

68. Hermann Sierp: Über den Thermotropismus der Keimwurzeln von *Pisum sativum*.

(Eingegangen am 22. Dezember, 1919.)

In einer jüngst erschienenen Abhandlung von COLLANDER¹⁾ über den Thermotropismus der Pflanzen wird auch der bis jetzt von allen Organen am besten untersuchte, der der Wurzeln erneut behandelt, wobei die bis jetzt zumeist verwandte Keimwurzel von *Pisum sativum* das Hauptversuchsobjekt war. Ich selbst hatte besonders im vorigen Winter mit derselben Wurzel Untersuchungen gemacht, die sich in der gleichen Richtung bewegten, die ich aber trotzdem veröffentliche, weil sie mich zu einer anderen Deutung und Bewertung der Versuche kommen ließen, wie COLLANDER ihnen zulegt.

Ich benutzte einen von AF KLERCKER²⁾ im hiesigen Institut gebrauchten modifizierten WORTMANNschen Apparat, wählte also die gleiche Versuchsanordnung, wie sie auch COLLANDER bei seinen Versuchen verwendete. Der Temperaturabfall betrug in allen hier mitgeteilten Versuchen ca. 6° pro Zentimeter. Wenn die vorher bei Zimmertemperatur in einem anderen Kasten gezogenen Wurzeln eine Länge von 15—20 mm erlangt hatten, wurden sie benutzt. Ich wählte mit Absicht eine ganz bestimmte Länge, weil, wie ich noch zeigen werde, Versuche mir ergeben hatten, daß die Länge der Wurzeln auf das Ergebnis einen bestimmten Einfluß hat. Die Größe der entstandenen Krümmung wurde durch Anlegen an einen Halbkreis abgelesen. Auch ich beobachtete wie alle vor mir die großen individuellen Schwankungen. Es traten

1) COLLANDER, R., Untersuchungen über den Thermotropismus der Pflanzen. Öfversigt af Finska Vetensk.-Soc. Förh, LXI Afd. B. 11, 1919. Helsingfors

2) KLERCKER, J. AF, Über caloritropische Erscheinungen bei einigen Keimwurzeln. Öfversigt. Kgl. Vetensk.-Ak. Förhandlingar 1891, Stockholm.

auch Krümmungen auf, die nicht in der Reizrichtung erfolgten. Solche werden in den nächsten Tabellen zu den nicht gekrümmten gerechnet, aber durch die hinter der ersten Zahl eingeklammerte ihrer Anzahl nach kenntlich gemacht. Im Gesamtdurchschnittswert blieben diese Krümmungen unbeachtet.

Ich gebe in den nächsten Versuchen zunächst die gleichen wieder, die auch COLLANDER gemacht, in denen Wurzeln verschieden lange Zeit in dem Temperaturgefälle gelassen wurden.

Tabelle 1. Reizdauer $\frac{1}{2}$ Stunde.

Temperatur	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40
Ungekrümmte Wurzeln	22 (3)	18 (4)	15 (6)	26 (3)	9 (2)	1
Positiv gekrümmte Wurzeln	4	4	2	5	0	2
Negativ gekrümmte Wurzeln	4	6	6	12	13	18
Gesamtzahl aller Wurzeln	30	28	23	43	22	21
Durchschn. Größe d. pos. Winkels	5°	5°	10°	5°	—	10°
Durchschn. Größe d. neg. Winkels	7,5°	7°	11,7°	5°	14,2°	23,3°
Gesamtdurchschnittswinkel	— 0,3°	— 0,8°	— 2,3°	— 1,6°	— 8,4°	— 19,8°

Ohne die Prozentzahlen anzugeben, lassen diese Zahlen deutlich erkennen, daß die Zahl der ungekrümmt bleibenden Wurzeln bei den Temperaturen über 25° abnimmt. Mit ihr geht eine Zunahme der negativ gekrümmten Wurzeln parallel. Der Gesamtwinkel ist in allen Intervallen negativ und nimmt abgesehen von der Unregelmäßigkeit in dem Temperaturintervall 25—30° von links nach rechts zu. Es tritt also in der Tat, wie dies COLLANDER auch gefunden, was den früheren Autoren entgangen, bei der gewählten Versuchsanstellung eine negative Krümmung ein. Das gleiche lehrt uns die nächste Tabelle, in der die Reizdauer eine Stunde betrug.

