Lassen sich bei Wurzeln Nutationsbewegungen feststellen und welcher Art sind sie?

Von CURT BOLZ (Königsberg Pr.)

Die Fragestellung, welche mir zur Bearbeitung übergeben wurde, lautete: "Lassen sich bei Wurzeln Mutationsbewegungen feststellen, und welcher Art sind sie?"

Absichtlich liess ich zunächst das Durcharbeiten der Literatur bei Seite. Ich wollte die Tatsachen unbekimmert der vorhandenen Theorien und Beobachtungen rein auf mich einwirken lassen. Nur allzu leicht bekommt man durch das Studium der mehr oder minder einschlägigen Arbeiten eine "Brille" aufgesetzt, in deren Lichte man dann die Tatsachen sieht.

Meine ersten Überlegungen zielten darauf hinaus, welcher Art die Bewegungen sein könnten.

Am nächsten lagen Torsionen der Wurzeln. Wir verstanden darunter Drehungen um die eigene Axe, welche ohne Hilfsmittel unter Umständen garnicht bemerkhar gemacht werden konnten.

Es war nunmehr unsere Aufgabe, eine Versucheanordnung aufzustellen, die mit unbedingter Sicherheit derlei Dinge erkennen lassen musste.

Der Objekttisch eines mineralogischen Statives gab uns die Möglichkeit. Wir montierten alle optischen Teile ab. Der Tisch war zentrierbar und mit Gradeinteilung versehen. Um eine Abweichung durch Umdrehung einer senkrecht wachsenden Wurzel beobachten zu können, befestigten wir eine Ableselupe an dem feststehenden Träger des drehbaren Tisches. Die Entfernung war so bemessen, dass ein in der Mitte des Tisches befestigtes Objekt scharf mit der Lupe eingestellt war. Um die Wirkung der Paralaxe zu beseitigen, hatten wir auf der dicken Glaslinse auf beiden Seiten einen Tuschestrich angebracht.

Die Wurzeln warden in Wasser zur Keimung gebracht. Nun befestigten wir sie an durchbohrten Korken, sodass sie genau senkrecht in einem Glasröhrchen nach unten hätten wachsen sollen. Auf dem Objekttische hatten wir zwei Wasserwaagen angebracht. Diese erlaubten uns eine genaue horizontale Lagerung der ganzen Versuchsanordnung. Sobald die Wurzeln mit Tuschestrichen versehen waren, konnte die Lage durch die Winkelgrade festgelegt werden. Dabei ist es als selbstverständlich hervorzuheben, dass wir die Marke mit frisch angeriebener Tusche anbrachten, um die Wirkung schädlicher Stoffo nach Möglichkeit auszuschalten. Es wurde peinlich darauf geachtet, dass die Wurzeln nicht verletzt und nicht übertrieben stark gerieben wurden.

Da die Erscheinungen des auf die feuchten Stellen zu gerichteten Wachstums bekannt sind, so sorgten wir für dunstgesättigten Raum durch Wasser am Grunde des Röhrchens und durch Filtrierpapierstreifen möglichst gleichartiger Verteilung auf der gesamten Innenfläche des Röhrchens. Die Beobachtungszone liessen wir völlig von Streifen frei. Oben auf dem Kork befestigten wir Watte, die mit Wasser angefeuchtet war.

Es ist besonders seit den Arbeiten von COLLANDER (1) bekannt, wie sehr die Wurzeln verdächtigt sind, auf die Wirkung einseitiger Wärme zu antworten. Dadurch war die Stellung der Versuchsanordnung auf einem gleichmässig arbeitendem Klinostaten gegeben. In der Dunkelkammer war durch die günstige Lage im Innern des Gebäudes eine einseitige Wärmestrahlung an sich unwahrscheinlich, und Wärmeschwankungen konnten sich nur imsserst langsam geltend machen. Da der Raum nur zum Ablesen betreten war, so konnte an annehmen, dass die Bedingungen hinsichtlich der Schwankungen der Temperatur und Feuchtigkeit sehr konstant waren.

Um nach diesen Massregeln vollends einseitig gerichtete Reize ausser der Schwerkraft auf die Wurzeln auszuschliessen, setzten wir wie üblich den Klinostaten erschütterungsfrei um die vertikale Axe in Drehung.

Trotzdem die Wurzeln nach dieser Anordnung einzig der senkrecht angreifenden Schwerkraft hätten folgen sollen, war das nicht der Fall. Meine Versuche fanden in einem Raum statt, der nicht durch Gasflammen mit "giftiger Luft" erfüllt war. Wir hatten

unsere Versuche zunächst in einem Raum angesetzt, in dem zwar nur ganz geringfügig Gas gebrannt wurde. Aber da es bekannt ist, dass auch so geringe Mengen unter Umständen die Reizempfindlichkeit für Schwerkraft aussetzen lassen (2), so gebrauchten wir diese Vorsicht. Dennoch wuchsen die Wurzeln nicht im Sinne des Lotes, sondern so oft wir die Versuche wiederholten, bekamen wir immer einen mehr oder minder ausgeprägter Schraubenwuchs. Der Sinn der Drehung war bald rechts- bald linksläufig (1).

Ob die Anlage in der reinen "Linie" lag oder nicht, konnten wir nicht entscheiden, da kein solches reinrassiges Material verwendet wurde.

Nachdem wir so keine Drehung um die eigene Axe becbachteten, wohl aber ein Abweichen vom senkrechten Wuchs sahen, so griffen wir zwecks des Studiums dieser Mutationen zu anderen Versuchsanordnungen. Es wurde nach Möglichkeit die Einwirkung auch von künstlichem Lichte eingeschränkt. Anderes als roten Licht war überhaupt nicht vorhanden.

Diese Ausschaltung aller nur denkbaren, auf die Wurzel einwirkenden Umanderungen der Umwelt sind unbedingt nötig, um eine autonome Nutation zu beobachten. Die einzige Wirkung, die auf die Wurzeln einen Einfluss ausübte, war die senkrecht angreifende Schwerkraft.

