Dabei bleibt aber noch die Frage offen, welche Faktoren eigentlich dies Erlöschen der Keimfähigkeit bedingen. Man kann sich vorstellen, daß es sogar nur mittelbar wirkende sein können, wie z.B. mechanische Zerreißungen beim Austrocknen. Außerdem wäre noch festzustellen, ob etwa die Endospermzellen wesentlich länger leben als der Keim.

Nehmen wir an, daß Enzyme wirklich viel länger leben als das Ganze, so brauchte dies nicht in dem Sinne der üblichen Vorstellung von dem subbiologischen Charakter der Enzyme als besondere "Lebenszähigkeit" gedeutet zu werden. Vielmehr könnte man ebensogut daraus einen Zweifel an der Richtigkeit jener Auffassung ableiten. Wir müssen aber noch weitere Erfahrungen abwarten, um diese Frage allgemeiner erörtern zu können. Vor allem wären weitere Untersuchungen an Samen genau bestimmbaren. Alters sowie an abgestorbenen Pflanzen und Pflanzenteilen im Hinblick auf die postmortale Erhaltung enzymatischer Befähigungen sehr erwünscht.

Zusatz bei der Korrektur: Inzwischen habe ich einen altägyptischen Emmer auf die oben beschriebene Weise untersucht. Er stammt aus einem Grabe der XVIII. Dynastie und ist ausgezeichnet erhalten. Das mikroskopische Bild unterscheidet sich wenig von demjenigen jungen Weizens, die Stärke wird von Jod gebläut, ja ein mit Wasser angemachter Brei stellt ein vorzügliches Nährsubstrat für Schimmelpilze dar. Von einer diastatischen Wirkung war aber selbst nach vier Wochen keine Spur zu bemerken.

44. P. Metzner: Über induzierten Phototropismus.

(Vorläufige Mitteilung.)
(Mit 1 Abbildung im Text.)
(Eingegangen am 22. Mai 1923. Vorgetragen in der Maisitzung.)

Im Verlauf meiner Untersuchungen über die photodynamische Erscheinung war es mir gelungen, das Auftreten phototaktischer Reaktionen bei sonst nicht lichtempfindlichen Mikroorganismen (Infusorien, Bakterien) unter dem Einfluß fluoreszierender Farbstoffe zu beobachten (3, 4). Die wirksamen Farbstoffe werden in Spuren in die Zellen aufgenommen (nach neueren demnächst zu veröffentlichenden Erfahrungen in der Plasmahaut adsorbiert) und bewirken hier bei Sauerstoffgegenwart im Licht Oxydationen, die

je nach ihrer Intensität verschiedene Folgen haben können. Es lassen sich im allgemeinen (besonders deutlich bei Paramaccium caudatum) drei Grade der Lichtwirkung unterscheiden:

- 1. Bei hohen Lichtintensitäten und reichlicher Sauerstoffzufuhr werden die Organismen geschädigt und schließlich (bisweilen augenblicklich) abgetötet. Diese Wirkung ist nicht als Vergiftung, eher als eine Erschöpfung oder "innere Verbrennung" aufzufassen.
- 2. Bei minder intensiver Lichtwirkung (geringerer Farbstoffkonzentration oder Lichtmenge) wird die Änderung im Chemismus der Zelle bei plötzlicher Belichtung als Reiz empfunden und führt zu negativ phototaktischen Reaktionen.
- 3. Schließlich treten bei schwacher photodynamischer Wirkung (übrigens unter ziemlich eng begrenzten Bedingungen, deshalb meist nur vorübergehend) positiv phototaktische Reaktionen auf d. h. plötzliche Verdunkelung wirkt dann als Reiz. Die Lichtwirkung besteht hier offenbar in einer Förderung gewisser normaler Zellfunktionen.

Es zeigte sich, daß hier eine Erscheinung vorliegt, die der normalen Phototaxis durchaus vergleichbar ist und ihr als "induzierte Phototaxis" an die Seite gestellt werden kann. Es lag nun nahe, nach einer ähnlichen Erscheinung zu suchen, die dem Phototropismus höherer Pflanzen entspricht. In der Tat lassen sich auch nicht lichtempfindliche Wurzeln durch die photodynamisch wirksamen Farbstoffe sensibilisieren und zu ausgiebigen phototropischen Krümmungen veranlassen. Im folgenden wird hier lediglich der Erscheinungskomplex in Kürze skizziert, während die theoretische Auswertung der ausführlichen Darstellung vorbehalten bleiben soll.

