

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Die Wachstumsreaktionen bei Licht- und Schwerkraftreizung.

Von

Otto Renner.

Mit 4 Kurven im Text.

I. Phototropismus.

Blaauws Theorie des Phototropismus hat bis jetzt fast mehr Widerspruch als Zustimmung gefunden. Von Seiten der wenigen Anhänger, die die Hypothese der Perzeption der Lichtrichtung noch hat, ist der Widerstand besonders verständlich; für sie gerät das ganze phototropisch gereizte Organ in einen einheitlichen Reizzustand »tropistischer« Art, wie bei geotropischer Reizung. Und auch die Verfechter der Perzeption von Helligkeitsdifferenzen halten teilweise noch immer wenigstens die Reaktion für einen durchaus einheitlichen Vorgang, selbst wenn sie Verschiedenheit der Reizzustände auf verschiedenen Flanken des tropistisch gereizten Organs zugeben: die Verschiedenheit wird »empfunden«, die Reizzustände auf verschiedenen Seiten werden »verglichen«, und die Folge ist die harmonisch gelenkte Krümmung des ganzen Organs. Nach Blaauw entspricht jedem Reizzustand eine selbständige Reaktion; die Resultante dieser Reaktionen, die in nichts anderem als verschiedenem Verlängerungsbestreben bestehen, ist die phototropische Krümmung. Eine wesentliche Vereinfachung unserer Vorstellungen von den tropistischen Wachstumskrümmungen wäre damit zweifellos gewonnen. Mit Lundegårdh (1919, S. 229) die symmetrische Lichtwachstumsreaktion bei allseitiger Belichtung als Resultante zahlreicher tropistischer Reaktionen anzusehen, wäre das Gegenteil einer Vereinfachung. Unser Ziel muß wohl sein, die einfachste Vorstellung zu finden, von der aus die Gesamtheit der

Erscheinungen sich ohne Zwang verstehen läßt. Und so steht Blaauws Hypothese heute im Mittelpunkt aller Versuche und Erörterungen auf dem fraglichen Gebiet.

Die Erscheinung der Reizleitung hat Blaauw bis jetzt nur eben gestreift (1918, S. 186). Im Keimling der Paniceen wird nach seiner Meinung bei einseitiger Beleuchtung wohl in der Koleoptile, aber nicht im Mesokotyl die Unterschiedsschwelle erreicht, der Zustand der Koleoptile wird deshalb ungleichseitig, der des Mesokotyls ringsum gleichmäßig verändert; wir können auch sagen, die Koleoptile wird physiologisch vorübergehend dorsiventral, das Mesokotyl bleibt radiär; die ungleichseitige Veränderung der selber kaum wachstumsfähigen Koleoptile pflanzt sich aber in der Längsrichtung nach unten fort und erzeugt auch im Mesokotyl Dorsiventralität. Blaauw denkt daran, daß eine Helligkeitsdifferenz, die den Schwellenwert erreicht, von der Koleoptile her im Mesokotyl erzeugt werden könnte. Es müßte sich um von oben nach unten reflektiertes Licht handeln, das bis zu seiner Ankunft in der reagierenden Zone des Mesokotyls vielleicht schon über den Querschnitt zerstreut wäre, und das selbst ohne solche Zerstreuung in der selber einseitig beleuchteten Krümmungszone schwerlich eine wesentliche Steigerung der Helligkeitsdifferenz herbeiführen könnte; man müßte, wenn die Annahme richtig ist, bei verdunkeltem Mesokotyl durch geringere Lichtintensitäten Krümmung erreichen, als wenn der ganze Keimling einseitig beleuchtet wird. Wahrscheinlicher ist die zweite Möglichkeit, die Blaauw ins Auge faßt: eine »photochemische Ungleichheit«, die in der Koleoptile entsteht, pflanzt sich auf das Mesokotyl fort. Erhalten bleibt auch bei Reizleitung dieser Art das selbständige Reagieren der in verschiedenen Reizzustand versetzten Flanken des Organs. Die Lichtreizbarkeit des Mesokotyls, die in einer Wachstums- hemmung bei Beleuchtung zum Ausdruck kommt (Fitting 1907, S. 109), ist dann in ihrem Wesen nicht, wie man mit Fitting immer angenommen hat, von der »tropistischen« Reizbarkeit der Koleoptile verschieden. Das Mesokotyl wird durch direkte Belichtung, allseitige wie einseitige, im Wachstum allseits gleichmäßig gehemmt; zu dieser direkten Reaktion addiert sich die durch Reizleitung von der belichteten Koleoptile her verursachte

Hemmung, und diese Hemmung fällt allseitig aus bei allseitiger, einseitig bei einseitiger Beleuchtung der Koleoptile.

