

LEHRBUCH DER PFLANZENPHYSIOLOGIE

VON

E. BÜNNING · K. MOTHEs · F. v. WETTSTEIN

II

Die  
Physiologie des Wachstums  
und der Bewegungen

Von

**Dr. E. Bünning**

a. o. Professor an der Universität Königsberg i. Pr.

Mit 233 Abbildungen



Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH

1939

LEHRBUCH DER PFLANZENPHYSIOLOGIE

VON

E. BÜNNING · K. MOTHES · F. v. WETTSTEIN

---

---

II

---

---

Die  
Physiologie des Wachstums  
und der Bewegungen

Von

**Dr. E. Bünning**

a. o. Professor an der Universität Königsberg i. Pr.

Mit 233 Abbildungen



Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH

1939

**Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung  
in fremde Sprachen, vorbehalten.**

**© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 1939**

**Ursprünglich erschienen bei Julius Springer in Berlin 1939**

ISBN 978-3-662-27445-3

ISBN 978-3-662-28932-7 (eBook)

DOI 10.1007/978-3-662-28932-7

## Zur Einführung.

Seit längerer Zeit fehlt es im deutschen Schrifttum an einem „Lehrbuch der Pflanzenphysiologie“, das den Stoff in eingehender Weise behandelt. Die ausgezeichneten Werke von SACHS, PFEFFER, JOST und BENECKE liegen weit zurück und auch für das Buch von KOSTYTSCHEW und KOSTYTSCHEW-WENT ist Ersatz ein dringendes Bedürfnis. So haben wir uns zusammengetan, um jeder aus seiner Arbeit heraus ein Teilgebiet zu behandeln, da der ganze Stoff heute längst die Schaffenskraft eines Einzelnen übersteigt.

Das Lehrbuch soll zunächst aus 3 Teilen bestehen. Der erste Band umfaßt die Physiologie des Stoffwechsels, den K. MOTHES behandelt. Er wird am Ende des Jahres erscheinen. Der zweite Band, der hier fertig vorliegt, enthält die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen aus E. BÜNNING's Feder. Der dritte Band ist der Physiologie der Entwicklung gewidmet und wird am Ende des nächsten Jahres von FR. v. WETTSTEIN erscheinen. Als Ergänzung, gewissermaßen als allgemeine biologische Grundlage aller hier dargestellten Vorgänge, soll später eine Darstellung der Vererbungsforschung folgen, die aber dann die botanischen und zoologischen Erkenntnisse umfassen wird.

Das pflanzenphysiologische Forschen ist in voller Entwicklung. So kann das Buch nur ein Bild vermitteln, wie wir derzeit die Vorgänge sehen, wo jetzt die forschende Front verläuft, gut bearbeitete Felder hinter uns liegen und wo Neuland sichtbar wird. Es ist die Aufgabe jedes Lehrbuches, Rechenschaft zu geben, wo wir in unserer Forschung stehen und welche Vorstellungen wir uns derzeit bilden können. Es ist das Schicksal jedes Lehrbuches, durch die kommende Forschung überholt zu werden. Möge der junge Nachwuchs, den wir auch in der Botanik so dringend nötig brauchen, aus unserer Darstellung diesen Stand der Erkenntnis gewinnen und mögen durch seine Forscherarbeit unsere Bücher möglichst bald veraltet sein.

Frühjahr 1939.

E. BÜNNING, K. MOTHES, F. v. WETTSTEIN.

## Vorwort.

In dem Bilde von den Arbeitsprinzipien des Organismus, zu dem der Biologe die ihm wesentlich erscheinenden Ergebnisse der experimentellen Forschung zusammenfügt, kommt mehr noch als beim Bericht über Einzelfragen die persönliche Einstellung zum Ausdruck. War die Darstellung eines solchen Bildes auch meine Hauptabsicht, so mußte doch in einem Lehrbuch fernerhin auf viele pflanzenphysiologische Vorgänge eingegangen werden, die noch zu wenig analysiert worden sind, um einen Beitrag zur Klärung allgemeiner Fragen liefern zu können, die aber dem Leser einen Einblick in die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen und den Umfang der experimentellen Kleinarbeit geben.