Die Schwerkraft wollten wir absichtlich nicht völlig ausschalten, da es ein "widersinniges" Experiment ist, Wurzeln unter Bedingungen zu setzen, die in der Natur doch nie gegeben sind. Soll eine Mutationsbewegung "funktionell etwas zu bedeuten haben", so muss sie auch bei Gegenwart von nicht einseitig wirkender Schwerkraft eintreten.

Wir bedienten uns nun der folgenden Vorrichtung: An die genau horizontal gelegte Axe eines erschütterungsfreien Klinostaten wurde eine Korkplatte befestigt. Auf diese steckten wir mit Nadeln die angekeimten Saubohnen. Die Wurzeln wurden so gerichtet, dass sie wagerecht hätten wachsen sollen. Wir legten besonders Gewicht darauf, die Wurzeln möglichst nicht geotrop zu reizen, bevor der Klinostat in Umlauf gesetzt. war. Das erreichten wir dadurch, dass die Keimlinge rasch aufgesteckt wurden, solange die Axe senkrecht lag. Sobald alle Wurzeln angebracht waren, wurde die Axe rasch horizontal gelegt und genau mit der Wasserwage eingestellt. Die Wurzeln wurden nun in einer Flasche mit weitem Halse laufen gelassen. Die weite Öffnung lag absichtlich nicht genau in der Ebene des Korkes. Durch Unterstützen der Flasche brachten wir eine solche Lage der Korkscheibe zustande, dass immer eine Sehne von ungeführ 120° eintauchte.

Obwohl wir den Apparat auf eine halbstündige Umdrehungszeit einstellten, also die Wurzeln ungefähr 20 Minuten in der feuchten Atmosphäre, 10 Minuten in der Flüssigkeit selbst liefen, beobachteten wir ein Wenden nach der Wandung des Glases. Neben dieser Richtung machte sich immer wieder der Schraubenwuchs bemerkbar.

Wir versuchten, den "Hydrotropismus" dadurch auszuschalten, dass wir einen wasserdampfgesättigten Raum schufen. Die Öffnung wurde mit feuchter Watte verschlossen. Nur ein dünnes Loch blieb für die Axe des Klinostaten. Die gesamte Oberfläche der Flasche umkleideten wir innen mit Filtrierpapier. Ja, wir vermieden das Eintauchen völlig.

Und dennoch blieb der "Hydrotropismas" bestehen.

Unserer Ansicht nach kann es sich um thermische Reize handeln. Das Verdunsten des Wassers erzeugt Kälte.

Durch die Arbeit von COLLANDER: "Untersuchungen über den Thermotropismus der Pflanzen" (3) ist die Frage nach der Wirkung solcher thermischen Reize aufgerollt worden. HOOKER (4) dagegen glaubt, in ihnen hydrotropische Reize zu sehen. Dieses Problem wird von TREITEL (5): "Über den Thermotropismus der Wurzeln" erneut erörtert. Es soll kein Thermotropismus vorhanden sein, aber auch die Frage nach dem Hydrotropismus lässt er offen. SIERP (6) besonders hat sich öfters in der ihm eigen, gründlichen Art damit befasst. Er ist in dieser Hinsicht mit Recht sehr vorsichtig: "Nach alledem dürfen wir sagen, dass über diese eigenen Krümmungen noch nicht das letzte Wort gesprochen ist." "Mit den bis heute benutzten Methoden kommen wir nicht weiter." Wir werden auch später auf diese so gründlichen und objektiv dargestellten Versuche zurückzukemmen haben.

Da uns aber die Verfolgung der Mutationen am Herzen lag, so war es unsere Aufgabe, einen durch solche Erscheinungen bedingten Fehler auszumerzen.

Wir liessen die Wurzeln in einem allseitig geschlossenem Gefässe um die horizontale Axe mit einhalbstündiger Umdrehungszeit rotieren. Oben war in dem Gefässe Luft enthalten. Die Gegenwart dieser war wegen der Atmung nötig. Von einem Aerotropismus kann nicht die Rede sein, da durch die Drehung um die eigene Axe eine einseitige Wirkung allseitig wird. Das ganze Gefäss wurde in einen geschlossenen Raum gebracht, wodurch auch die Warmeschwankungen bedeutend herabgemildert wurden. Trotz aller dieser Vorsichtsmassregeln bleiben die Nutationen bestehen (3).

Um num die Eigenart dieser Krümmungen als autonome Nutationen zu kennzeichnen, möge es uns gestattet sein, die Begriffsbildung in dem Sinne des Lehrbuches von BENECKE – JOST (7) hierherzusetzen: "Wenn wir uns die formalen Bedingungen alle etwa in optimaler Intensität denken und dafür sorgen, dass sie für längere Zeit konstant erhalten bleiben, und dass andere Einwirkungen von aussen her ganz vermieden sind, dann können die . . . Reizwirkungen nicht eintreten. Es wäre aber ein grosser Irrtum, zu glauben, dass die Pflanze unter diesen Umständen bewegungslos wäre. Mehn nun auch viele Pflanzenorgane unter gleichförmigen Aussenbedingungen ein mehr oder minder geradliniges Wachstum zeigen, so führen doch andere Organe auch ohne spezielle äussere Reize Wachstumskrümmungen aus, die den bisher studierten "Reizkrümmungen" sehr ähnlich sehen. Aber auch die Variationsbewegungen stehen beim Fehlen der speziellen Krümmungsreize nicht allgemein still. Wachstums- und Variationsbewegungen, die nicht auf bestimmte äussere Reizursachen zurückgeführt werden können, die aber ganz in der gleichen Weise wie die Reizbewegungen von den formalen Bedingungen abhängig sind, nennt man endomone oder spontane Bewegungen."

Wir sehen, dass wir nach dieser Definition eine autonome Nutation der Wurzeln haben.

