicht das Keimprozent der *Phaceliasamen* weitgehend von der Lichtintensität abhängig wäre. Nachdem festgestellt worden war, daß die Keimung in einigen Meter Entfernung vom Fenster auf 40 und mehr Prozent gestiegen war, wurden genauere Versuche in der Dunkelkammer bei konstantem elektrischen Licht angestellt. Im folgenden Versuch wurde gleichzeitig die Einwirkung einer Abspülung von ungekeimten *Phaceliasamen* untersucht. (30 g in 100 cem Leitungswasser während einer Viertelstunde, dann filtriert.)

Keimprozent von je 100 Samen von *Phacelia tanacet.* in Leitungswasser (Kontrolle) und Samenabspülung im Licht der 100-Kerzen-Nitralampe, 15. 9. 20.

Entfernung vom Licht	17. 9.		18. 9.		20. 9.		22. 9.	
	Kontr.	Samen Absp.	Kontr.	Samen Absp.	Kontr.	Samen Absp.	Kontr.	Samen- Absp.
1 m	5	5	7	6	8	10	8	10
2 m	21	11	23	15	23	15	23	16
3 m	34	24	35	25	36	25	36	25
Dunkel	92	86	93	94	93	94	93	94

Der Versuch lehrt, wie das Keimprozent mit Abnahme der Lichtintensität steigt. Er zeigt weiter, wie eine Abspülung der ungekeimten Samen eine starke Herabsetzung des Keimprozent im geschwächten Lichte herbeiführt, während sie im Dunkeln ohne Einfluß ist.

Nachdem die keimungshemmende Wirkung von in ruhenden *Phaceliasamen* enthaltenen Stoffen im Licht durch zahlreiche Versuche festgestellt war, wurde versucht, über die Natur dieser Substanz Aufschluß zu erhalten. — Als sicher dürfte anzusehen sein, daß sie an der Samenschale haftet. Denn schon eine Abspülung von 5 Minuten genügt, eine deutliche Hemmungswirkung hervorzurufen. So wurden im Versuch vom 20. 7. (Versuchsdauer 7 Tage) das Keimprozent von 30 auf 19 herabgesetzt und am 31. 7. (Versuchsdauer 5 Tage) von 45 auf 15. — Der Stoff haftet nicht nur oberflächlich der Samenschale an. Auch bei wiederholter länger dauernder Abspülung ist die Wirkung der späteren Ab-

spülungen sehr deutlich. — Der Stoff ist hitzebeständig. Das Aufkochen des Extrakts setzt seine Wirkung nicht merkbar herab. — Der Stoff ist in Alkohol unlöslich. 20 g Samen wurden in 60 ccm abs. Alkohol 24 Stunden extrahiert. Der filtrierte Extrakt auf dem Wasserbade eingedampft hinterließ eine grünliche, fettige Substanz und bräunliches Gerinsel. Nur z. T. in wenig Wasser gelöst, bleibt sie ohne hemmende Wirkung. Die Samenabspülung dieser vorher in Alkohol extrahierten Samen zeigt starke Hemmungsreaktion. — Die wirksame Samenabspülung ist gelb bis braungelb und fluoresziert stark blutrot. Beim Eindampfen bildet sich ein bräunlicher Niederschlag, der zum größten Teil in Wasser löslich ist und seine Wirkung beibehält, jedoch läßt sich durch höhere Konzentration die Wirkung nicht verstärken. Dem obigen Versuchsergebnis entsprechend ist er in Alkohol unlöslich.

Da bekannt ist, daß fluoreszierende Stoffe auch in sehr schwacher Verdünnung im Licht starke biologische Schädigungen hervorrufen (TAPPEINER, HAUSMANN), liegt der Gedanke nahe, den im Licht hemmenden Stoff in dem fluoreszierenden Farbstoff zu sehen, doch kann hierfür der Beweis, besonders unter Berücksichtigung der weiterhin zu beschreibenden Beobachtungen, noch nicht als geführt gelten. —