So wie bei der Abfassung des Textes mußte auch bei der Auswahl der Literaturhinweise auf die Verschiedenartigkeit der Interessen Rücksicht genommen werden. Ich habe in den jedem Abschnitt angefügten Literaturhinweisen außer zusammenfassenden Darstellungen auch zahlreiche für das Auffinden der weiteren Literatur wichtige Einzelarbeiten genannt.

Ich sehe keinen Nachteil darin, wenn nicht nur dem Forscher, sondern auch dem Studenten neben den Tatsachen die Meinung des Verfassers vorgelegt wird. So wird der Student frühzeitig erkennen, daß die Wissenschaft nicht eine Anhäufung von Tatsachen ist, die man nach Belieben entweder aus *einer* Vorlesung oder aus *einem* Buch erlernen könne. Wichtiger als die Vermittlung von Tatsachen ist das Überzeugen von der Notwendigkeit, sich zur wirklichen Erarbeitung einer eigenen Auffassung über die Wege und Ergebnisse der biologischen Forschung nicht mit *einer* Quelle zu begnügen.

Das Manuskript wurde im Juni 1938 abgeschlossen; von den später erschienenen Arbeiten konnte ich infolge einer längeren Tropenreise nur wenige berücksichtigen.

Süd-Sumatra, im Frühjahr 1939.

Der Verfasser.

# Inhaltsverzeichnis.

Einleitung . . . . .	Seite 1
----------------------	------------

## Erster Teil.

### Allgemeine Physiologie des Aktivitätswechsels und des Wachstums.

I. Ruhe und Aktivität . . . . .	2
1. Energetische Grundfragen . . . . .	2
2. Die zellphysiologischen Grundlagen wechselnder Aktionsbereitschaft . . . . .	6
3. Die Ursachen des Wechsels der Aktivität . . . . .	13
II. Wachstum . . . . .	40
1. Energetik des Wachstums . . . . .	40
2. Der Wachstumsverlauf . . . . .	47
3. Mechanismus des Streckungswachstums . . . . .	55
4. Mechanismus des Plasmawachstums . . . . .	63
5. Katalysatoren des Streckungswachstums . . . . .	64
6. Katalysatoren des Plasmawachstums . . . . .	72

## Zweiter Teil.

### Physiologie der Bewegungsmechanismen.

I. Mechanik der Turgoränderungen und Turgorbewegungen . . . . .	82
1. Entstehung und Bedingungen der Turgeszenz . . . . .	82
2. Turgoränderungen und Turgorbewegungen . . . . .	85
II. Mechanismus der Geißelbewegung . . . . .	96
III. Bewegungen durch Ausnutzung von Oberflächenenergie . . . . .	102
IV. Mechanik der Plasmaströmung . . . . .	105
V. Bewegungen durch negative Wandspannungen . . . . .	108
VI. Quellungsbewegungen . . . . .	112

## Dritter Teil.

### Physiologie der Reizwirkungen.

I. Grundprobleme der Reizwirkungen . . . . .	114
1. Reiz und Reizaufnahme . . . . .	114
2. Die plasmatischen Aktionen, speziell der Erregungsvorgang im engeren Sinne . . . . .	115
3. Die Bewegungsreaktionen . . . . .	126
II. Wirkung mechanischer Reize . . . . .	130
1. Schädigende mechanische Einwirkungen . . . . .	130
2. Wirkung von Berührungs- und Stoßreizen . . . . .	133
3. Sonderfälle starker Seismoreaktionen . . . . .	134
4. Sonderfälle starker Thigmoreaktionen . . . . .	145
5. Weitere Wirkungen mechanischer Beeinflussung . . . . .	151
III. Strahlenwirkungen . . . . .	153
1. Die Strahlenarten . . . . .	153
2. Wirkung von Korpuskular- sowie von Röntgen- und $\gamma$ -Strahlen . . . . .	154
3. Wirkungen kurzwelligen Ultravioletts . . . . .	157
4. Wirkung des sichtbaren Lichts und der angrenzenden Spektralbereiche . . . . .	159
a) Physikalische und methodische Fragen . . . . .	159
b) Allgemeines über die Aufnahme der Lichtreize . . . . .	162
c) Wirkung des Lichtes auf die Membrandehnbarkeit . . . . .	168
d) Die Lichtwachstumsreaktionen . . . . .	169