Anlässlich der Versuche zum Nachweise, beziehungsweise zu einer Kritik des Thermotropismus fand SIERP (8) die auffallende Eigentümlichkeit, dass Wurzeln in Wasser die geotrope Reizbarkeit verlieren. "Offenbar ist das Wasser an dem Ausbleiben der geotropischen Krümmung schuld, was ein dahin gehender Versuch unmittelbar bestätigte."

Er fand bei diesen Versuchen allerlei regellose Krümmungen. "Aus diesen Zahlen lässt sich ein einheitliches Ergebnis nicht herauslesen." Dieses Ergebnis erhielt er, ob ein Wärmegefälle vorhanden war oder nicht.

Die Wurzeln erhalten die sonderbaren Krümmungen beim Eintauchen in Wasser, weil damit die Reizursachen ausgeschaltet werden, und nun die autonomen Krümmungen zum Vorschein kommen.

Wir machten nun einen oft wiederholten Versuch. Wir liessen Erbsenkeimlinge vier verschiedener Sorten in Tulpengläsern so wachsen, dass die Wurzeln hätten senkrecht wachsen mussen. Das fand aber nur solange statt, als sie sich in der Luft befanden. Sobald sie etwas in das Wasser hineinkemen, machten sie die sonderbarsten Krümmungen. Irgend eine Regel war nicht festzustellen. Es konnten die Wurzeln eine Zeitlang sehr gut sich gewunden haben, um auf einmal wieder mehr nach unten zu wachsen. Ob der Mangel an aus dem Wasser leicht aufnehmbarem Aussensauerstoff die richtende Wirkung der Schwerkraft unterbindet, möchten wir offen lassen. Bin Verweilen auf einer gewissen Optimumzone konnte nicht festgestellt werden, ebenso wenig konnte man ein regelmässiges Nach-oben-Wachsen beobachten. Das Wachstum machte einen durchaus regellosen Eindruck. Dieses Verhalten gibt uns vielleicht den Schlüssel für das Verständnis des Wachstums der Wurzeln vieler Sumpfpflanzen. Wir können hier ebenfalls sicher deutlich in der oberen Zone ein lotrechtes Vorwachsen finder. Sind die Wurzeln aber in eine bestimmte Tiefe gelangt, so ändert sich das, und es treten nunmehr ganz regellose Wachstumskrümmungen ein. In der Matur wird natürlich an diesen Standorten der erhöhte Sauerstoffmangel regelnd einwirken.

Wir sind davon überzeugt, dass diese autonomen Krümmungen sehr oft ein Resultat bei reizphysiologischen Versuchen vorgetäuscht haben mögen. Auch möchten wir SIERP (9) als einen exakten und gründlichen Beobachter zitieren: "Wenn die Wurzeln, wie es wohl meistens geschehen wird, so in die Röhrchen eingesteckt werden, dass ihre Symmetrieebene in die Richtung des Warmegefälles fällt, so werden, wenn der Keimling der warmeren Seite zugewandt war, die positiven Krümmungen leicht überwiegen, und eine positive Krümmung wird vorgetäuscht. Solche haben aber nichts mit thermotropischen Krümmungen zu tun."

Wir haben nun in diesem Sinne die Literatur weitgehendst durchgesucht und fanden recht wenig. Wir möchten einen Autor, der über dieses Gebiet, allerdings mit anderer Deutung, gearbeitet hat, zitieren, PORODKO (10):

"Diese Anomalie ist in der Literatur, soweit ich feststellen konnte, bisher nicht beschrieben worden, was umso erstaunlicher ist, als das geotropische Verhalten gerade der Maiswurzeln von so hervorragenden Experimentatoren untersucht wurde, wie von SACHS und WIESNER."

Das ist nicht völlig wahr, denn einer der besten physiologischen Experimentatoren der noch lebenden alten Generation, DETMER (11), kannte die Erscheinung und hat sie auch richtig gedeutet.

Es sei uns daher gestattet, seine Versuche hier anzuführen.

"Wir legen einige 24 Stunden lang angequollene Samen von Vicia Faba mit nach abwarts gewandter Mikropyle in lockere, feuchte Sagespäne. Untersuchen wir unsere Keimpflanzen genauer, wenn nach 3-4 Tagen der Keimstengel soeben beginnt, zwischen den Kotyledonen herauszutreten, so finden wir, dass sie gerade, senkrecht nach abwarts gerichtete Wurzeln besitzen. Wir befestigen nun einige Vicia-Keimlinge mit Hilfe von Nadeln in einem Recipienten, der mit Wasser angefüllt ist, und sorgen für Lichtabschluss. Die Wurzeln müssen in das Wasser eintauchen; die Kotyledonen werden mit feuchter Watte umgeben. Nach Verlauf von 24 oder 48 Stunden konstatieren wir, dass die Wurzeln ihre ursprüngliche senkrechte Richtung verlassen haben. Die Wurzeln sind in der Weise gekrummt". . . . , eine Erscheinung, die wesentlich durch eine im hypokotylen Gliede und oberen Wurzelteile stattfindende Krümmung hervorgerufen wird. Das fortwachsende Wurzelende kommt natürlich infolge der eingetretenen Nutation schief gegen die Vertikale zu liegen und sucht sich daher vermöge seiner geötropischen Reizbarkeit in einem Bogen nach abwärts zu wenden. Bezeichnet man bei den Keimpflanzen der Papilionaceen diejenige Seite als hintere, auf welcher die Konvexitat des Keimstengels liegt, die entgegengesetzte; nach welcher sich unsere Wurzeln stets hinwenden, als vordere, so fällt die Medianebene der Keimpflanzen genau mit der jenigen Ebene zusammen, in der sich die beiden Kotyledonen berühren. Die Tatsache, dass die aus der Nutation des Hypokotyls und der Wurzelbasis resultierenden Wurzelkrimmungen stets in den Medianebenen der Keimlinge erfolgen, ist bei Untersuchungen über das Verhalten der Wurzeln in horizontaler Lage aus verständlichen Grunden wohl zu beachten. Man muss den Vicia -Keimlingen z.B. auf einer horizontalen Unterlage eine solche Stellung geben, dass sie dieser Unterlage mit ihrer rechten oder linken Flanke, also mit der Aussenfläche einer ihrer Kotyledonen, aufliegen (SACHS)." Auch möchten wir das anführen, was der auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie hervorragende Forscher DETMER (12) über "Circumnutationen" sagt.