Bei einer Prüfung der Blaauwschen Hypothese an der Koleoptile der *Avena sativa* ist Sierp (1921) dazu gekommen, sich für Blaauw zu erklären, Lundegårdh (1921) ist durch das Studium desselben Objekts zu entschiedener Ablehnung geführt worden. Auch Guttenberg (1922) äußert schwere Bedenken, ohne allerdings selber Wachstumsmessungen ausgeführt zu haben. Weil ich mich den Bedenken der beiden genannten Autoren nicht anschließen kann, möchte ich meine eigenen, freilich sehr fragmentarischen Erfahrungen mitteilen. Ich habe in den ersten Monaten des Jahres 1916 mit *Avena* und auch mit *Setaria italica* und einigen Wurzeln experimentiert, um mir ein Urteil über Blaauws Hypothese zu bilden. Gewissen negativen Krümmungsvorgängen bei *Avena* habe ich bei der geringen Zahl meiner Versuche damals mißtraut. Vor kurzem hat nun Herr L. Brauner auf meine Veranlassung die Untersuchung wieder aufgenommen und diese negativen Krümmungen unter gewissen Bedingungen regelmäßig wieder beobachtet. Was ich aus meinen alten Protokollen mitzuteilen habe, unterscheidet sich in Einzelheiten der Versuchsanordnung etwas von den Experimenten meines Schülers; die Ergebnisse können teilweise nur im Anschluß an seine demnächst erscheinende Arbeit als gesichert gelten.

Die Versuche wurden im sog. Heliostatenzimmer des botanischen Instituts in München-Nymphenburg ausgeführt. Die Aufzucht der Keimlinge geschah in kleinen Töpfchen, die erst offen auf dem Regal des dunklen Kulturraums standen und dann durch den dunklen Verbindungsgang in den auf gleicher Temperatur gehaltenen Versuchsraum gebracht wurden. Bei Wachstumsmessungen standen die Keimlinge selten frei, meistens in 3—4 mm weiten, mit einem lockeren Wattebausch lose verschlossenen Glasröhrchen, die, in eine Korkplatte eingesetzt, am Tag vor dem Versuch übergestülpt wurden. Bei den meist sehr krumm wachsenden Keimlingen von *Setaria italica* erwiesen sich die Röhrchen, die in erster Linie der Feuchthaltung dienen sollten, besonders nützlich. Sollte die Krümmung beobachtet werden, so wurde ein kleines vier- oder achtseitiges Glashaas auf das Töpfchen gesetzt.

In den Röhrchen bzw. Glashäuschen hörte die Guttation der Koleoptilspitzen nie auf. Allseitige Beleuchtung wurde durch 4 ebene Reflektoren verabreicht, die in 24 cm Entfernung von der Pflanze standen, während die Pflanze gegen die senkrecht über ihr aufgehängte Lampe — eine mattierte Birne von 50 Kerzen — abgeschirmt war. Als Reflektoren dienten auf kleinen beweglichen Holzgestellen stehende Spiegel oder mit weißem Schreibpapier überzogene Glasplatten. Für einseitige Beleuchtung wurde ein einziger Spiegel aufgestellt, für zweiseitig ungleiche ein Spiegel und ein Papier einander gegenüber. Während der Versuche brannte dauernd eine Lampe mit Überfang aus Rubinglas; Krümmungen zu dieser roten Lampe hin traten nie auf. Zur Beobachtung von Wachstum und Krümmung diente ein Winkel-sches Horizontalmikroskop.

Die am Ort des Keimlings induzierte Helligkeit dürfte bei Verwendung der Spiegel etwa 40 Meterkerzen betragen haben; die Intensität des durch die Papierflächen reflektierten Lichts ist nicht bekannt. Die Temperatur betrug 21,5—24,5°, meistens etwa 22,5°; innerhalb eines Versuchs schwankte sie selten um mehr als ½°. Die Keimlinge waren bei *Avena* 20—45, bei *Setaria* 35—45 mm lang. Die Messungen wurden in Zwischenräumen von 3' gemacht; Intervalle von 10', wie sie Sierp verwendet, lassen manche rasch verlaufende Oszillation undeutlich werden. Lundegårdhs Methode vollends, der in Intervallen von 1 h registriert, kann keine Übergangsreaktion zur Darstellung bringen. Die Zahlen der Tabellen geben mit 10 multiplizierte Mikrometerwerte.