Bei der Annahme, daß die in den Samenabspülungen vorhandene keimungshemmende Substanz auch diejenige ist, mit deren Hilfe im Licht im Samen die Keimung gehemmt wird, war zu untersuchen, ob diese augenscheinlich an der Samenschale haftende in Wasser lösliche Substanz durch Wasser ausgewaschen und so unwirksam gemacht werden kann. Samen, welche im diffusen Licht unter der Wasserleitung am 3. 9. während 3 Tage in fließendem Wasser ausgewaschen wurden, waren dort zu etwa 30 pCt. gekeimt. Ungekeimte wurden hiervon ans Fenster und ins Dunkle gebracht. Nach 3 Tagen waren am Licht 10 pCt., im Dunkeln 89 pCt. gekeimt. Eine hypothetische in Wasser lösliche Hemmungssubstanz läßt sich also innerhalb 3 Tagen nicht auswaschen. —

Für das Verständnis der keimungshemmenden Wirkung der Samenabspülung erschien es besonders wichtig zu untersuchen, ob ihr auch eine wachstumshemmende Wirkung zukommt. Hierzu wurde ihre Wirkung auf wachsende Keimwurzeln untersucht. Je 10 keimende Samen mit 3–6 mm langen Wurzeln wurden in 8 Petri-Schalen auf mit Flüssigkeit getränktem Fließpapier in senkrechter Lage sowohl im Hellen, wie im Dunkeln kultiviert. Die am Licht erwachsenen hatten nach 2 Tagen die Durchschnitts-

länge von 60 mm, die im Dunkeln von 79 mm. Eine Wachstumshemmung durch die Samenextrakte war nirgends erkennbar.

Da also die keimungshemmende Wirkung nicht ohne weiteres mit einer wachstumshemmenden gleichgesetzt werden kann, wurde untersucht, welcher Art eigentlich die Hemmung im *Phacelia*-samen sein möchte. Es kann nur sehr leicht die auffällige Tatsache gezeigt werden, daß die Keimungshemmung im Samen ausschließlich an der Chalazaseite liegt. Wird mit dem Rasiermesser hier die Samenspitze mit einem ganz dünnen Schnitt entfernt, keimen fast ausnahmslos alle Samen im Licht. — Auch Samen, welche im belichteten Keimbett längere Zeit ungekeimt gelegen haben, keimen sofort bei gleicher Lichtintensität nach der Chalazaoperation. Von am 24. 7. ausgelegten operierten 8 Tagen vorbelichteten 20 Samen waren 18 in einem Tag mit langen Keimwurzeln ausgekeimt. Eigentlich beginnt die Keimung schon unmittelbar nach der Operation, da sogleich das Keimwurzelnchen ein wenig über die Schnittwunde heraustritt. Da die Wurzelspitze des die ganze Längsachse des Samens einnehmenden Embryos bis unmittelbar an die Chalaza heranreicht, wird sie bei der Operation durch den Schnitt immer zu einem kleinen Teil abgeschnitten. Diese Verletzung hat mit der Überwindung der Keimungshemmung nichts zu tun. Denn es gelingt auch mit dem Skalpell von dem gequollenen Samen den Chalazateil ohne Embryoerletzung abzupräparieren mit dem gleichen Keimungserfolg. Die Öffnung des Samens an einer anderen Stelle genügt zur Hemmungsüberwindung nicht. Es wurden gleichzeitig je 20 vorbelichtete Samen durch einen Längsschnitt am sproßende verletzt. Von ihnen keimten im Lichte 1, im Dunkeln 15. Noch deutlicher zeigt sich die Keimungshemmung am Chalazaende bei einer Operation durch Abschneiden des sproßendes. Während von den ins Dunkele gebrachten 20 Samen nach 2 Tagen 19 normal gekeimt waren, hatten von denen im Lichte belassenen 20, 17 lange sprosse aus der Wunde getrieben, während die Keimwurzelnchen ungekeimt in dem an Chalazaende geschlossenen Samen lagen. Es beruht also die Keimungshemmung auf der Hemmung der Durchbrechung des Samengewebes am Chalazaende, wobei mit ziemlicher Bestimmtheit vermutet werden kann, daß diese Hemmung in diesem Gewebe ihren Ursprung nimmt. —

Es wurde weiter untersucht, ob etwa das Chalazaende auch als Aufnahmeorgan des Hemmungsreiz durch das Licht anzusehen ist. Nachdem festgestellt war, daß Samen, welche mit dem Chalazaende in 1½ pCt. Agargalerte eingesteckt waren, gut keimten

wurde am 23. 7. Agar mit chinesischer Tusche versetzt und Samen mit dem Chalazaende zu etwa der Hälfte hineingesteckt. Von 50 keimten am Licht in 3 Tagen 10, während von 20 mit der entgegengesetzten Seite eingedrückten nur 1 gekeimt war. Aus diesen, wie aus anderen ähnlichen Versuchen läßt sich folgern, daß wohl die Chalazaseite für die Reizwirkung empfindlicher, aber auch an anderen Stellen des Samens der Lichtreiz aufgenommen werden kann. —