	Seite
e) Lichtbedingte Wachstums- und Turgorbewegungen . . . . .	171
f) Auslösung der Alles-oder-Nichts-Erregung durch Licht . . . . .	182
g) Sonderfragen der Phototaxis . . . . .	186
h) Lichtturgorreaktionen der Spaltöffnungen . . . . .	189
i) Dauerwirkungen des Lichtes auf Zellstreckung und -teilung . . . . .	194
k) Lichtwirkung und Tagesrhythmik . . . . .	201
l) Sonstige Lichtwirkungen, speziell Wirkungen auf das Plasma . . . . .	211
IV. Temperaturwirkungen . . . . .	216
1. Direkte Wirkungen auf die Wachstums- (speziell die Streckungs-) Geschwindigkeit . . . . .	216
2. Formative Wirkungen der Temperatur . . . . .	221
3. Nachwirkungen eines während sensibler Perioden erfolgten Temperatureinflusses . . . . .	223
4. Weitere Temperaturwirkungen . . . . .	226
V. Wirkung der Elektrizität . . . . .	227
VI. Schwerkraftwirkungen . . . . .	229
1. Die Reizaufnahme und der Orthogeotropismus . . . . .	229
2. Der tonische Einfluß der Längskraft . . . . .	234
3. Plagiogeotropismus und Diageotropismus . . . . .	237
4. Weitere Wirkungen der Schwerkraft . . . . .	241
VII. Wirkung chemischer Reize . . . . .	243
VIII. Endomone Wachstumsschwankungen und Bewegungen . . . . .	251
IX. Einige allgemeine Probleme der pflanzlichen Reiz- und Bewegungsphysiologie . . . . .	256
Sachverzeichnis . . . . .	261

## Einleitung.

Der Botanik „edelster Beruf“ ist es, „der allgemeinen Physiologie der Organismen die einfachsten und sichersten Grundzüge vorzuzeichnen und so einen wesentlichen Beitrag zum Ausbau des Fundaments dieser interessantesten und vielleicht auch wichtigsten Wissenschaft zu liefern“.

SCHLEIDEN, M. J.: Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 1849.

„Potentiell schlummert ... in den verschiedensten Spezies des Genus Protoplast die Fähigkeit zu aller besonderen Gestaltung. Mit der fortschreitenden Entwicklung und Arbeitsteilung treten dann einzelne Funktionen deutlicher hervor ... Das Studium solcher spezialisierter Prozesse ist deshalb von eminenter Bedeutung und ein sehr wichtiges Werkzeug für das Eindringen in das Getriebe des Protoplasten.“

PFEFFER, W.: Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1897.

Mit diesen Worten SCHLEIDENS, des erfolgreichen Verfechters induktiver Forschung in der Botanik, und PFEFFERS, des nicht minder erfolgreichen Meisters in der Handhabung dieser Methode, sei die Absicht meiner Arbeit gekennzeichnet. So soll denn das Schwergewicht dieses Buches nicht in der Zusammenstellung von Tatsachen liegen, sondern in dem Versuch zur Verarbeitung der Tatsachen, um zu zeigen, welcher Anteil dem Studium pflanzlicher Wachstums- und Bewegungsvorgänge an der Lösung der Grundprobleme jeder physiologischen Forschung zukommt.

Aus der Orientierung an diesem Ziel ergibt sich zwangsläufig die Art der Darstellung; die Gliederung des Stoffes kann geradezu ein Maßstab dafür sein, wie weit die Physiologie auf dem Wege zur Erreichung ihrer Hauptziele schon vorgedrungen, oder doch nach der Ansicht des Verfassers vorgedrungen ist. Mit der zunehmenden Herausarbeitung allgemeiner Gesichtspunkte tritt die ursprüngliche Mannigfaltigkeit der Erscheinungen immer mehr zurück; die allgemeinen, sich schon der Gesamtphysiologie mehr oder weniger gut einordnenden Gesetze dürfen immer stärker betont werden. So ergibt sich eine Gliederung des Stoffes, die manchen Leser, der die älteren Lehrbücher der Pflanzenphysiologie kennt, zunächst befremden wird, die aber ebenso notwendig ist, wie der jedem Forscher geläufige Verzicht auf eine gesonderte Darstellung etwa der Physiologie der Algen, Pilze und Blütenpflanzen.