Avena sativa.

6 oder 3 Minuten lang dauernde Beleuchtung mit 4 Spiegeln erzeugte die aus den Mitteilungen von Vogt und von Sierp gut bekannte Wachstumsreaktion (Tabelle 1, Reihe 1 und 2, Figur 1). Bei 6' langer einseitiger Belichtung (Vers. 4) fällt die Reaktion ziemlich genau so aus wie bei vierseitiger (Vers. 3) — für die Kurve a sind die beiden Versuche zusammengefaßt —; Lundegårdh scheint ähnliches beobachtet zu haben (1921, S. 197). Dabei wird eine deutliche, erst positive, dann negative, dann wieder positive Krümmung ausgeführt (Reihe 3). Daraus ist zu schließen, daß nur ein kleiner Teil der Wachstumsreaktion bei einseitiger Beleuchtung für die Krümmung »ausgenützt«

Tabelle 1. Avena.

Nr.	3'	6'	9'	12'	15'	18'	21'	24'	27'	30'	33'	36'	39'	42'	45'	48'	51'	54'	57'	60'
1. Reihe. 4 oder 1 Spiegel, 6' Belichtung, Wachstum.																				
3	46	46	43	44	44	35	37	30	55	63	72	74	70	64	50	45	42	44	43	47
4	48	53	50	40	35	29	25	30	30	60	70	75	70	70	54	43	43	47	40	40
Σ	94	99	93	84	79	64	62	60	85	123	142	149	140	134	104	88	85	91	83	87
	100	104	98	88	83	67	65	63	89	126	149	156	147	141	109	92	89	96	87	91
2. Reihe. 4 Spiegel, 3' Belichtung, Wachstum.																				
11	42	42	45	43	43	43	40	37	38	40	46	52	54	56	56	53	47	47	43	43
11	42	40	38	37	39	39	38	33	34	35	37	43	47	48	47	48	47	43	43	44
11	43	43	45	40	38	36	38	33	31	31	34	39	43	47	45	48	41	41	39	36
Σ	127	125	128	120	120	118	116	103	103	106	117	134	144	151	148	149	135	131	125	123
	100	100	100	96	96	94	93	82	82	85	94	107	115	121	118	119	108	105	100	98
3. Reihe. 1 Spiegel, 6' Belichtung, Krümmung.																				
4																				
4. Reihe. 1 Spiegel, 3' Belichtung, Krümmung.																				
14																				
5. Reihe. 1 Spiegel + 1 Papierfläche, Dauerlicht, Krümmung.																				
23	0	0	0	1,1	0,5	0,2	0,7	0,6	1,0	0,3	0,5	1,1	2,0	3,0	3,5	4,6	4,2	2,0	3,5	4,4
29	1,8	0,8	0,6	0,8	0,6	0,9	0	0	1,0	3,0	3,6	3,3	4,0	5,0	6,7	7,2	5,0	3,0	1,3	5,1
Σ	1,8	0,8	0,5	0,5	0,4	0,2	0,3	2,4	2,0	3,9	3,8	5,1	7,0	9,7	10,7	9,6	7,2	3,4	4,8	10,3

Tabelle 1. Avena (Fortsetzung).

Nr.	3'	6'	9'	12'	15'	18'	21'	24'	27'	30'	33'	36'	39'	42'	45'	48'	51'	54'	57'	60'
-----	----	----	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

6. Reihe. 4 Spiegel, Dauerlicht, Wachstum.

12	47	47	46	46	45	43	39	33	33	36	42	56	64	70	71	67	59	58	57	62
16	42	42	45	45	44	41	35	36	32	30	40	43	57	61	63	65	60	60	60	61
19	56	58	54	52	49	45	37	30	28	25	30	43	49	60	62	64	66	60	57	53
20	48	48	45	42	42	33	30	21	21	20	30	33	40	48	51	57	52	50	54	51
24	52	52	55	52	48	45	43	41	37	34	36	39	50	54	60	60	59	55	55	55
26	32	34	38	40	38	36	28	24	22	26	24	28	40	46	48	52	54	54	54	54
27	30	34	34	34	36	38	32	28	24	22	24	24	28	32	36	38	36	30	28	30
29	48	46	44	40	36	34	30	30	26	24	18	18	18	28	50	60	66	66	64	60
31	56	52	56	52	46	42	40	36	34	28	28	24	26	34	44	60	66	64	62	62
31	411	413	417	405	384	357	314	289	259	253	272	310	372	433	485	523	518	497	491	488
Σ	100	100	101	98	93	87	76	70	63	61	66	75	80	105	118	127	126	121	119	119