Diese Art der Keimungshemmung im Licht resp. durch Hemmungsstoffe im Licht darf nicht als spezifisch angesehen werden. Auch im Dunkeln keimt, wie gezeigt, ein geringer Prozentsatz auch nach längerer Zeit nicht. Wird bei diesen Samen die Chalazaoperation vorgenommen, keimen häufig sogleich alle Samen; oder nur ein ganz geringer Teil blieb ungekeimt, welche ihre Keimunfähigkeit dadurch zeigten, daß die verletzte Wurzelspitze beim Schneiden nicht sogleich über die Schnittwunde hervortrat. In gleicher Weise war der größte Teil der nach langem Aufenthalt im Licht im Dunkeln nicht mehr keimenden, „lichthart“ gewordenen Samen zur Keimung zu veranlassen. —

Da somit die Hemmung an und für sich auch ohne Lichtreiz entstehen kann, war festzustellen, ob nicht auch andere Stoffe, als die in der Samenabspülung vorhandenen, im Licht eine ähnliche hemmende Wirkung ausüben möchten. —

Vorerst wurde untersucht, ob sich schon in den reifenden Samen Hemmungsstoffe ausbilden. In 3 m Entfernung von der Nitalampe wurden am 22. 9. auf je 3 reifende Samenanlagen je 1 *Phaceliasamen* gebracht. Das Keimprozent betrug nach 3 Tagen 20 gegenüber 34 der Kontrolle, also eine wesentliche Hemmung. Hier zeigt sich im Dunkeln aber gleichfalls eine gewisse hemmende Wirkung: am 28. 8. war in einem 3tägigen Dunkelversuch das Keimprozent auf 70 gegenüber 90 der Kontrolle gesunken. — Für die Beantwortung der Frage, ob auch in anderen Organen von *Phacelia* keimungshemmende Stoffe vorhanden sind, dienten folgende Versuche. Am 18. 9. wurde 1 Teil grüner Blätter mit 2 Teilen dest. Wasser verrieben und filtriert. Es läuft eine braune Flüssigkeit ab. In konst. elektr. Licht, 3 m von der Nitalampe, war das Keimprozent nach 5 Tagen 8 gegenüber 37 der Kontrolle; also sehr starke Hemmung gegen vollkommen fehlende Wirkung im parallelen Dunkelversuch: 93 pCt. gegenüber 95 pCt. — Der gekochte Extrakt hatte völlig gleichartige Wirkung. — Der eingedampfte in Alkohol ausgewaschene und mit wenig Wasser aufge-

nommene Extrakt setzte das Keimprozent beim Parallelversuch im konstanten Licht bis auf 3 herab. (Dunkelversuch mißglückt.)

Der Extrakt aus Keimwurzeln von *Phacelia* setzte am 3. 9. im gedämpften Zimmerlicht das Keimprozent von 59 auf 45 herab, während der parallele Dunkelversuch eine Beeinflussung nicht zeigte. — Von den Nebenversuchen mit den Extrakten anderer Pflanzen sei der mit dem Blattextrakt von *Epilobium* erwähnt, der am 3. 9. im Licht und Dunkel keinen Einfluß hatte, während der gekochte Blattextrakt von *Pelargonium* am 20. 9. im konst. Licht der Nitalampe innerhalb 3 Tagen das Keimprozent von 26 auf 10 herabdrückte, während der Parallelversuch im Dunkeln keine Wirkung zeigte. Da diese Versuche darauf hinwiesen, daß die Wirkung der Organextrakte nicht als spezifisch anzusehen ist, wurde ein Versuch mit einem für die Blätter charakteristischen Inhaltsstoff angestellt mit einer 1 pCt. Traubenzuckerlösung. Eine gewisse Wirkung im konst. elektr. Licht ist unverkennbar: am 23. 9. war in 7 Tagen das Keimprozent 24 gegenüber 33 der Kontrolle, bei fehlender Wirkung im Dunkelversuch. —