Mit den Ursachen der Formbildung und Formänderung beschäftigen sich nicht nur die Wachstums- und Bewegungsphysiologie, sondern auch die Genetik und Entwicklungsphysiologie. Eine scharfe Trennung zwischen diesen Disziplinen können wir weder praktisch noch theoretisch vornehmen. Wenn auch der Gegenstand genetischer Untersuchung die Übertragung der Erbanlagen von den Elternpflanzen zu den Nachkommen ist, so erkennt doch der Forscher die Erbanlagen ursprünglich nur aus deren Einfluß auf die organischen Prozesse, speziell auf die Entwicklungsprozesse und wird schon so fast zwangsläufig dazu geführt, sich nicht nur mit der Physiologie der Genübertragung, Genentstehung und Genänderung zu beschäftigen, sondern auch mit der Physiologie der *Genwirkung* in der Ontogenese.

Die Entwicklungsphysiologie selber betrachtet ebenso wie die anderen Teilgebiete der Physiologie, also ebenso wie etwa die Wachstums- und



Bewegungsphysiologie (aber auch die Stoffwechselphysiologie) die genetische Konstitution als gegeben und fragt, wie sich aus dem Zusammenwirken dieser Konstitution mit ihrer Umgebung der tatsächliche Ablauf der Vorgänge innerhalb der Pflanze erklärt. Dabei legt die Entwicklungsphysiologie spezielles Gewicht auf die Analyse der *Differenzierungs*-Prozesse. Es ist sehr wohl berechtigt, die sich mit den mehr elementaren Prozessen der Formänderung befassende Wachstums- und Bewegungsphysiologie gesondert darzustellen. Auch in der Praxis der Forschung selber hat sich diese Trennung durchaus bewährt, und zwar nicht zuletzt darum, weil Wachstumsänderungen der Pflanze hervorragend geeignet sind, uns einen Einblick in die Physiologie der Einwirkung äußerer Faktoren zu vermitteln. So ist auch die enge Verknüpfung von Wachstums- und Bewegungsphysiologie durchaus berechtigt, obwohl nur einige der pflanzlichen Bewegungen auf Wachstumsbeeinflussungen durch Umweltfaktoren beruhen.

Die Voranstellung eines Abschnittes über den Aktivitätswechsel erschien mir unentbehrlich, obwohl er auch eine Physiologie der Differenzierungsprozesse oder des Stoffwechsels einleiten könnte.

## Erster Teil.

# Allgemeine Physiologie des Aktivitätswechsels und des Wachstums.

## I. Ruhe und Aktivität.

### 1. Energetische Grundfragen.

**Physiologische Aktivität.** Das lebende Geschehen zeichnet sich vor dem anorganischen durch die als *Aktivität* bezeichnete Eigentümlichkeit aus, also dadurch, daß die *Art* der Leistungen in den „Potenzen“ des Organismus weitgehend festgelegt ist und die Wechselwirkung mit der Umwelt zwar unerläßlich ist, um den Organismus am Leben zu erhalten und seine Funktionen zu ermöglichen; aber das Ergebnis dieser Wechselwirkung, eben die organischen Funktionen, keine so einfache qualitative und quantitative Abhängigkeit von der Art der Umwelteinflüsse zeigt, wie wir das im Anorganischen gewohnt sind. Ein Organismus kann z. B. je nach der Spezies oder auch schon je nach seinem inneren Zustand auf die Einwirkung von Licht ganz verschiedenartig reagieren; und er kann umgekehrt auf zwei verschiedenartige äußere Einflüsse mit den gleichen oder fast gleichen Reaktionen antworten. Wir pflegen daher, obwohl wir wissen, daß die Leistungen des Organismus erst durch die Wechselwirkung mit der Umgebung möglich werden, die Umweltfaktoren nur als notwendige Bedingungen der organischen Funktionen, oder auch als ihre Auslöser, d. h. als Auslöser der im Organismus liegenden Potenzen zu bezeichnen. Diese Potenzen erscheinen uns als das eigentlich aktive, qualitativ determinierende Element des organischen Geschehens. Und wir dürfen das Geschehen auch in dieser Weise charakterisieren, wenn wir das Eigentümliche der organischen Leistungen anschaulich darstellen wollen. Jedoch dürfen wir uns dadurch nicht zu dem Irrtum verleiten lassen, diese Aktivität stehe im naturgesetzlich prinzipiellen Gegensatz zum passiven, zwangsläufigen Geschehen in der übrigen Natur. Die sog. physiologische