7. Reihe. 4 Papierflächen, Dauerlicht, Wachstum.

22	35	35	35	37	36	34	33	31	31	33	36	39	40	40	38	37	37	36	36	36
25	35	35	35	35	35	33	31	30	29	32	33	38	39	41	42	39	39	37	37	38
28	30	30	30	30	30	28	27	29	28	25	27	30	29	29	29	28	28	29	29	28
29	32	32	31	31	30	32	30	28	30	30	26	30	32	35	38	40	44	44	44	42
30	30	28	26	28	28	28	26	24	22	22	24	26	30	40	44	46	44	42	36	36
Σ	162	160	158	161	159	156	149	145	139	145	158	169	183	190	193	192	190	182	182	180
100	100	99	100	100	98	93	91	87	87	91	99	106	114	119	121	120	118	114	114	113

8. Reihe. Dauerlicht ohne Reflektoren, Wachstum.

18	40	41	38	39	40	41	41	42	44	45	46	46	51	48	50	49	47	47	47	48
Σ	100	103	95	98	100	103	103	105	110	113	115	115	128	120	125	123	118	118	118	120

wird: Vorder- wie Hinterflanke erfahren annähernd gleichzeitig Verzögerung und Beschleunigung des Wachstums, doch haben die Wachstumsänderungen auf der Vorderseite ein etwas anderes Ausmaß als auf der Hinterseite. Die positive Krümmung fällt mit der Wachstumsabnahme zusammen, die negative Krümmung

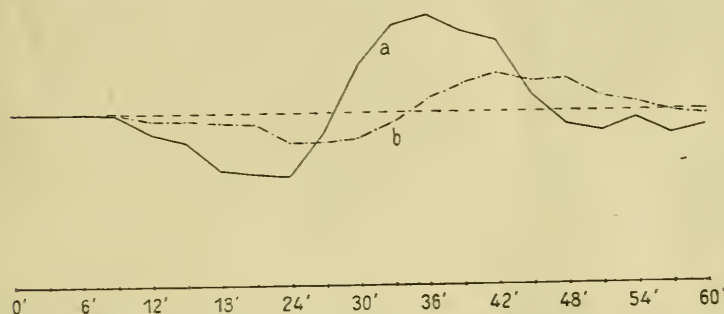


Abb. 1. Wachstum bei vierseitiger Belichtung. Kurve a: 6' belichtet, 2 Versuche. b: 3' belichtet, 3 Versuche.

mit der Zuwachssteigerung, die zweite positive Krümmung mit der Wiederabnahme; alle Änderungen der Zuwachsgeschwindigkeit müssen also vorn ausgiebiger sein als hinten.

Nach 3' langer einseitiger Spiegelbeleuchtung wurde die Krümmung im Netzmikrometer verfolgt und der Ort der Koleoptilspitze in kariertes Papier eingetragen (Fig. 2). In Reihe 4 (Tabelle 1) ist die horizontale Verschiebung der Spitze aus der Netzzeichnung ausgezogen und in willkürlich gewähltem Maßstab verzeichnet. Die anfängliche

positive Bewegung der Spitze ist wohl nur zu einem geringen Teil tropistischer Art. Sehr auffällig ist die durch eine positive Schwankung unterbrochene negative Phase zwischen 33' und 57'.

Bei einseitiger Beleuchtung ist die auf der Hinterflanke der Avena-Koleoptile induzierte Lichtintensität nicht bekannt. Des-

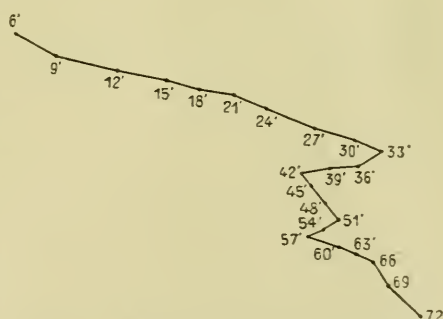


Abb. 2. Krümmung nach einseitiger 3' dauernder Belichtung. Einzelversuch.