Tabelle 2. Reizdauer 1 Stunde.

Temperatur	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40
Ungekrümmte Wurzeln	18 (6)	12 (4)	26 (3)	22 (5)	9 (3)	6 (3)
Positiv gekrümmte Wurzeln	8	4	4	6	5	—
Negativ gekrümmte Wurzeln	16	28	22	16	15	30
Gesamtzahl aller Wurzeln	42	44	42	44	29	36
Durchschn. Größe d. pos. Winkels	10 °	5 °	5 °	6,3 °	10 °	
Durchschn. Größe d. neg. Winkels	11 °	9,2 °	7,3 °	9,1 °	12,1 °	22,5 °
Gesamtdurchschnittswinkel	— 2,3 °	— 5,4 °	— 2,7 °	— 2,4 °	— 4,5 °	— 18,8 °

Der hier durchwegs negative Gesamtwinkel ist in den vier ersten Temperaturintervallen größer als in dem vorigen Versuch. Das Kleinerwerden in den beiden letzten ist nicht etwa zufällig. Dies zeigt der nächste Versuch, wo 2 Stunden gereizt wurde.

Tabelle 3. Reizdauer 2 Stunden.

Temperatur	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40
Ungekrümmte Wurzeln	22 (7)	20 (5)	18 (2)	4	8	4 (1)
Positiv gekrümmte Wurzeln	4	12	20	28	30	13
Negativ gekrümmte Wurzeln	12	12	6	12	6	18 (2 geschl.)
Gesamtzahl aller Wurzeln	38	44	44	44	38	37
Durchschn. Größe d. pos. Winkels	5 °	13 °	18 °	21,6 °	20,9 °	17,0 °
Durchschn. Größe d. neg. Winkels	9,7 °	7,5 °	18,2 °	11,5 °	10,0 °	26,8 °
Gesamtdurchschnittswinkel	— 2,6 °	+ 1,4 °	+ 5,7 °	+ 10,5 °	+ 14,9 °	— 7,1 °

In diesem Versuch ist in allen Intervallen mit Ausnahme des ersten die bereits im vorigen Versuch in den beiden letzten Intervallen festgestellte Gegenreaktion wahrzunehmen, und zwar von solcher Stärke, daß in den meisten Intervallen der vorher negative Wert nunmehr positiv geworden ist. Nur im letzten ist er noch negativ, aber auch hier ist die entgegengesetzte Wirkung an dem bedeutend geringeren Wert zu erkennen.

Tabelle 4. Reizdauer 3 Stunden.

Temperatur	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40
Ungekrümmte Wurzeln	20 (2)	18 (4)	4 (1)	9 (1)	4	—
Positiv gekrümmte Wurzeln	16	16	28	28	—	—
Negativ gekrümmte Wurzeln	12	8	3	—	31 (16 geschl.)	32 (2 geschl.)
Gesamtzahl aller Wurzeln	48	32	35	37	35	32
Durchschn Größe d. pos. Winkels	12,0 °	11,2 °	14,0 °	15,0 °	—	—
Durchschn. Größe d. neg. Winkels	7,0 °	11,5 °	10,0 °	—	43,7 °	48,8 °
Gesamtdurchschnittswinkel	+ 2,3 °	+ 2,0 °	+ 9,5 °	+ 11,7 °	— 40,8 °	— 48,8 °

Nunmehr ist der Wert des Intervalls 10—15 ° auch positiv geworden. Die Werte der drei folgenden Intervalle haben an Größe weiter zugenommen. Ganz anders liegen nun die Dinge bei den Temperaturen über 30 °. Hier ist statt des vorherigen positiven Wertes ein starker negativer Ausschlag festzustellen. Aber auch hier macht sich in dem Intervall 30—35 ° der Einfluß der vorhergehenden positiven Krümmung noch an dem Auftreten S-förmig gebogener (geschlängelter) Wurzeln bemerkbar, und zwar war bei allen der obere, basale Teil negativ und der untere noch positiv gekrümmt. Zwei solcher Wurzeln treten schon in der vorigen Tabelle auf und sind jedenfalls gleich zu bewerten. Wir dürfen aus dem Auftreten solcher in ganz bestimmter Weise geschlängelter Wurzeln folgern, daß die zweite negative Reaktion unabhängig von der positiven perzipiert wird. Nur so ist es zu