I. Objekte und Methodik.

Für meine Versuche eigneten sich besonders die rasch und gerade wachsenden ersten Wurzeln von Avena sativa ("Siegeshafer" SVALÖF); daneben wurden bisher noch Raphanus sativus und Lepidium sativum untersucht!). Sowohl Avena als auch die von mir benutzten Handelssorten von Raphanus und Lepidium zeigten bei Parallelversuchen in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von BLAAUW (1) keinen Phototropismus; ich konnte insbesondere — ebenso wie BLAAUW — die von LINSBAUER und VOUK (2) bei

¹⁾ Anmerkung bei der Korrektur: Später erwies sich noch Lens esculenta als besonders günstiges Objekt.

Raphanus beobachteten phototropischen Reaktionen an meinem Material nicht feststellen.

An Farbstoffen habe ich bisher nur Erythrosin und Rose bengale geprüft — zwei Fluoreszeinderivate, die mir auch schöne phototaktische Reaktionen induziert hatten; die Beobachtungen sollen jedoch in der Folge noch auf weitere Farbstoffe ausgedehnt werden. — Die Lösungen wurden stets mit frischem luftgesättigtem Leitungswasser hergestellt; bei Temperaturdifferenzen wurde auf Zimmertemperatur erwärmt und mit Luft geschüttelt. Auf eine ständige Durchlüftung der Lösungen konnte dann verzichtet werden.

Die Versuchsanstellung selbst ist recht einfach. Die Belichtung erfolgt bei den qualitativen Versuchen in parallelwandigen Glasgefäßen (Akkumulatorengläser $5.5 \times 7.5 \times 11$ cm mit ausgesucht ebenen Wänden oder einem etwas kleineren Spiegelglastrog), die im Dunkelzimmer in 40-80 cm Entfernung von einer mattierten Metallfadenbirne von 50 K aufgestellt werden. Parallel zur Vorderwand der Versuchsgefäße sind Holz- oder Korkleisten mit konischen Löchern verschieblich aufgelegt, die zur Aufnahme der Keimlinge dienen. Lepidium wurde zweckmäßig auf einem straff gespannten Gazestreifen kultiviert. — Bei Einzelversuchen mit mikroskopischer Kontrolle benütze ich einen 9 cm hohen prismatischen Spiegelglastrog von 2 cm Seitenlänge; das Objekt ist hier an einem drehbaren Halter aus Kork oder Wachs befestigt, um die Wurzel genau senkrecht stellen zu können. Genaueres über die Methodik wird später mitgeteilt werden.

II. Passive Krümmungen.

Wir beginnen die Betrachtung der Versuchsergebnisse mit den Erscheinungen, die bei zu intensiver photodynamischer Wirkung auftreten. Verwendet man bei den Versuchen relativ hohe Farbstoffkonzentrationen (die an sich noch nicht giftig wirken) — etwa Erythrosin 1:20 000 bis 1:50 000, so wird bei einer Entfernung von 40 cm von der Lampe¹) die Epidermis der dem Licht zugekehrten Flanke irreversibel geschädigt. Die Zellen sterben bald ab, und es tritt eine — auch makroskopisch als schwache Rotfärbung bemerkbare — Speicherung des Farbstoffes in den toten Zellen ein. Diese Schädigung betrifft natürlich auch die lichtwärts gelegene Epidermis der Streckungszone, die nun dem Längenwachstum der übrigen — unbeeinflußten — Zellen nicht zu

¹⁾ Die Beleuchtungsstärke an der Oberfläche der Wurzel ist nicht genau anzugeben, da ja ein Teil der wirksamen Strahlen von der vor der Wurzelbefindlichen Farblösung absorbiert wird.

folgen vermag. Infolge des festen Verbandes dieser Zellen mit dem darunter liegenden Gewebe kommt es so zu einer Krümmung nach der Lichtquelle zu, die rein mechanisch bedingt ist und als "passive Krümmung" bezeichnet werden soll. Da die Epidermis der Konkavseite ihr Wachstum während der Krümmung völlig einstellt, ist der Krümmungsradius sehr klein: es entsteht ein scharfer Knick. Die Krümmung erfolgt solange, bis sich die Wurzel völlig in die Lichtrichtung eingestellt hat; Fig. 1 und 2 sollen solche passiven Krümmungen veranschaulichen. Fig. 1 stellt einen Raphanus-Keimling dar, der mit Erythrosin 1:50 000 behandelt wurde; in Fig. 2 ist ein Haferkeimling gezeigt, der in Rose bengale 1:500 000 in 25 cm Entfernung von der Lichtquelle dicht an der Vorderwand des Versuchsgefäßes belichtet wurde.