halb habe ich auch antagonistische Reizung mit zwei verschiedenen Lichtintensitäten angewandt, nämlich das Licht der Lampe auf der einen Seite durch einen Spiegel, auf der Gegenseite durch eine Papierfläche auf die Pflanze reflektiert. Auf der dem Papier zugewendeten Flanke wird sich die Durchleuchtung von der Gegenseite her freilich noch immer in beträchtlichem Maß fühlbar machen, aber wenn wir diesen nach seinem Ausmaß unbekannten Faktor unberücksichtigt lassen, ist der Fehler sicher kleiner als wenn wir bei einseitiger Beleuchtung die abgewendete Flanke als dunkel betrachten. Denn im ersten Fall rechnen wir a statt $a + x$, im zweiten o statt $o + x$, wobei das vernachlässigte x nach dem Weberschen Gesetz im zweiten

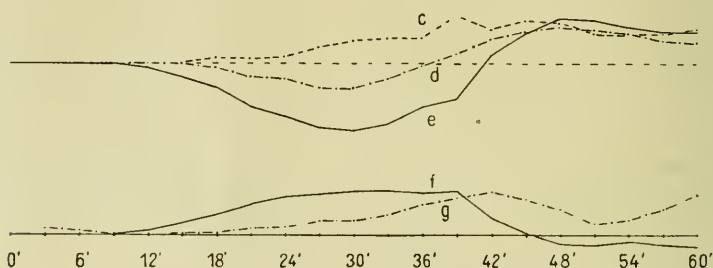


Abb. 3. Kurven c, d, e = Wachstum bei allseitiger Dauerbeleuchtung; c im schwachen Raumlicht, Einzelversuch, d zwischen 4 weißen Papieren, 5 Versuche, e zwischen 4 Spiegeln, 9 Versuche. Kurven f und g = Krümmung; f konstruiert aus d und e, g beobachtet in 2 Versuchen.

Fall physiologisch mehr Gewicht hat als im ersten. Die horizontale Bewegung der Spitze wurde mikrometrisch bei Dauerbeleuchtung bestimmt (Reihe 5). Die Kurve g (Fig. 3) zeigt diesmal nicht gerade ein Negativwerden, aber doch eine deutliche Abschwächung der positiven Krümmung zwischen 42 und 51', bevor die Spitze sich mit wieder vergrößerter Geschwindigkeit positiv weiterbewegt.

Dem besprochenen Versuch entsprechen für die Wachstumsbeobachtungen die beiden Reihen 6 und 7. Die Kurven e und d (Fig. 3) zeigen, daß die Wachstumsverzögerung bei Spiegelbeleuchtung beträchtlich ausgiebiger ist als bei Verwendung von Papierflächen, daß dagegen die Steigerung nicht sehr verschieden ausfällt. Sogar Beleuchtung durch das diffuse sehr schwache

Raumlicht, wie es den Keimling bei Wegnahme aller Reflektoren von den schwarz gestrichenen Wänden her trifft, hat, falls der einzige Versuch typisch ausgefallen ist, eine ansehnliche Steigerung des Wachstums, ohne vorhergehende Abnahme, zur Folge (Reihe 8, Kurve c). Falls die ganze Wachstumsveränderung sich in der krümmungstätigen Zone abspielte, müßte bei zweiseitiger Beleuchtung mit Spiegel und Papier, vorausgesetzt, daß die Durchleuchtung vom Spiegel her nicht wesentlich ins Gewicht fällt, ein Krümmungsvorgang sich ergeben, wie er in Kurve f aus den Kurven d und e konstruiert ist: positive Krümmung bis um 40', dann Abnahme und Umschlagen in negative Bewegung nach 45'. Daß die Reaktion in Wirklichkeit anders ausfällt (Kurve g), ist schon berichtet.

Es lag nahe zu vermuten, der Sitz der kräftigen, aber zwischen weiten Grenzen der Helligkeit annähernd gleich ausfallenden Wachstumssteigerung sei in den unteren zunächst nicht krümmungstätigen Teilen der Koleoptile zu suchen, während die sich auf geringe Helligkeitsunterschiede fein einstellende Wachstumsverzögerung in der Spitze liege und dort zur Krümmung führe. Herr J. Ehmann hat im Sommer 1919 im selben Raum und mit derselben Apparatur, die zu meinen Versuchen gedient hatte, die Frage zu beantworten gesucht durch Wachstumsmessung bei partieller Belichtung, wie sie inzwischen auch Sierp ausgeführt hat (1921), und durch mühsame Messung des Wachstums einzelner Zonen der Koleoptile. Leider mußte er seine Untersuchungen abbrechen, bevor ein eindeutiges Ergebnis erreicht war.