Aktivität ist vielmehr lediglich eine, wenn auch recht auffällige, Sonderform physischer Zwangsläufigkeit. Der Biologe darf unter der physiologischen Aktivität nicht eine Überwindung der naturgesetzlichen Zwangsläufigkeit durch den Organismus verstehen. Der kausalen Zwangsläufigkeit ist der Organismus vielmehr so notwendig unterworfen, daß wir ihn ohne sie physiologisch gar nicht analysieren können. Das ganze Bestreben der Physiologie geht darauf aus, die physiologischen Prozesse aus der kausalen Wechselwirkung zwischen den Teilen des Organismus untereinander und mit der Umgebung zu erklären. Zwar wird das auch gegenwärtig noch oft mit der Behauptung abgelehnt, die physiologischen Leistungen seien mehr als das Resultat des Zusammenwirkens der physischen Teile innerhalb und außerhalb des Organismus; wir könnten — so sagen die Anhänger dieser skeptischen Auffassung — die organischen Leistungen (worunter hier nur die physischen, nicht auch die psychischen verstanden werden) nicht aus den Eigenschaften der zusammenwirkenden Teile begreifen, jene Leistungen seien noch mehr. Bei einer solchen Argumentation wird aber das Wesen der naturwissenschaftlichen Forschung verkannt; denn der Naturforscher ermittelt, indem er „induktiv“ schließt, aus den einzelnen Beobachtungen Gesetze, die er dann allerdings auf allgemeinere Gesetze zurückführen oder — in anderer Sprache — aus den „Kräften“, den „Eigenschaften“ der mitwirkenden Naturfaktoren erklären will. Die Kräfte oder Eigenschaften ihrerseits aber erkennt der Forscher auf keinem anderen Wege als dem der Induktion, also eben daraus, *wie*, mit welchem *Resultat*, die Teile zusammenwirken. Man kann es geradezu als das Wesen der Naturforschung bezeichnen, die Elemente der Natur in immer neuen Kombinationen und Konstellationen zu untersuchen, um neuartige Effekte zu beobachten, Effekte, die sich aus den bis dahin bekannten Eigenschaften der Teile nicht erklären lassen und die hierdurch und nur hierdurch Ansatzpunkte zur Ermittlung weiterer Eigenschaften oder Kräfte der beteiligten Elemente liefern. Die Unklärbarkeit der gefundenen Gesetze aus den Eigenschaften der Teile kann also nie ein *Resultat* der Forschung sein, da der Forscher geradezu umgekehrt nur Gesetze zu finden bestrebt ist, die sich aus den *bisher* bekannten Eigenschaften der Teile nicht erklären lassen; denn *nur* solche Gesetze ermöglichen es ihm, unter der *Voraussetzung* der Abwegigkeit jenes Skeptizismus, neue Schlüsse über die Eigenschaften der Natur-elemente zu ziehen. Die Berechtigung dieser Voraussetzung aber, d. h. schlechthin die Berechtigung zur Naturforschung zu erweisen, kann hier nicht unsere Aufgabe sein, sondern nur die einer „Kritik der Vernunft“.

**1. Hauptsatz.** Daß die sog. Aktivität der Organismen keine Befreiung von der physischen Zwangsläufigkeit bedeutet, wird durch den Hinweis auf die Gültigkeit der ersten beiden Hauptsätze der Thermodynamik beim organischen Geschehen zwar nicht exakter aber doch leichter verständlich gezeigt als durch abstrakte Überlegungen. In Übereinstimmung mit dem ersten Hauptsatz, dem Prinzip der Erhaltung der Energie, schafft der Organismus keine neue Energie; er kann nur, wie wir sowohl aus theoretischen Erwägungen als auch durch die experimentelle Forschung wissen, die ihm zur Verfügung stehende Energie in andere Energieformen umwandeln.