"Da exakte Versuche über Circumnutationen sehr mühsam sind und unter Beihilfe des Klinostaten ausgeführt werden müssen (es wäre überhaupt wichtig, den Gegenstand weit eingehender als dies bisher geschehen ist, zu studieren), so möge hier nur ein Experiment zur allgemeinen Orientierung Platz finden. Man kultiviert Hirse in kleinen Elumentöpfen. Wenn die Keimlinge nach 5 - 6 Tagen über die Erde hervorgetreten sind, entfernt man die Mehrzahl derselben; nur ein oder zwei Keimlinge bleiben stehen. Der Blumentopf gelangt auf einen mit Wasser angefüllten Teller unter einer Glasglocke in's Dunkle. Temperatur über 20° C. Nach je einer Stunde zeichnet man die Stellung der Keimlinge auf und wird finden, dass die Richtung ihrer Spizze sich fortwährend verändert."

Eine weitere Arbeit, die ich hier zitieren möchte; ist die von PORODKO (13): "Über den Diageotropismus der Hauptwurzeln bei Maiskeimlingen."

Die Art der Versuchsanstellung war folgende: Die Keimung der I - 2 Jahre alten Maiskörner (Sorte Gruschewka) erfolgte nach 24 stündiger Aufquellung, eingetaucht in Leitungswasser, in massig feuchten, lockeren Sägespänen unter 1 - 2 cm hoher Bedeckung innerhalb von Glasgefässen mit 10-12 cm Durchmesser und Höhe nach Ablauf von 48 - 96 Stunden.

Die Beobachtung erfolgte unter Temperaturschwankungen von 20-25° solange, bis die Hauptwurzel 30-50 cm lang war. Ein dunkler, gut durchlüfteter, gasfreier Raum nahm die mit Glasdeckeln bedeckten Gefässe auf.

Dass bei diesen Versuchen die autonomen Bewegungen auftreten, ohne vom Verfasser als solche scharf gezeichnet zu sein, dafür seien folgende Stellen angeführt:

"In den Fällen, wo die Wurzel in mehreren (2-3) sukzessiv sich andernden Richtungen wuchs, . . . "

"In Anbetracht der Schwankungen im geotropischen Verhalten einzelner Wurzeln . ."
"Ein anderer Teil der Wurzeln bildete dagegen mehr oder weniger verwickelte Krümmungen."

In seiner zweiten Arbeit, die nur aus redaktionellen Gründen als solche in diesem Berichte gekennzeichnet wird, um sie veröffentlichen zu können, husserte er einmal ganz kurz folgenden Gedanken:

"Wodurch wird die in Rede stehende Anomalie hervorgerufen? Ist sie das Resultat einer geotropischen Stimmungsänderung der ungewöhnlich orientieren Radicula, oder ist sie durch autonome Tendenz der letzteren bedingt?"

Seine Versuche am Klinostaten berücksichtigen nicht genügend den Thermotropismus und Traumatropismus. Er lagert die Sägespäne "ziemlich dicht". Auch der Aerotropismus spielt hinein. "Sämtliche Hauptwurzeln wuchsen in der Richtung zum Deckel hin."

Obgleich er diese Fehler nicht ausgeschaltet hat, beobachtete er am Klinostaten alle Möglichkeiten von Wuchsarten. Er erklärt, "dass die anomale Wachstumsrichtung der Hauptwurzeln bei Gruschewka-Keimlingen durch den Geotropismus verursacht wird, und zwar durch seine transversale Form." Es ist uns merkwürdig, wie völlig unregelmässig das Wachsen erfolgte. Der Gedanke an eine autonome Mutation liegt viel näher, man muss sich nur die Abweichungswinkel ansehen.

Wo bleibt da eine Regel? Es ist für uns die Feststellung der Anomalie bei Cucurbita pepo, Pisum sativum, Helianthus annuus und Polygonum fagopyrum wertvoll.

Wenn wir unsere und die Beobachtungen der Literatur überblicken, so kommt uns mehr und mehr der Gedanke, die Nutationsbewegungen als das Primäre aller Reizbewegungen zu betrachten.

Es möge uns gestattet sein, im Nachfolgenden kurz einige Ausblicke über das Zustandekommen dieser Bewegungen zu geben:

Betrachten wir ein wachsendes Organ zunächst in Mikrotomschnitten, so finden wir zunächst eine Zone, in der die dicht mit Plasma gefüllten Zellen sich teilen. Der im Verhältnis zur Zelle grosse Kern spaltet sich zunächst. Es ist nun so, dass die Kernspindeln periodisch auftreten. Aber auch dann ist das nicht regelmässig verteilt, sondern bald auf dieser Seite, bald auf der anderen sehen wir dergleichen Spindeln auftauchen. Dennoch glauben wir, dass diese Zone der ersten Streckung des Organes verhältnismässig wenig für die Nutationen bedeutet.

Nach dieser Periode finden wir das Aufspeichern von Reservematerialien in den Zellen. Die Wandungen der Zellen bestanden zunüchst aus einer mit Jodreagenzien sich braunfärbenden Modifikation. Sie sind ziemlich leicht in Säuren quellbar, nennen wir sie kurz "Pestinlamellen".