verstehen, daß die in dem vorigen Intervall noch in so großer Zahl vorhandenen positiven Krümmungen so plötzlich verschwinden. Daß es sich hier nicht um positive geotropische Krümmungen handelt, darf aus dem Umstand gefolgert werden, daß in dem letzten Intervall, wo die negative Krümmung doch am frühesten und stärksten einsetzte, so wenig derartig S-förmig gebogener Wurzeln sich zeigen.

Statt weiter Versuche anzugeben, in denen die Reizung länger als drei Stunden dauerte, sie sagen im Prinzip nichts Neues, will ich lieber die erhaltenen Werte der vorhergehenden Tabellen in der Form zusammenstellen, wie COLLANDER die seinigen auch zusammengefaßt hat.

Tabelle 5.

Temperatur	10—15	15—20	2 —25	25—30	30—35	35—40
$\frac{1}{2}$ Stunde	— 0,3 °	— 0,8 °	— 2,3 °	— 1,6 °	— 8,4 °	— 19,8 °
1 Stunde	— 2,3 °	— 5,4 °	— 2,7 °	— 2,4 °	— 4,5 °	— 18,8 °
2 Stunden	— 2,6 °	+ 1,4 °	+ 5,7 °	+ 10,5 °	+ 14,9 °	— 7,1 °
3 Stunden	+ 2,3 °	+ 2 0 °	+ 9,5 °	+ 11,7 °	— 40,8 °	— 48,8 °

Diese Tabelle bestätigt das, was auch COLLANDER gefunden, daß bei dieser Versuchsanordnung immer zunächst eine negative Reaktion eintritt, daß diese aber von einer entgegengesetzten Reaktion sehr bald bekämpft wird. Besonders in den mittleren Intervallen ist diese Gegenreaktion stark ausgeprägt, hier wird die Krümmung stark positiv. Nach der positiven Reaktion setzt dann wieder eine negative ein, die am stärksten bei den Temperaturen über 30 ° zum Vorschein kommt.

Bevor ich weiter auf die Deutung dieser Ergebnisse eingehe, will ich zunächst noch hinweisen auf den Unterschied, den die obigen Werte erkennen lassen, wenn wir sie mit denen vergleichen, welche COLLANDER angibt. Es fällt dann gleich auf, daß die von mir ermittelten Werte durchwegs kleiner sind, und daß die positive Gegenreaktion früher als dort einsetzt. Dieser auffallende Unterschied liegt nun weniger, wie man etwa zunächst glauben könnte, in der Verschiedenheit der von COLLANDER und mir benutzten Erbsensorte (COLLANDER: *Concordia*, reine Linie; ich: SCHNABEL, verbesserte krummschotige, bez. von PFITZER, Stuttgart), sondern wie ich durch Versuche zeigen konnte, in der geringeren von mir

benutzten Länge der Keimwurzeln. In der nächsten Tabelle 6 habe ich eine Anzahl Versuche zusammengestellt, in denen Keimwurzeln zur Verwendung kamen, die die gleiche Länge hatten, wie sie COLLANDER benutzte. Man findet in dieser Tabelle auch die Werte der Krümmungen, wo die Reizung $\frac{1}{4}$ und $\frac{3}{4}$ Stunde lang dauerte. Die Zahl der zum Versuch verwendeten Wurzeln ist in Klammern immer dem Ergebnis beigelegt. Sie zeigt, daß die von mir benutzte eine bedeutend größere ist, als COLLANDER sie verwendete.

Tabelle 6.