Wir kennen bis jetzt also nur die Veränderungen des Gesamtwachses, die über das Zustandekommen der Krümmung nichts aussagen. Die Wachstumsvorgänge bei der phototropischen Reaktion der Haferkoleoptile sind somit noch lange nicht geklärt, aber zu dem Urteil Lundegårdhs (1921), daß das Verhalten des Objekts gegen Blaauws Theorie spreche, kann ich nicht kommen. Lundegårdhs Messungen (S. 199) zeigen nur, daß das Wachstum durch einseitige Belichtung nicht auf der ganzen Länge des Objekts ungleichseitig verändert wird. Ist die Wachstumsveränderung in einer kurzen Zone der Koleoptile gegen geringe Helligkeitsdifferenzen »empfindlich«,

im übrigen Teil nicht, so können die von L. beobachteten Werte wohl auf dem von Blaauw angenommenen Weg verursacht sein.

Setaria italica.

Bei einseitigem Dauerlicht beginnt energische positive Krümmung nach etwa 70'; ob es sich dabei wie bei *Avena* um die »zweite« handelt, vor der eine Phase negativer Tendenz einhergeht, ist bei der starken Nutation des Objekts nicht entschieden. Die Wachstumsreaktion bei 15—18 Minuten dauernder vierseitiger Belichtung ist gegenüber der von *Avena* sehr verwaschen (Tabelle 2, Reihe 1 und 2, Kurve k in Fig. 4); das Maximum liegt bei etwa 70'. Wird die Koleoptile durch ein

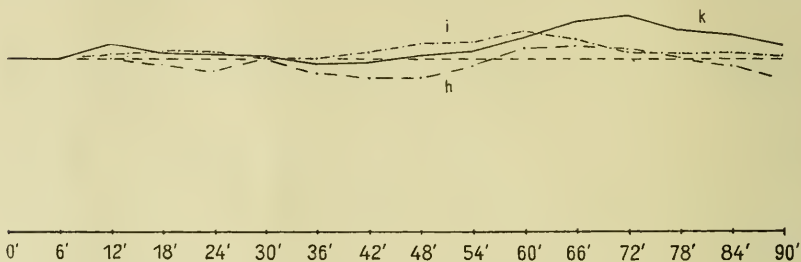


Abb. 4. Wachstum bei vierseitiger Belichtung. h Dauerbelichtung des ganzen Keimsprosses, 3 Versuche. i 15' lange Belichtung des Mesokotyls bei verdunkelter Koleoptile, 3 Versuche. k 15—18' lange Belichtung des ganzen Keimsprosses, 5 Versuche.

Stanniolkäppchen dunkel gehalten, während das Mesokotyl vierseitiges Licht empfängt, so ist die Wachstumssteigerung noch weniger deutlich (Reihe 3, Kurve i). Bei Dauerbelichtung des ganzen Keimsprosses ist die Wachstumsabnahme deutlicher, die Zunahme schwächer (Reihe 4, Kurve h).

Daß das tropistisch nicht direkt reizbare Mesokotyl eine Wachstumsreaktion ausführt (Reihe 3, Kurve i), ist unverkennbar. Diese Reaktion wird durch Reizleitung von der Spitze her verstärkt, wenn die Koleoptile mitbeleuchtet wird (Reihe 1 und 2), und vermutlich wird sie, die an und für sich symmetrisch ist, bei einseitiger Beleuchtung der Koleoptile asymmetrisch verstärkt und damit im ganzen asymmetrisch. Mit Fittings bekannten Ergebnissen über die Abhängigkeit der Mesokotyl-

länge von totaler und partieller Beleuchtung des Keimsprosses steht der Befund meiner fragmentarischen Versuche, die die Übergangsreaktion betreffen, in bester Übereinstimmung.

Tabelle 2. *Setaria*, Belichtung mit 4 Spiegeln.