Nunmehr beginnen die Wandungen (ZIEGENSPECK,14) Kohlehydrate anderer Natur einzulagern, die sich in einem überaus leicht dehnbarem und überdehnungsfähigem Zustande befinden. Wir möchten diesen mit ZIEGENSPECK als Amyloid bezeichnen, weil es sich, der Stärke ähnlich, mit Jod bläut.

Nun gelangen wir in die Hauptstreckungszone der Zellen. Im Innern des Protoplasten beginnen sich osmotisch wirksame Stoffe in neugebildeten aber doch sich vergrössernden Vakuolen anzuhäufen. Diese verschmelzen zu einer einzigen Zentralvakuole, und das Protoplasma wird zum Cytoplasmaschlauch. Gleichzeitig hat sich das Volumen der Zellen ungeheuer vergrössert. Die Hauptstreckung findet sich nicht in allen Teilen des Organes in gleicher Weise, Die Epidermis eilt in ihrer Entwicklung förmlich der Rinde und dem Zentralzylinder voraus. In ihrer Struktur und in der Lage der besonders dehnungsfähigen Wände dieser "passiv" gedehnten Gewebe liegt die Streckung in einer besonderen Richtung begründet. Auch die Struktur der Wände der sich aktiv streckenden Gewebe zielt förmlich auf die Streckung in Längsrichtung hin. Zumeist ist die Interzellularsubstanz aus besonders leicht deformierbarer Substanz gebildet. Während die senkrecht zur Längsaxe gelegenen Wandteile diese Beschaffenheit nicht zeigen, ist das in den Teilen der Fall, die in Längsrichtung liegen.

Beobachtet man nun die Organe, so wird man mit der Ansicht kaum fehlgehen, dass durchaus nicht alle Zellen zu gleicher Zeit sich aktiv strecken. Da auch die Dehnbarkeit der passiv gedehnten Gewebe (also der Gewebe mit sozusagen "negativer" Spannung zu allen Zeiten auch nicht gleichmässig sein kann, so muss man unbedingt zu der Ansicht einer Nutationsbewegung aus der Art des Wachstums der Gewebe kommen.

Je länger die wachsende Zone ist, desto grössere Ausschläge werden infolge dieser Prozesse erscheinen. In Wirklichkeit ist das auch der Fall. Alle wachsenden Stengelorgane mit grossen wachsenden Zonen besitzen viel weitere Nutationsbewegungen. Bei
den Wurzeln ist die wachsende Zone auf eine verhältnismässig kleine Länge beschränkt.
Es werden die Nutationen nicht so grosses Ausmass annehmen, man wird sie viel schwerer beobachten können.

Die weitere Frage, die an diese Gedankengunge anknupft, ist folgende:

Wie stellen wir uns das Zustandekommen der Reizbewegungen auf der Grundlage von Wachstumsprozessen vor?

Einen Fingerzeig in dieser Richtung geben uns die besonders von HERMANN (15) unternommenen Untersuchungen. Er stellte das Vorhandensein von Mutationsbewegungen in den Gelenken der Marantaceenblätter fest. Die Blätter schlagen mehr oder minder vollkommene Kreise. Wirkt nun das Licht auf dieselben ein, so werden die Ausschläge nach der Optimumstellung des Blattes festgelegt. Eine ebensolche Arretierung der regellosen primären Mutationen ruft meiner Ansicht nach die gerichteten Mutationsbewegungen hervor. Wir möchten also weniger ein Anziehen der Gewebe durch die Reize annehmen, als vielmehr das Festlegen der autonomen, überall in wachsenden Geweben vorhandenen Mutationskrümmungen.

Im Falle unserer Wurzeln dürften noch einige Gedankengange angebracht sein, welche uns einerseits die vielfach geäusserte Meinung von der Frage der wachsenden Zonen behafs leichteren Eindringens in den Boden verständlicher machen, andererseits aber auch über den Mechanismus des Eindringens selbst ein neues Licht werfen.

Wenn wir mit unserem Finger in die Erde ein Loch zum Stecken von Samen bohren, so machen wir unbewusst Drehbewegungen. Das gleiche gilt von einem Bohrer. Die Wurzeln führen infolge ihrer Nutationsbewegung ebensolche Drehbewegungen aus, da sich dieses Abweichen von einer Richtung infolge der Mutationsbewegungen nicht unmittelbar auswirken kann, weil das Erdreich an den Seitenwänden als Widerlage dient. Es wird uns so eigentlich erst recht verständlich, dass die Hauptstreckungszone in einer gewissen Entfernung an der Spitze liegt. Die Wurzelhaube ist seitlich zum Gleiten nach vorn wie eingerichtet, das Wachstum muss sich förmlich in der einmal eingeschlagenen Richtung vollziehen. Denn nur die Komponente aus der Nutationsbewegung kann sich infolge der Zuspitzung auswirken, die nach vorn geht. Die andere Komponente muss sich als Drehung äussern. Soll die Wurzel von der einmal eingeschlagenen Richtung abweichen, so missen viel weitergehende Wirkungen erzielt werden.

Es ware ungemein interessant, in dieser Hinsicht die Atmungsgröße von Wurzeln zu untersuchen, die geradlinig im Erdreich fortwachsen und von solchen, die zum Beispiel geotrope Krümmungen ausführen.

Die morphologische Beschaffenheit der Wurzel selbst ist unserer Ansicht nach ein viel bedeutenderes Moment, als man im allgemeinen glaubt. Ein Vergleich von Wurzeln, die in dichtem Boden zu wachsen pflegen, mit solchen, die in lockerem Medium gedeihen, würde uns vielleicht auch durch die Grösse der Mutationen denkwürdige Beziehungen bringen.

Der stark hypothetischen Natur dieser Ausblicke uns wohl bewusst, möchten wir die vorliegende Arbeit in dem kurzen Satz zusammenfassen:

Alle wachsenden Pflanzenorgane und somit auch die Wurzeln machen infolge des Aufbaues aus vielen nicht gleichzeitig sich streckenden Zellen Nutationsbewegungen autonomer Natur. Die gerichtete Wachstumsbewegung der Tropismen wird durch Festlage bestimmter Ausschläge hervorgerufen.