In der Beurteilung der hemmenden Wirkung der Samenabspülungen von *Phacelia* auf die Keimung dieser Samen im geschwächten Licht bieten diese Versuche keine Stütze dafür, daß das Licht direkt durch eine solche Lösung, wie z. B. durch ihre Fluoreszenz wirkt. Es erscheint vielmehr ebensowohl möglich, daß das Licht als solches eine keimungshemmende Wirkung besitze, die bei den Versuchen im geschwächten Licht durch eine gewisse keimungshemmende Wirkung bestimmter Stoffe nur unterstützt wird, deren Wirkung allein im Dunkeln nicht ausreichte eine Keimungshemmung hervorzurufen, ebenso wie sie durch ihre geringe Wirksamkeit auch im vollen an und für sich stark hemmenden Licht nicht zur Geltung kommt. Trotzdem dürfte kaum daran zu zweifeln sein, daß das in den Samenabspülungen aufgefundene Hemmungsprinzip als ein für die Biologie der Samenruheperiode wichtiger Faktor anzusehen ist. —

Auch HAAK hatte vermutet, daß das Terpentin in den Kiefernzapfen ein vorzeitiges Keimen der Samen verhindern soll, und WIESNER meint, daß Stoffe im Schleim der Mistelbeere die Samenruhe mitbedingen. —

Nach KÜHN (d. Bericht. 1915 und 1916) soll die Keimungshemmung der *Phaceliasamen* im Licht durch säurehaltiges Substrat sehr wesentlich herabgesetzt werden. Auf 0,1 mol HCl wird z. B. das Keimprozent nach ihm von 18 auf 75 erhöht. Bei der Wichtigkeit dieser Resultate für das Hemmungsproblem wurden die Versuche

(26) WERNER MAGNUS: Hemmungsstoffe und falsche Keimung.

nachgeprüft. Am 14. 7. waren nach 24 Stunden im Licht gekeimt 3 pCt., hingegen, wie man bei oberflächlicher Beobachtung glauben konnte, auf 0,1 mol HCl 71 pCt. In Wirklichkeit war auf dem salzsäurehaltigen Substrat keine einzige echte Keimung eingetreten. Es handelt sich vielmehr um eine sehr eigentümliche Erscheinung, die man vielleicht am besten analog zu „fausse couche“ als „falsche Keimung“ bezeichnen kann. Neben einem großen Teil der Samen liegen die Embryonen in genau der gleichen Größe, die sie im Samen besitzen. Sie müssen also aus dem Samen durch einen Verquellungsprozeß des Samengewebes herausgepreßt worden sein. Daneben gibt es auch Samen, bei denen der Embryo nur zum Teil aus der Chalaza herausieht und die man mit echter Keimung verwechseln könnte, wenn nicht auch hier die nähere Untersuchung zeigte, daß kein Wurzelwachstum stattgefunden hat und auch nicht die normalerweise sogleich einsetzende geotropische Krümmung. Sämtliche Embryonen sind abgestorben. Die falsche Keimung läßt sich leicht direkt beobachten, wenn die vorher 3 oder noch besser 24 Stunden in Wasser eingequollenen Samen in 1 mol HCl gebracht werden. Innerhalb einer Stunde ist bei dem größten Teil die falsche Keimung eingetreten. Auch beim Erhitzen im Wasser zeigen die Samen bei 70° C zahlreiche „falsche Keimungen“. Daß 0,1 mol HCl in jedem Fall schädigend wirkt, zeigt folgender Versuch. 24 Stunden eingequollene Samen wurden während 1 Stunde der Einwirkung von 0,1 mol HCl ausgesetzt. 36 pCt. blieben ungekeimt, 6 zeigten falsche Keimung. 28 pCt. waren abgestorben, und nur 30 pCt. normal gekeimt, z. T. mit Übergängen zur falschen Keimung. Da also durch saures Keimsubstrat eine Aufhebung der Keimungshemmung bei Lichtkeimung von *Phacelia* nicht stattfindet, sind auch alle hieraus für die Ursache der Hemmung gezogenen Folgerungen hinfällig.

Für das Verständnis der Keimungshemmung im Licht dürfte aber die Folgerung aus diesen Beobachtungen nicht unwichtig sein, daß jedenfalls die mechanische Hemmung des Samengewebes am Chalazaende keine sehr beträchtliche sein kann.

Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule
Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Magnus Werner

Artikel/Article: [Hemmungstoffe und falsche Keimung. 1019-1026](#)