Temperatur	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40
$\frac{1}{4}$ Stunde	— 3,0 (32)	— 5,7 (33)	— 11,4 (33)	— 13,8 (24)	— 14,6 (43)	— 20,4 (30)
$\frac{1}{2}$ Stunde	— 5,1 (48)	— 9,0 (58)	— 12,0 (39)	— 13,2 (48)	— 15,8 (48)	— 20,0 (38)
$\frac{3}{4}$ Stunde	— 6,1 (52)	— 7,4 (52)	— 9,2 (56)	— 14,5 (52)	— 14,3 (42)	— 21,0 (58)
1 Stunde	— 4,6 (48)	— 7,6 (48)	— 6,6 (46)	— 11,4 (42)	— 15,5 (42)	— 22,2 (32)
2 Stunden	— 5,6 (49)	— 3,5 (42)	0 (39)	— 9,5 (44)	— 10,2 (30)	— 18,5 (33)

Diese Zahlen stimmen mit denen COLLANDERS nicht schlecht überein. Ein positiver Wert tritt noch nicht auf, wohl ist überall wieder die Abnahme des negativen Wertes festzustellen. Der Wert der ersten $\frac{1}{4}$ Stunde läßt erkennen, daß die Reaktion gleich, und zwar bei den höheren Temperaturen mit beträchtlicher Stärke einsetzt.

COLLANDER sieht in allen hier auftretenden Krümmungen thermotropische. Fragen wir uns nun, ob dieser Schluß wirklich aus den gewonnenen Zahlen gezogen werden kann. Außer an eine thermotropische Krümmung kann hier noch an eine andere tropistische Reizung, an eine hydrotropische, gedacht werden. In einer Arbeit von HOOKER¹⁾, die mir der Zeitverhältnisse halber nicht zu Gesicht gekommen ist, dessen Inhalt ich durch die Arbeit COLLANDERS kennen lernte, tritt dieser für die Auffassung ein, daß es sich in den bisher als thermotropisch ausgegebenen Fällen gar nicht um Thermotropismus, sondern um Hydrotropismus oder auch Traumatropismus (bei höheren Temperaturen) handele.

1) HOOKER, H. D. JR., Thermotropism in Roots. Plant World. Vol 17, 1914 und Hydrotropism in Roots of *Lupinus albus*. Ann. of Bot. Vol. 29, 1915.

Für HOOKER ist maßgebend, daß eine wärmere Luft mehr Wasser enthält, als eine kältere. COLLANDER hat versucht, auf Grund seiner Ergebnisse diese Auffassung zu widerlegen.

Er macht zunächst den folgenden Versuch. In dem mittleren Teil des Zinkkastens wurden zwei Schichten von verschieden feuchtem Sägemehl gebracht und auf der Grenze zwischen den feuchteren und trockeneren Sägespänen die Wurzel eingesteckt. Das feuchtere Sägemehl war im wärmeren und das trockenere im kälteren Teil des Kastens. In diesem Falle krümmten sich bei einer Temperatur von 33—44 ° die Wurzeln nicht zu dem feuchteren Sägemehl hin, sondern wie gewöhnlich bei dieser Temperatur zu dem trockeneren Teil. Gegen diesen Versuch läßt sich nun doch ein Bedenken erheben, es fragt sich sehr, ob durch die Versuchsanordnung das erreicht ist, was erreicht werden sollte, ob wirklich hier ein Feuchtigkeitsgefälle vorlag. Es kommt doch bei allen diesen Versuchen auf den Feuchtigkeitsgehalt der um die Wurzeln zwischen den Sägemehlteilchen sich befindenen Luft an. Dieser dürfte aber weniger von dem mehr oder weniger großen Wassergehalt des von den einzelnen Partikelchen aufgenommenen Wassers abhängen. Die Luft wird sich bis zu einem bestimmten Grade mit Wasserdampf füllen, und zwar wird der Grad dieser Füllung doch immer wieder von der Temperatur abhängen. Es ist mir also sehr zweifelhaft, ob in dem obigen Versuch wirklich eine Feuchtigkeitsdifferenz der Luftteilchen vorhanden war, so daß ich einen wesentlichen Einwand gegen die Auffassung von HOOKER in ihm nicht erblicken kann.