Nr.	6'	12'	18'	24'	30'	36'	42'	48'	54'	60'	66'	72'	78'	84'	90'
1. Reihe. 15' belichtet.															
8	38	40	40	42	39	42	46	49	55	61	68	66	55	50	47
9	46	48	42	46	42	41	41	46	40	42	43	48	45	57	56
14	41	48	42	45	47	47	48	45	47	50	54	59	57	55	50
Σ	125	136	124	133	128	130	135	140	142	153	165	173	157	162	153
2. Reihe. 18' belichtet.															
8	54	60	59	52	56	52	47	49	54	57	60	60	60	52	52
10	56	59	65	54	54	47	49	49	49	54	60	62	60	56	51
Σ	110	119	119	106	110	99	96	98	103	111	120	122	120	108	103
$\Sigma R. 1 + 2$	235	255	243	239	238	229	231	238	245	264	285	295	277	270	256
	100	109	103	102	101	97	98	101	104	112	121	126	118	115	109
3. Reihe. 15' belichtet mit bedeckter Koleoptile.															
15	51	50	51	50	49	51	52	55	53	53	51	41	41	44	42
16	40	46	47	49	47	47	49	49	49	56	51	51	48	48	48
17	42	40	40	38	38	35	38	41	45	46	46	46	48	47	46
Σ	133	136	138	137	134	133	139	145	147	155	148	138	137	139	136
	100	102	104	103	100	100	104	109	110	116	111	104	103	104	102
4. Reihe. Dauerbelichtung.															
8	60	58	58	53	58	51	50	53	55	58	59	58	54	54	48
11	69	67	59	56	55	50	48	50	53	62	66	64	60	54	48
18	44	45	50	52	57	55	56	51	58	62	61	61	58	60	58
Σ	173	170	167	161	170	156	154	154	166	182	186	183	172	168	154
	102	100	97	93	100	91	89	89	96	106	108	106	101	97	89

Wurzeln.

In Wasser wachsende Keimwurzeln von *Lupinus albus* und *Zea Mays* wurden in normaler Lage mit dem Horizontalmikroskop beobachtet, erst bei rotem Licht, dann bei Dauerbeleuchtung mit weißem Licht oder nach 15' dauernder Weißbeleuchtung wieder in rotem Licht. Eine Schwankung der Wachstumsgeschwindigkeit unter dem Einfluß des Übergangs von dunkel zu hell trat im Lauf einer Stunde nicht ein. Bei den Wurzeln von *Avena* und *Raphanus* hat Blaauw ebenfalls keine solche Reaktion finden können. Für unmöglich halte ich eine Übergangsreaktion bei phototropisch nicht reizbaren Wurzeln nach den Erfahrungen am Mesokotyl von *Setaria* nicht. Tat-

sächlich vermochte Blaauw bei der phototropisch indifferenten Wurzel von *Lepidium sativum* eine geringe Wachstumsdepression bei Belichtung festzustellen; augenscheinlich ist die Unterschiedsempfindlichkeit — in dem oben angedeuteten Sinn — zu gering, als daß bei den optischen Eigenschaften des Objekts eine zu Krümmung führende Ungleichseitigkeit der Reaktion zustande käme. Daß im Gegensatz zu diesen Fällen die (negativ) phototropisch reagierende Wurzel von *Sinapis alba* eine höchst ausgeprägte Lichtwachstumsreaktion zeigt, ist für Blaauws Theorie von größtem Gewicht.

II. Geotropismus.

Versuche, am kontinuierlich laufenden Klinostaten, bei allseitiger geotropischer Dauerreizung, das Wachstum von *Avenakoleoptilen* zu messen, schlugen fehl (München 1916). Nun hat Frl. Zollikofer (1922) die Wachstumsreaktionen, nach kurz dauernder geotropischer Induktion verfolgt und ähnliche Verhältnisse angetroffen wie bei Lichtreizung. Das zeitliche Zusammenfallen der Wachstumswellen mit den Phasen der nicht gleichmäßig fortschreitenden geotropischen Krümmung weist nach der Ansicht der Verf.n darauf hin, daß die geotropischen Krümmungen sich wie die phototropischen auf selbständige, verschiedene Wachstumsreaktionen der verschiedenen Flanken zurückführen lassen werden. Die Theorie des Geotropismus im einzelnen an die Blaauwsche des Phototropismus anzugleichen wagt die Verf.n noch nicht.

Zwischen Schwerkraftreizung und Lichtreizung besteht, wie schon oft hervorgehoben worden ist, der fundamentale Unterschied, daß dort verschiedene Flanken nie verschieden starke mechanische Impulse erhalten können, daß das Organ in seiner ganzen Ausdehnung von dem Reizmittel mit gleicher Stärke affiziert wird. Von Druckwirkungen, die die Organe und Organteile auf einander ausüben, dürfen wir ja fürs erste wohl absehen. Kommt trotzdem nach der Ablenkung etwa eines orthotropen Organs aus der Lotrichtung bei selbständigem Reagieren der verschiedenen Flanken eine ungleichseitige Reaktion zustande, so muß diese von einer radialen Polarität des Organs herrühren, wie sie die Statolithentheorie seit Noll ge-