An dieser Stelle möchte ich es nicht versäumen, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Professor Dr. MEZ und Herrn Privatdozenten Dr. ZIEGENSPECK für die Anregung und Hilfe bei der Ausführung der Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Herrn Professor Dr ABROMEIT sei für die Beschaffung der Literatur ebenfalls gedankt.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die Wurzeln vollführen autonome Mutationen, auf die vermutlich die Reize arcetierend einwirken. Man könnte versucht sein, darin eine Erleichterung des Vordringens in den Boden zu erblicken. Torsionen um die eigene Axe finden nicht statt.

PROTOKOLLE.

Es kann nicht im Interesse der Leser liegen, alle unsere Aufzeichnungen im Einzelnen wiedergegeben zu bekommen. Wir wollen hier besonders charakteristische Reihen herausziehen. Die anderen Reihen ergaben im Wesentlichen das Gleiche.

Versuchsanordnung mit Saubohnen.

Die Wurzeln drehten sich horizontal am Klinostaten, der Hydrotropismus war ausgeschaltet durch das Wachsen unter Flüssigkeit. Die Luft hatte reichlichst Zutritt. Die Wurzeln waren so beim Ansetzen orientiert, dass ihre Axe mit der des Klinostaten zusammenfiel. Wäre also keine Mutation zugegen gewesen, so hätten die Wurzeln diese Axe beibehalten müssen. Statt dessen hatten sie sich folgendermassen verändert:

- 1. Die Wurzel hatte sich beim Austritt aus der Samenschale an dieser verletst. Es war ein deutlicher Traumatropismus zu sehen.
- 2. Die intakte Wurzel zeigte keinen Traumatropismus und dennoch drehte sie sich von der Mitte weg und begann eine schraubenartige Bewegung. Sie setzte am 2. Tage deutlich ein. Am dritten Tage war eine zweimalige Rechtswindung zu sehen.
 - 3. Der Versuch verlief analog, nur war die Brehung linksläufig.
 - 4. Wendung gegen die Gefässwand.

Versuchsanordnung mit Erbsen.

- 1. Die Wurzel bog sich von der Axe weg und wieder auf sie zu
- 2. Rechtswindung.
- 3. Schleifenbildung.
- 4. Linkswindung.
- 5. Wellenwachstum.
- 6. Biegung auf die Gefässwand und (ohne dass ein Anstossen stattgefunden hätte), wuchs die Wurzel kurze Zeit geräde. Hierauf bog sie sich eckig.
- 7. Die Wurzel behielt ihre Richtung ungefähr bei. Irgend eine Regel war nicht zu finden.

Alles in allem wurden so nahezu 150 Wurzeln verfolgt. Obwohl wir nicht glauben, dass da eine Regel vorliegt, fanden wir das Geradewachsen nur bei 11 Stücken. Die Erbsen neigten zu weiten Schraubenbögen. Die Saubohnen hatten diese nur selten. Dafür trat ein unregelmässiges wellenartiges "Torkeln" ein.

Versuchsstörung durch Hydrotropismus.

Von 10 Wurzeln wanden sich alle ausser 2 deutlich nach 3 Tagen auf die Glaswand zu. Je näher sie dieser lagen, desto ausgeprägter trat die Erscheinung hervor.

Aufgegebene Versuche unter Durchleiten von Sauerstoff durch die Flüssigkeit bei Einwirkung der Schwerkraft.

Die Luftblasen stiessen an die Wurzeln an. Es konnte daher nicht ein einwandfreies Ablesen stattfinden.

Negative Versuche ifber die Torsion um die Axe der Wurzel selbst.

Bei 30 Wurzeln liess sich nicht ein einziges Mal ein gerades Wachsen vorfinden, obwohl die Schwerkraft wirkte. Die Versuche gaben genau das Bild wieder, das DETMER (s.Text) beschreibt. Nie hatte eine deutliche Torion Platz gegriffen. Dagegen waren Abweichungen zu sehen. Diese zeigten daneben kleine Krümmungen. Die Hauptabweichung war durch keine Regel zu erklären.

LITERATUR.

1.) COLLANDER, Untersuchungen über den Thermotropismus der Pflanzen, Öfversigt af Finska Vetensk. Soc. Forh. LXI. Afd. B. 11, 1919, Helsingfors. - COLLANDER, Der Reizanlass bei den thermotropischen Reaktionen der Wurzeln, Ber.d.Dt.bot.Ges.,1921,39. - 2.) STAHL, Physiologie und Biologie der Exkrete, Flora, Bd. XI, H.1. - 3.) COLLAN-DER, siehe 1.) - 4.) HOOKER, Thermotropism in Roots: Plant World, vol. 17, 1914. -HOUKER, Hydrotropism in Roots of Lupinus albus, Ann of Bot.vol.29,1915. - 5.) TREI-TEL, Thermotropismus bei Wurzeln, MEZ, Arch. VII, 1924, 375. - 6.) SIERP, Über den Thermotropismus der Keimwurzeln von Pisum sativum, Ber.d.Dt.Bot.Ges 37,1919. -SIERP, Untersuchungen über die von Keimwurzeln in einem Wärmegefälle ausgeführten Krümmungen, Ber.d.Dt.Bot.Ges., 44,1926. - 7.) BENECKE-JOST, Pflanzenphysiologie, Jena, 1924. - 8.) SIERP, siehe 6.) - 9.) SIERP, siehe 6.) - 10.) PORODKO, Über den Diageotropismus der Hauptwurzeln bei Maiskeimlingen. I.u.II. - 11.) DETMER, Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum, Jena 1903. - 12.) DETMER, siehe 11.) -13.) PORODKO, siehe 10.) - 14.) ZIEGENSPECK, Über Zwischenprodukte des Aufbaues von Kohlehydratzellwanden und deren mechanische Bedeutg., MEZ, Arch. IX, 1925. - 15.) HERMANN, Die Blattbewegungen der Marantaceen und ihre Beziehung zur Transpiration, Diss., Jena, 1914.