Daran zweifelt schon seit den Versuchen von RODEWALD an Äpfeln, von RUBNER an Hefe (2) und an Hunden (1), sowie von ATWATER und RONA am Menschen kein Physiologe mehr. Nur um die Gültigkeit dieses Prinzips mit einigen Zahlen zu *veranschaulichen*, sei hier ein neuerer

Versuch von ALGERA wiedergegeben. *Aspergillus niger* wurde in einer Nährlösung gezogen, die außer den notwendigen Salzen 15% Glukose enthielt. 6 Tage nach der Impfung ergab die Untersuchung:

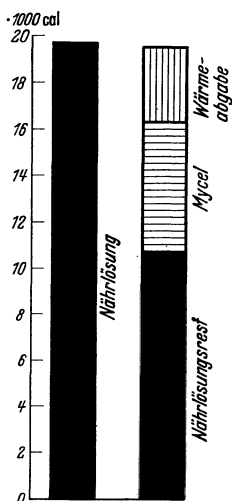


Abb. 1. Bei der Entwicklung eines Mycels von *Aspergillus niger* in einer Nährlösung läßt sich alle der Nährlösung entzogene Energie entweder als in das Mycel eingegangene (durch Ermittlung der Verbrennungswärme bestimmbar) oder als an die Umgebung abgegebene (ebenfalls im Kalorimeter meßbare) wieder nachweisen. Es bleibt nur eine kleine, innerhalb der Fehlergrenze der Methodik liegende Differenz. Gültigkeit des Prinzips der Energieerhaltung.

Nach Versuchen ALGERAS.

Verbrennungswärme des Mycels ( $M$ ) . . . . .	5606 cal
während des Versuchs entwickelte Wärme ( $W$ ) . . . . .	3299 „
Verbrennungswärme der restlichen Nährlösung ( $q$ ) . . . . .	10750 „
Summe ( $S$ )	19655 cal

Verbrennungswärme der ursprünglichen Nährlösung ( $Q$ ) 19560 cal.

Der Unterschied zwischen  $Q$  und  $S$  (95 cal bzw. 5% des gesamten Energieumsatzes) liegt innerhalb der Fehlergrenzen. Die Abnahme der Verbrennungswärme der Nährlösung ( $Q - q$ ) stimmt also, dem 1. Hauptsatz entsprechend, praktisch mit  $M + W$  überein (Abb. 1).

**2. Hauptsatz.** Im Gegensatz zur allgemeinen Anerkennung der unbedingten Anwendbarkeit des 1. Hauptsatzes auf die Lebensprozesse wird auch heute noch gelegentlich behauptet, die Aktivität des Organischen bestehe in seinem Vermögen, sich dem Zwang des 2. Hauptsatzes zu entziehen, indem der Organismus Vorgänge ermögliche, die von wahrscheinlichen, weniger geordneten zu unwahrscheinlicheren, mehr geordneten Zuständen führen; während ja der 2. Hauptsatz den zwangsläufigen Übergang zur energetischen Unordnung, die zwangsläufige *Energieentwertung*, die allmähliche Zerstörung aller *arbeitsfähigen* Energiepotentiale behauptet, also, über den 1. Hauptsatz hinausgehend, nicht mehr jeden unter Wahrung des Prinzips der Energieerhaltung denkbaren Prozeß zuläßt, sondern nur solche, die den Betrag nicht *arbeitsfähiger* Energie erhöhen oder — in einer anderen Sprache — das thermodynamische Potential verringern (STERN).

In der Tat findet ja (scheinbar in schroffem Gegensatz zur Forderung des 2. Hauptsatzes) im Organismus eine fortgesetzte *Schaffung* physikalischer und chemischer *Ungleichgewichte*, also eine fortgesetzte Schaffung *arbeitsfähiger* Energiepotentiale statt. Wir beobachten die Bildung hoher Konzentrationsgefälle der verschiedensten Stoffe, die Schaffung elektrischer Spannungen, osmotischer Gefälle, chemischer Potentiale und anderer physikalisch-chemischer Ungleichgewichte. Jedoch wissen wir durch die physiologische Forschung, daß die Schaffung und Erhaltung jener Ungleichgewichte nur durch Prozesse möglich wird, die ihrerseits in der Zerstörung *arbeitsfähiger* Energiepotentiale, nämlich in ihrer Transformation zu diffuser Wärme bestehen. Ein wesentlicher Zug des Organischen liegt gerade darin, daß die Bedingungen zu Prozessen gegeben sind, die zwar selber eine *Energieentwertung* darstellen, aber gleichzeitig andere Prozesse energetisch ermöglichen, die einen Gewinn *arbeitsfähiger* Energie bedeuten. Im Organismus werden, mit anderen Worten, die die Ordnung bzw. das thermodynamische Potential erhöhenden Prozesse nur durch andere möglich, die um so mehr Unordnung schaffen. Das ist mit dem 2. Hauptsatz durchaus vereinbar; dieser Satz fordert ja nur, daß der Gewinn an *arbeitsfähiger* Energie kleiner ist, als der gleichzeitige Verlust *arbeitsfähiger* Energie bei anderen,