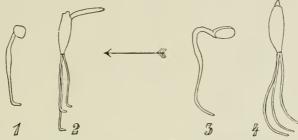


Abbildung. Fig. 1. Passive Krümmung von Raphanus sativus. Natürl. Größe. Fig. 2. Passive Krümmung von Avena sativu. Natürl. Größe. Fig. 3. Positive Reizkrümmung von Raphanus sativus. Natürl. Größe. Fig. 4. Positive Reizkrümmung von Avena sativa. Natürl. Größe. Der Pfeil gibt die Lichtrichtung an.

Auf eine Eigentümlichkeit dieser Zwangskrümmungen soll hier vorläufig nur kurz hingewiesen werden. Die anatomische Untersuchung zeigt, daß nur die äußersten Zellagen von der photodynamischen Wirkung merklich betroffen werden, und man erkennt deutlich die Spannungserscheinungen zwischen diesen und den angrenzenden normal turgeszenten Zellen. Schließlich können die hier auftretenden Zugspannungen so groß werden, daß es zu Zerreißungen der geschädigten Epidermis kommt. Unter Umständen können sich diese Risse auch bis in das normale Gewebe hinein fortsetzen.

Der Vegetationspunkt wird anscheinend auch durch intensive Farbstoffwirkung nicht geschädigt, weil er durch die Wurzelhaube geschützt wird. Ist einmal die genaue Richtung auf die Lichtquelle zu erreicht, so wächst dann infolgedessen die Wurzel auch in solchen Fällen weiter. Die äußeren absterbenden Zellen der Wurzelhaube speichern übrigens stets reichlich Farbstoff auf.

III. Aktive Krümmungen.

Wesentlich anders ist der Verlauf und das Aussehen der Krümmungen bei weniger intensiver photodynamischer Wirkung Auch hier bleibt in der Regel das Wachstum der belichteten Seite gegenüber der Schattenseite zurück und es kommt zu einer "positiven" Krümmung. Hier aber wird durch die in den betroffenen Zellen eingeleiteten Oxydationen nur die Geschwindigkeit des Wachstums beeinflußt. Der Krümmungsbeginn ist wiederum in der Streckungszone zu beobachten; die anfängliche Krümmung wird bald fixiert, und mit dem Vorrücken der Streckungszone schreitet auch die Krümmung voran. Dieser Verlauf entspricht genau dem bei anderen tropistischen Reaktionen und führt je nach dem Verhältnis zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Lichtwirkung zu Krümmungen von mehr oder minder großem Krümmungsradius. Als Beispiel mögen Fig. 3 und 4 dienen. In Fig. 3 ist ein Raphanuskeimling wiedergegeben, der in Erythrosin 1:500 000 während 24 Stunden in 40 cm Entfernung von der Lichtquelle belassen wurde; Fig. 4 stellt einen Haferkeimling dar, der ebenfalls in Erythrosin 1:500 000 während 24 Stunden in gleicher Entfernung belichtet wurde.

Bei der anatomischen Untersuchung zeigte sich, daß die Zellen der Konkavseite noch völlig turgeszent blieben und keinerlei sichtbare Farbspeicherung (das beste Zeichen beginnender Schädigung) erkennen ließen. Der Zellverlauf in der Krümmungszone wies keine Unregelmäßigkeiten oder Andeutungen von inneren Spannungen auf, und an Mikrotomschnitten konnte ferner festgestellt werden, daß die Kerne der dem Licht zugekehrten Zellen völlig normal geblieben waren. Auch die vorhandenen Kernteilungen im Pericykel der Krümmungszone haben normales Aussehen.

Nur in einzelnen Fällen konnte beobachtet werden, daß die Wachstumshemmung an der Lichtseite sich auch bei der Ausbildung der Wurzelhaare bemerkbar macht: Während diese auf der Schattenseite zu normaler Länge heranwachsen, blieben sie in der Lichtseite wesentlich kürzer; auch in diesen Fällen erschienen die Zellen sonst völlig normal.

Die eben beschriebenen Reaktionen entsprechen etwa dem Stadium negativ phototaktischer Reaktionen bei *Paramaecium*, und es wäre bei noch geringerer photodynamischer Wirkung auch — analog den positiv phototaktischen Reaktionen — eine Förderung des Wachstums der belichteten Zellen und damit das Auftreten negativer Krümmungen zu erwarten.

In der Tat ließen sich bei Avena im Anfang der Krümmungsbewegung geringe Abweichungen nach der Schattenseite hin beobachten, die jedoch durch die bald überwiegende positive Krümmung ausgeglichen wurden. Offenbar ist auch hier das Auftreten stimulierender Wirkungen an einen eng begrenzten Bereich von Bedingungen geknüpft, der sich nicht ebenso sicher reproduzieren läßt wie die Auslösung von Wachstumshemmungen.