ABSTRACT.

All growing plant-organisms and consequently also the roots, owing to their structure of many cells which do not all stretch at the same time, perform nutation movements of autonome kind. The effect of stimulation on these nutations is probably arresting in such a way that the directed nutation of the troprome brought forth by the establishment of unregular mouvements. With regard to roots one could be induced to see in this conduct a facilitation of the penetreting into the soil. Torsions of the roots around their own axis do not happen.

FIGURENERKLARUNG.

Zur Erläuterung der Versuchsergebnisse seien einige Zeichnungen wiedergegeben, welche charakteristische Bilder aus meinen Versuchen zeigen.



Fig. 1. Vicia F**a**ba

Das in Fig. 1 abgebildete Stück entstammte einer Versuchsreihe, bei der alle Reize, insofern sie einseitig einwirken konnten, ausgeschaltet waren. Um den Bedingungen der Natur möglichst nachzukommen wurde die Schwerkraft in der Vertikalen angewendet. Hierzu liessen wir den Klinostaten um die vertikale Axe rotieren. Die langs angreifende Schwere war somit noch vorhanden. Besonderes Gewicht muss bei den Keimlingen von Vicia Faba darauf gelegt werden, dass keine Verletzung der Spitze beim Heraustreten aus der Samenschale eintritt. Hierzu haben wir die eingeweichten Samen mit aller Vorsicht, auch eine Verletzung der Cotyledonen vermeidend, geschält. So gelang es uns, diese sehr lästigen Wundreize auszuschalten. Anstatt dass die Wurzel nun genau in der Richtung der Schwerkraft gewachsen wäre, wie dies hätte eintreten müssen, zeigten sich Ablenkungen sowohl von der Vertikalen in gerader Richtung wie auch ein Auftreten von groben Schlangenwindungen. Neben diesen mehr groben Abweichungen gab es noch feinere Wel-

lungen. Eine Torston um die eigene Axe dagegen konnten wir nicht beobachten. Wenn solche Wurzeln im Boden wachsen, werden aber die beobachteten Abweichungen sich nicht so ohne weiteres in schräger Richtung geltend machen können. Das Zentrum der Entstehung liegt nicht in der Spitze selbst, sondern etwas weiter hinten. Der Widerstand des Bodens sorgt dafür, dass die Abweichungen sich im Organ selbst geltend machen. - Die Folge dieser Unregelmässigkeiten ist eine mehr oder minder deutliche Torsion um die eigene Axe, welche aber bei Kultur in Luft nicht möglich ist.

Will man diese Erscheinung biologisch deuten, so wird alles sehr gut verständlich. Die Spitzenregion lebhaft wachsender Wurzeln hat noch keine Haare. Die Wandungen sind mit Schleim gut geschmiert. Ein Gleiten im Boden wird dadurch erleichtert. Die Spitze dringt nun nicht senkrecht vorstossend in den Boden ein, sondern unter einen Hin- u. Herdrehen. Will man ein Bild gebrauchen, so kann man das Eindrehen von Löchern in den Boden damit vergleichen. Wenn wir z.B. Samen stecken, so drücken wir, wenn der Roden fest ist, auch nicht direkt in den-

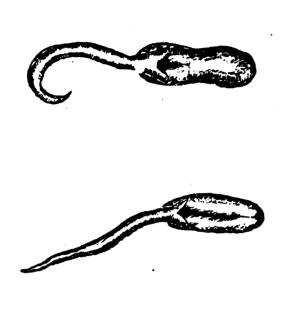


Fig. 2. Phaseolus vulgaris.

Boden fest ist, auch nicht direkt in denselben, sondern vollführen dabei eine Drehbewegung.

In diesem Zusammenhang möge auf eine interessante Parallele mit den Keimlingen von Avena hingewiesen werden. Die Arbeit von BEYER (zur Keimungsphysiologie von Avena sativa, in Ber. D. bot. Gesellsch. XLV (1927) p. 179 - 187) wurde uns erst nach Beendigung unserer Versuche zugänglich. Da sie einige auch für unsere Fragestellung wichtige Dinge zu enthalten scheint, möchten wir an dieser Stelle etwas auf sie eingehen.

Die Spitze der Samen der Gramineen muss sich unter normalen Bedingungen häufig durch den Boden bohren. Nur erfolgt diese Bewegung in umgekehrter Richtung zu derjenigen der Wurzel. Lässt man nun die Hafersamen im Lichte anquellen, so wird kein Hypokotyl (oder Mesokotyl) entwickelt, wenn man die eigentliche Keimung in der Dunkelheit sich vollziehen lässt. - Erfolgt aber das Quellen der Samen auch in der Dunkelheit, so entwickelt sich ein langes,

deutliches Hypokotyl. Da nun dies Hypokotyl (ebenso wie unsere Wurzeln) deutliche Nutationen ausführt, so ist es bei Reizversuchen äusserst unerwinscht. Dem Samen dagegen leistet es vorzügliche Dienste. Wir dürfen nicht vergessen, dass diejenigen Samen im Licht zur Keimung kommen, welche oberflächlich liegen. Dagegen quellen und keimen alle tiefer in der Erde liegende Samen im Dunkeln. Die Keimlinge, welche im Lichte keimen, haben in der Natur keinen Boden zu durchbohren, brauchen deshalb ein Organ für Nutationsbewegungen nicht und entfalten es auch nicht. Sie haben die Drehbewegung'nicht "nötig". – Die BEYERschen Versuche sind auch noch in anderer Hinsicht sehr interessant, da sie uns zeigen, wie verhältnismässig früh sich gestaltende Wirkungen auf einen Keimpresess geltend machen. Wenn einmal der Anstoss zur Entwickelung eines Organs gegeben ist, dann können auch veränderte Bedingungen eine Umkehr nicht mehr hervorrufen.