Weiter sagt COLLANDER (S. 49), „daß ja nicht die absolute, sondern die relative Luftfeuchtigkeit in erster Linie physiologisch von Bedeutung sei“. Es fragt sich nun aber doch, ob wirklich allgemein gesagt werden kann, daß bei den physiologischen Vorgängen nur die relative Feuchtigkeit eine Rolle spielt. Dies wird des öfteren behauptet, aber es ist ihm auch schon vielleicht ebenso oft widersprochen worden. So konnte beispielsweise GILTAY¹⁾ zeigen, daß die Transpiration der Pflanzen nicht mit der relativen Feuchtigkeit der Luft direkt proportional geht, sondern mit dem Sättigungsdefizit. Wenn man die hier in Betracht kommende Literatur genauer durchsieht, so findet man auf Schritt und Tritt, was hier nicht weiter erläutert werden kann, daß hier alles noch der experimentellen Klärung wartet. So wie die Dinge heute

1) Vgl. z. B. die Angaben bei GILTAY: Die Transpiration in den Tropen und in Mittel-Europa. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32, 1898, S. 482.

liegen, können wir weder nach der einen noch nach der anderen Seite irgend ein Urteil fällen.

Ferner führt COLLANDER als Beweis gegen die Auffassung HOOKERS an, daß bei den von ihm verwandten *Lupinus*wurzeln erst nach 6 Stunden eine hydrotropische Reaktion eintrete, während in den obigen Versuchen bereits nach einer $\frac{1}{4}$ Stunde ein deutlich wahrnehmbarer Erfolg festzustellen war. Dies will nun aber deshalb nicht viel sagen, weil die Möglichkeit besteht, daß nur die oben als Gegenkrümmung gezeichnete positive Reaktion auf einen hydrotropischen Reiz zurückzuführen ist. Diese beginnt nicht erst nach 6 Stunden, aber doch auch verhältnismäßig so spät, daß der Unterschied, zumal es sich doch um verschiedene Wurzeln handelt, nicht ins Gewicht fallen kann. Daß die positive Krümmung etwas anders ist als die negative, dafür geben die Untersuchungen COLLANDERS schon einen Anhaltspunkt. Er konnte nämlich zeigen, daß bei jenen eine Nachwirkung festzustellen sei, während die negative niemals eine solche erkennen ließ. Die von mir oben festgestellten S-förmigen Krümmungen (Tabelle 4) können diese Vermutung weiterhin bestätigen.

Nach alledem glaube ich doch sagen zu können, daß durch die Untersuchungen COLLANDERS und die oben von mir angeführten nicht der Beweis erbracht worden ist, daß es sich bei den be-

Tabelle 7. Wurzeln in Sägemehlbrei. Reizdauer $\frac{1}{2}$ Stunde.

Temperatur	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40
Ungekrümmte Wurzeln	10 (2)	19 (4)	18 (4)	27 (7)	25 (6)	13 (2)
Positiv gekrümmte Wurzeln	1	5	9	11	6	1
Negativ gekrümmte Wurzeln	0	1	4	9	13	6
Gesamtzahl aller Wurzeln	11	25	31	47	44	20
Durchschn. Größe d. pos. Winkels	20 °	7 °	12,2 °	11,4 °	18,3 °	5 °
Durchschn. Größe d. neg. Winkels	—	10 °	11 °	8,3 °	12,3 °	12,5 °
Gesamtdurchschnittswinkel	+ 1,8 °	+ 1 °	+ 2,1 °	+ 1 °	— 0,8 °	— 3,5 °

obachteten Krümmungen um thermotropische handelt. Damit will ich nun keineswegs sagen, daß nun ohne weiteres die Auffassung HOOKERS zu Recht bestehen muß. COLLANDER sagt, daß HOOKER keinerlei Versuche gemacht habe, die das Ausbleiben der Krümmungen beim Vermeiden von Feuchtigkeitsdifferenzen zeigen. Solche Versuche sind natürlich hier die gegebenen. COLLANDER hat solche ebenfalls nicht gemacht, trotzdem es im Anschluß an die Angaben, die er auf S. 6 von den Untersuchungen HOOKERS macht, auf der Hand lag, einmal die Wurzeln in einem Sägemehlbrei, wo jede Feuchtigkeitsdifferenz ausgeschlossen war, einem Temperaturgefälle auszusetzen. Ich habe eine Anzahl solcher Versuche gemacht, von denen ich in den Tabellen 7 und 8 nur zwei Reihen, die aber bereits über das Notwendigste unterrichten können, hier anführe.