mit jenen irgendwie in Wechselwirkung stehenden Prozessen. Das heißt, im gesamten genommen, unter Berücksichtigung aller mit einem physiologischen Prozeß in Wechselwirkung stehenden Vorgänge, muß das Geschehen eine Energieentwertung darstellen. Und dieses dem 2. Hauptsatz gerecht werdende Verhältnis zwischen Verlust und Gewinn an arbeitsfähiger Energie ist tatsächlich überall im Organismus auffindbar.

Wir wissen beispielsweise, daß die namentlich für den pflanzlichen Stoffwechsel charakteristischen Synthesen, die zu einer erheblichen Erhöhung energetischer Potentiale, etwa in der Form der in Kohlehydraten gespeicherten chemischen Energie führen, nur auf Kosten arbeitsfähiger Energie in der Umgebung möglich werden; und zwar nimmt die arbeitsfähige Energie der Umgebung, die im genannten Fall in der Energie des Sonnenlichts gegeben sein *kann*, mehr ab, als die Pflanze gleichzeitig an arbeitsfähiger Energie gewinnt. Der thermodynamische Nutzeffekt, also das Verhältnis von Gewinn zu Verlust *arbeitsfähiger* Energie bleibt demnach kleiner als 1 (nach den experimentellen Unterlagen im genannten Beispiel kleiner als 0,6). Ähnliches gilt für die anderen synthetischen Prozesse im Organismus, etwa für die bekannte Chemosynthese der Bakterien, wobei der thermodynamische Nutzeffekt erheblich unter 1, durchweg unter 0,3 liegt. Wir wissen ferner, daß auch die Herstellung eines Konzentrationsgefälles im Organismus (sofern dieses Konzentrationsgefälle wirklich ein energetisches Gefälle darstellt) nur durch eine entsprechende Zunahme der „Unordnung“ in der übrigen Natur möglich wird, nämlich durch die Entwertung chemischer Energie. Bei tierischen und pflanzlichen Drüsentätigkeiten, sowie beispielsweise auch bei der Aufnahme von Stoffen in die Pflanzenzelle entgegen dem energetischen Gefälle, ist dieser Zusammenhang bekannt; und zwar ist in den daraufhin untersuchten Fällen der Gewinn an arbeitsfähiger Konzentrationsenergie (osmotischer Energie) wieder kleiner als der Verlust an arbeitsfähiger chemischer Energie durch Oxydation von Kohlehydraten. Der thermodynamische Nutzeffekt beträgt bei der Leistung von Konzentrationsarbeit sogar oft nur etwa 1% (so bei der Tätigkeit der Säugerniere). Der größte Teil der vom Organismus verbrauchten Energiepotentiale tritt also nicht wieder in neuen arbeitsfähigen Potentialen in Erscheinung, sondern wird als nicht mehr verwertbare Wärme abgegeben.

Niemals ereignet sich der, bei alleiniger Beachtung des 1. Hauptsatzes noch denkbare Fall, daß ohne Energieentwertung in der übrigen Natur die entwertete, aber natürlich nicht verminderte Energie ausgeglichener Konzentrationsunterschiede, vernichteter elektrischer Potentiale, stattgefundenen chemischer Reaktionen erneut zu Konzentrationsgefällen, elektrischen oder chemischen Potentialen wird [OPPENHEIMER (2); BOR-SOOK].

**Physiologischer Potentialausgleich.** Das ganze Geheimnis der physiologischen Leistungen muß demgemäß darin bestehen, daß der Organismus dem Ausgleich des Potentialgefälles, in das er sich gleichsam einschaltet, einen bestimmt gearteten Weg aufzwingt. Durch die besondere Konstellation im Organismus wird bedingt, daß das Energiegefälle von den aufgenommenen bzw. — bei der autotrophen Pflanze — unter Verwertung chemischer oder strahlender Energie geschaffenen energiereichen organischen Stoffen bis zu den aus dem Lebensgetriebe abgesonderten Abfallstoffen und der abgegebenen Wärme nicht den je nach der Temperatur langsameren oder schnelleren, immer aber relativ einfachen Ausgleich erleidet wie unter anorganischen Bedingungen, sondern einerseits aus dem Hauptenergiegefälle

viele sekundäre geschaffen werden, und andererseits die Geschwindigkeit des Ausgleichs dieser sekundären Energiegefälle harmonisch aufeinander abgestimmt bleibt.