fordert hat und wie es besonders klar von Haberlandt (1903, S. 471) formuliert worden ist: die Plasmahäute an innerer Tangentialwand, äußerer Tangentialwand und Radialwänden müssen wenigstens in der reizperzipierenden Zone physiologisch differenziert sein. Eine Zelle, die unter der Mittelebene des zylindrischen, wagrecht exponierten Organs liegt, muß etwa bei einem negativ geotropischen Stengel zu Wachstumssteigerung veranlaßt werden, eine über der Mittelebene liegende vielleicht zu Wachstumsverzögerung. Bei der Haferkoleoptile könnte es sich nach den Wachstumsmessungen von Frl. Zollikofer wohl nur um Wachstumssteigerung handeln, die unten stärker ausfällt als oben. Die Untersuchungen, die zahlreiche Autoren seit Sachs an längsgespaltenen Stengeln und Wurzeln ausgeführt haben, bestätigen tatsächlich die ausgesprochene Erwartung. Besonders eingehend hat Schtscherback das Verhalten von Stengeln studiert. Ein längs gespaltenes Hypokotyl von *Lupinus* z. B., das derart wagrecht exponiert wird, daß die Spaltebene horizontal liegt, zeigt in der physikalisch unteren Spalthälfte Längenzunahme, die obere Hälfte wächst viel schwächer oder überhaupt nicht. Vertauschung der Lage der beiden Hälften führt auf der Stelle zur Umkehrung des Verhältnisses der Zuwachswerte. Die primäre Wirkung des queren Angriffs der Schwerkraft ist also, daß jede Flanke des Organs ihre infolge der radialen Polarität charakteristische, von der Lage der Tangentialwände abhängige Wachstumsreaktion ausführt; die Resultante dieser Reaktionen ist die geotropische Krümmung. Eine eingehendere Untersuchung der Übergangsreaktionen, nach dem Muster der Blaauwschen Arbeiten, ist in meinem Institut im Gang.

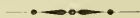
Ob die radiale Polarität z. B. in Wurzeln und Stengeln allgemein ausgebildet ist, und die geotropische Perzeptionsfähigkeit dann nur auf dem Vorhandensein besonderer Strukturen, wie es Statolithen sind, beruht, oder aber die geotropisch direkt reizbaren Organe sich eben durch die radiale Polarität auszeichnen, ist noch zu prüfen. Wenn das Mesokotyl von *Setaria* nach Entfernung der Koleoptile bei wagrechter Exposition eine Wachstumsreaktion ausführt, ohne sich zu krümmen, dann fehlt ihm die radiale Polarität, aber nicht die Fähigkeit der Per-

zeption. Aber einerlei, worauf der Mangel der geotropischen Reaktionsfähigkeit im geköpften *Setaria*-Keimsproß beruht (Guttenberg 1911, S. 313), das eine ist ebensogut wie bei der phototropischen Reaktion zu verstehen, daß die in dem wenig ausgedehnten Perzeptionsorgan, der Koleoptile, durch den geotropischen Reiz gesetzten asymmetrischen Veränderungen sich auf dem Weg der Reizleitung in der Längsrichtung des Organs forpflanzen und so auch das Mesokotyl in einen dorsiventralen Zustand versetzen können.

Jena, Ostern 1922.

Zitierte Literatur.

- Blaauw, Licht u. Wachstum III. Mededeel. van de Landbouwhoogeschool Wageningen. 1918.
- Fitting, Lichtperzeption u. phototropische Empfindlichkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907. **45**.
- Guttenberg, v., Über die Verteilung der phototropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen. Ebenda. 1911. **50**.
- , Studien über den Phototropismus der Pflanzen. Beitr. z. allgem. Bot. 1922. **2**.
- Haberlandt, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. 1903. **38**.
- Lundegårdh, Die Bedeutung der Lichtrichtung für den Phototropismus. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**.
- , Die Beziehungen zwischen der Lichtwachstumsreaktion u. dem Phototropismus. Ebenda. 1921. **39**.
- Schtscherback, Die geotropische Reaktion in gespaltenen Stengeln. Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. 1910. **25**.
- Sierp, Untersuchungen über die durch Licht u. Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei der Koleoptile von *Avena sativa* u. ihr Zusammenhang mit den phototropischen Krümmungen. Zeitschr. f. Bot. 1921. **13**.
- Vogt, Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Ebenda. 1915. **7**.
- Zollikofer, Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Rec. d. trav. bot. néerland. 1922. **18**.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Renner Otto

Artikel/Article: [Die Wachstumsreaktionen bei Licht- und Schwerkraftreizung. 449-462](#)