Diese und die nächste Tabelle 8 zeigen, daß bei dieser Versuchsanordnung bis zu der Temperatur von 35° eine ausgesprochene Reaktion nicht eintritt. Abgesehen von einigen nach verschiedenen Richtungen des Raumes eintretenden Krümmungen sind die Wurzeln gerade geblieben. Einen anderen Schluß lassen die Zahl des Gesamtdurchschnittswinkels nicht zu. Bei der Temperatur über 35° nimmt in beiden Tabellen der negative Wert einen etwas größeren Wert an. Bei beiden ist aber immerhin die Zahl der ungekrümmten

Tabelle 8. Wurzeln in Sägemehlbrei. Reizdauer 2 Stunden.

Temperatur	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40
Ungekrümmte Wurzeln	10 (2)	13 (3)	22 (2)	18 (1)	19 (2)	11 (1)
Positiv gekrümmte Wurzeln	8	2	3	4	4	2
Negativ gekrümmte Wurzeln	3	6	4	2	4	16
Gesamtzahl aller Wurzeln	21	21	29	24	27	29
Durchschn. Größe d. pos. Winkels	5°	15°	5°	$7,5^{\circ}$	10°	5°
Durchschn. Größe d. neg. Winkels	5°	$7,5^{\circ}$	15°	5°	$12,5^{\circ}$	$8,5^{\circ}$
Gesamtdurchschnittswinkel	$+1,1^{\circ}$	-1°	$-1,5^{\circ}$	$+0,8^{\circ}$	$-0,7^{\circ}$	$-4,1^{\circ}$

Wurzeln noch immer recht beträchtlich. Immerhin kann man hier das Eintreten einer negativen Krümmung verteidigen. In diesem Falle könnte aber sehr wohl eine traumatropische Reizung vorgelegen haben. Vielleicht ist diese Krümmung die gleiche, welche auch PORODKO¹⁾ bei seinen thermotropischen Untersuchungen bei Temperaturen über 40° studierte. Dieser beobachtete bei solch hohen Temperaturen auch stets eine negative Krümmung und stellt für solche sogar das Reizmengengesetz fest. Daß es aber auch in diesem Falle sich nicht um thermotropische, wie PORODKO annimmt, sondern um traumatropische handelt, liegt auf der Hand. (Vergl. auch die Ansicht JOSTs: Pflanzenphysiologie S. 637 und 641 Anm.)

Dieses eben festgestellte Ergebnis braucht immerhin noch nicht für die Auffassung HOOKERS zu sprechen, denn es läßt sich noch, wie dies COLLANDER auch tut, der Einwand machen, daß das Einstecken der Wurzeln in Wasser den Wurzeln nicht zusagt, wenngleich es hier als sehr merkwürdig angegeben werden muß, daß die Wurzeln, die doch sicherlich an ein viel feuchteres Medium gewöhnt sind wie die Sprosse, dieses viel schlechter vertragen sollen, wie jene, bei denen COLLANDER beim Einschluß in Agar-Agar die thermotropische Krümmung noch deutlich wahrnehmen konnte.

Nach alledem dürfen wir sagen, daß über diese eigenen Krümmungen noch nicht das letzte Wort gesprochen ist. Mir kam es hier darauf an, auf die großen Schwierigkeiten hinzuweisen, welche heute allen Untersuchungen über den Thermotropismus anhaften. Mit den bis heute benutzten Methoden kommen wir nicht weiter. Wir müssen, wenn wir das Problem klären wollen, es auf ganz anderer Basis aufbauen. Vor allem wird es zunächst nötig sein, besser als bisher den Einfluß der absoluten und relativen Feuchtigkeit auf die Pflanzen zu studieren.

1) PORODKO, TH., Vergl. Untersuchungen über Tropismen II: Thermotropismus der Pflanzenwurzeln. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 30, 1912.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Sierp Hermann

Artikel/Article: [Über den Thermotropismus der Keimwurzeln von *Pisum sativum*. 502-511](#)