IV. Die Beziehungen zwischen normalem und induziertem Phototropismus.

An die soeben geschilderten Erscheinungen knüpft sich eine Reihe prinzipiell wichtiger theoretischer Fragen, von denen hier nur eine kurz erörtert werden möge: Ob ich nämlich berechtigt bin, diese Erscheinung als "induzierten Phototropismus" zu bezeichnen.

Die Analogien im äußeren Verlauf der Krümmungen können natürlich nicht allein maßgebend sein. Das wesentliche bei der Beurteilung dieser Frage liegt darin, daß die photochemischen Reaktionen, die auch hier eine "Photowachstumsreaktion" auslösen, im Innern der Zellen - also im lebenden Substrat - vor sich gehen. Perzipiert wird die so geschaffene chemische Änderung (vielleicht spielen auch direkte photophysikalische Vorgänge mit) - hier also beginnt nach unserer Kenntnis die Reizkette, auf deren Verlauf die Farbstoffe vermutlich keinen direkten Einfluß haben. Wir müssen dann diesen "Phototropismus" je nach dem Grade der photodynamischen Wirkung als einen inneren Chemotropismus oder Traumatotropismus kennzeichnen¹). Letzten Endes liegen nun aber die Verhältnisse beim normalen Phototropismus auch nicht viel anders, denn es ist wohl kaum mehr daran zu zweifeln, daß das Licht primär chemische (oder auch physikalische) Prozesse auslöst, die ihrerseits als tropistische Reize wirken, und ich glaube wohl, daß wir mit Hilfe der photodynamischen Farbstoffwirkungen auch einen Einblick in die primären Vorgänge bei der Lichtaufnahme in normalerweise lichtempfindlichen Organen gewinnen können. Damit soll nicht gesagt sein, daß diese primären oder die weiteren Vorgänge beim normalen und induzierten Phototropismus identisch seien, immerhin möchte ich es schon jetzt als möglich hinstellen, daß beide Tropismen Teile der Reizkette gemeinsam besitzen.

¹⁾ Als inneren Chemotropismus bezeichne ich diesen Vorgang, weil die tropistisch wirkenden Substanzen im Innern des Organes entstehen. Ebenso ist die induzieite Phototaxis als "innere Chemotaxis" zu charakterisieren.

274

P. METZNER: Über induzierten Phototropismus.

Auf einen Unterschied beider Vorgänge möchte ich wenigstens hinweisen. Die von außen gebotenen Farbstoffe werden von den Epidermiszellen natürlich wahllos aufgenommen, und die Lichtempfindlichkeit ist gleichmäßig über die Organoberfläche verteilt. Die nach innen zu gelegenen Zellen bleiben aber unsensibilisiert. Es entsteht so eine Verteilung der Empfindlichkeit, die immer etwas unorganisches haben muß. Es kann also auch keine Sonderung von Perzeptionszone und Reaktionszone auftreten. Die bisher ausgeführten Versuche ließen auch noch nicht sicher erkennen, ob eine Reizleitung stattfinden kann; das Aussehen positiv gekrümmter Wurzeln spricht allerdings dafür, daß mindestens eine Wachstumshemmung sämtlicher Zellen der Konkavseite - also eine Reizleitung über den Querschnitt - vorhanden ist. Versuche, eine Reizleitung in der Längsrichtung nachzuweisen, sind im Gange. Fehlte sie, dann hätten wir hier wohl einen primitiven "Phototropismus" vor uns, der rein durch die "Photowachstumsreaktion" der sensibilisierten Epidermis - also im Sinne von BLAAUW - entstünde. Im anderen Fall würde sich der induzierte Phototropismus den uns sonst bekannten Tropismen auch im inneren Verlaufe noch enger anschließen.

Literatur.

- 1. BLAAUW, A. H., Licht und Wachstum III. Med. van de Landbouvshoogeschool 15, 1918.
- LINSBAUER, K. und V. VOUK, Zur Kenntnis des Heliotropismus der Wurzeln. Ber. D. Bot. Ges. 27, 1909, S. 151.
- 3. METZNER, P., Über die Wirkung photodynamischer Stoffe auf Spirillum volutans und die Beziehungen der photodynamischen Erscheinung zur Phototaxis I. Bioch. Zeitschr. 101 (1919), S. 33.
- 4. METZNER, P., Zur Kenntnis der photodynamischen Erscheinung: Die induzierte Phototaxis bei Paramaecium caudatum II. Bioch. Zeitschr. 113 (1921), S. 145.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 41

Autor(en)/Author(s): Metzner Paul

Artikel/Article: Über induzierten Phototropismus 268-274