Dieser Fall ist wieder ein Beispiel dafür, dass eine biologisch "zweckmässige" Reaktion durch einen ganz anderen Umstand hervorgerufen werden kann, als der es ist, welchem sie dient. Die Nutation hat im Grunde genommen nichts direkt mit dem Licht zu tun und dennoch wird sie durch das Licht direkt induziert. Der Zusammenhang ist aber indirekt. Ein Same, der im Dunkeln quillt und keimt, muss eben eine dieke Bodenschicht durchbohren, er braucht dazu die Nutationen, welche eine Drehung um die Axe bewirken.

In Fig. 2 waren wir bestrebt, die sonderbaren Erscheinungen des Hydrotropismus festzuhalten. Bei diesen Versuchen hatten wir alle anderen einseitig gerichteten Reize ausgeschaltet. Wir bitten den Leser, darüber sich aus dem Text zu unterrichten. Die Wurzeln hatten alle ausnahmslos die Tendenz, auf die feuchtere, d.h. diejenige Stelle, wo das Wasser verdunstete, zuzuwachsen. Dadurch entstehen gewisse Schwankungen der Temperatur und der Feuchtigkeit. Was von beiden Momenten das Wirksamste ist, sei dahingestellt. Will man alles in Betracht ziehen, so könnte man auch noch das Entstehen von Ozon durch das Verdunsten des Wassers heranziehen. Letzteren Umstand möchten wir aber nicht als wirkenden Faktor annehmen.

Obwohl nun auf die feuchtere Stelle zu die Haupttendenz unverkennbar war, sind trotzdem auch hier Nutationen unverkennbar. Die Bewegung geht nie in gerader Richtung, sondern es gibt deutliche Abweichungen, neben dem Wachstum in gerader Richtung schraubenförmige Bewegungen grösseren und kloineren Ausschlages. Zeitweise kann ein Organ dadurch sogar fast abgelenkt werden. Auch in diesem Zusammenhang möchten wir das Auftreten der Nutation bei einseitigem Hydrotropismus hervorheben.



Fig. 3. Phaseolus.

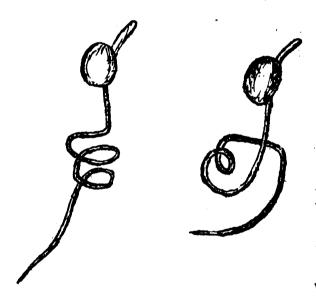


Fig. 4. Pisum.

Auch wenn die Wurzel im Boden vorwiegender Feuchtigkeit folgt, muss sie eben doch das Erdreich durchbohren. In unsern Versuchen kommen die Drehbewegungen auf die Cestalt zur Auswirkung. Im Boden machen sie sich durch hin- und hergleiten geltend.

Fig. 5. - Da man gegen diese Beweisführung immer noch allerhand Einwände geltend machen könnte, wie tonische Wirkung von Schwerkraft und Hydrotropismus, der nicht ganz gleichmässig auf alle wachsenden Gewebezonen auswirkt, wollen wir auch Bilder bringen, welche alle einseitigen Reize völlig ausgeschaltet haben. Die gar nicht einfachen Versuchsbedingungen bitten wir im Text nachzulesen.

Die Wurzeln torkeln mun völlig regellos umher. Eine Bevorzugung irgend einer Richtung konnte nicht aufgefunden werden. Wir möchten, wie dies im Text geschieht, diese Bewegungen als eine Erscheinung deuten, die in der Art des Wachstums der Gewebe an sich liegt. Da nicht alle Zellen zu gleicher Zeit sich in Streckung befinden, so missen eben diese Mutationen auftreten. Es gibt Organe, wie z.B. Coleus, bei denen eine Seite besonders in der Streckung gefördert ist. Diese Seite ist etwa die Plus-Seite nach GOEBEL (Organegraphie I). Schalten wir bei diesen Objekten die Schwerkraft und das Licht in einseitiger Wirkung aus, so krimmt sich das ganze Organ regellos ein. Es muss eine Schraubenbewegung der Blätter und der Seitensprosse ontstehen. Schalten wir nun Schwerkraft oder auch Lichtreiz einseitig ein, so wirken diese arretierend auf die Bevorzugung: die Wachstumsrichtung wird wieder geregelt. Dennoch gehen wir fehl, wenn wir diese Erscheinungen als "sinnlos" bezeichnen wollten. Die Möglichkeit, einseitig auf einen Reiz zu reagieren liegt in dem Vorhandensein von solchen endogen bedingten Wuchserscheinungen. Die Reize arretieren sie gegenseitig. Das Wachstum erscheint dann auf der anderen Seite beschleunigt. Wir dürfen nicht vergessen, dass das Wachstum eines ganzen Organs ±

die Rosultante vom passiven und aktiven Wachsen aller Zellen und aller Gewebeteile ist. Wer die Gewebespannung wachsender Organe nur genau studiert hat, findet immer in demselben Pflanzenteil aktiv spannende und passiv gespannte Organteile.

Fig. 4. - Am sonderbarsten sind die Torkelbewegungen bei der Erbse. Die Bilder wurden nach Ausschalten aller Reize erzielt. Wir bitten, darauf zu achten, dass die Spitzenteile alle die Erscheinungen der Krümmungen nicht zeigen; diese kommen erst in den Zonen weiter nach hinten zur Geltung. Das ist auch vollkommen verständlich. Bei unsern Versuchen fehlt eben das Widerlager, das die Abweichungen in Bohrdrehungen im Boden übergeführt hätte.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik</u>

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: 19

Autor(en)/Author(s): Bolz Curt

Artikel/Article: Lassen sich bei Wurzeln Nutationsbewegungen feststellen und welcher Art sind

sie ? 450-459