Jede physiologische Leistung beruht auf dem geordneten Ausgleich der im Organismus geschaffenen Energiegefälle bzw. der Energiegefälle, in die sich der Organismus eingeschaltet hat; und so beruht das Studium der physiologischen Leistungen notwendig darin, einerseits festzustellen, welche energetischen Gefälle ausgenutzt werden und wie sie für die betreffenden Leistungen ausgenutzt werden, andererseits aber den Umstand zu ermitteln, der jenen Ausgleich durch Verminderung des Reaktionswiderstandes, also *katalytisch* verursacht hat.

Das darf nun nicht so verstanden werden, also könne jede einzelne physiologische Funktion auf *ein* bestimmtes Potentialgefälle im Organismus zurückgeführt werden. Im allgemeinen müssen wir infolge der zwischen allen Teilen bestehenden Wechselwirkung sowie auch wegen der Koppelung zwischen freiwilligen und erzwungenen Prozessen mit komplizierten Beziehungen rechnen. Diese Kompliziertheit bringt es mit sich, daß die Verzögerung oder Beschleunigung eines der Teilprozesse (d. h. die Verlangsamung oder Beschleunigung des Ausgleichs eines der Teilpotentiale) nicht nur einen *direkten* Einfluß auf einen bestimmten Prozeß ausübt, sondern auch einen indirekten, indem jetzt andere Prozesse relativ stärker oder schwächer in den Vordergrund treten. Bei dieser komplizierten Art der Entstehung eines physiologischen Vorgangs kann man ihn nicht mehr als den Ausgleich eines Potentials im physikalisch-chemischen Sinne bezeichnen, man erweitert diese Bezeichnung, indem man von der *Entfaltung einer Potenz* spricht.

So wie im Anorganischen bezeichnet man auch im Organischen die Beschleunigung eines Vorgangs durch Verringerung des Widerstandes gegen den Potentialausgleich als eine Katalyse oder aber man spricht, wenn es sich nicht um eine einfache biochemische Reaktion, sondern um jenen Komplex von Potentialen handelt, von einem *Reiz*, der die Potenz zur Entfaltung bringt.

Aus diesen kurzen Betrachtungen ergibt sich der leitende Gesichtspunkt unserer Darstellung. Die energetischen Potentiale und die auf einer besonderen Koordination der physikalisch-chemischen Komponenten beruhenden physiologischen Potenzen betrachten wir als gegeben, untersuchen aber die Wachstums- und Bewegungsprozesse, zu denen sie führen, sowie die inneren und äußeren Reize, die die Prozesse aus jenen Potenzen entstehen lassen.

## 2. Die zellphysiologischen Grundlagen wechselnder Aktionsbereitschaft.

**Allgemeines.** Im individuellen Leben des Organismus wechseln Zeiten der Aktivität, oder doch der unmittelbaren Aktionsbereitschaft mit Zeiten mehr oder weniger tiefer Ruhe, fehlender Aktionsbereitschaft. Diese Ruheperioden bestehen nicht notwendig nur in dem Fehlen bzw. der Verminderung von Arbeitsleistungen, also von Formänderungen und Stoffwechselprozessen, sondern vor allem darin, daß die Zellen auf äußere Einwirkungen, auf Reize aller Art nicht unmittelbar mit Arbeitsleistungen reagieren oder — wenn die Ruhe weniger tief ist — träger reagieren als in Perioden höchster Aktionsbereitschaft.

Die Ruhe besteht demgemäß in der mangelnden *Bereitschaft* zu Arbeitsleistungen, d. h. zum Ausgleich der energetischen Potentiale, von denen wir im vorhergehenden Abschnitt sprachen; sie ist also mit dem Vorhandensein hoher Reaktionswiderstände verknüpft. Wir dürfen auch, wenn wir wieder an die komplexe Natur der organischen Prozesse denken, vorsichtiger von einer fehlenden Bereitschaft zur Entfaltung der Potenzen sprechen. Die Ruhe kann, wie z. B. im Samen, vollständig oder fast vollständig sein; viel häufiger erstreckt sie sich nur auf einige der Potenzen des Organismus, so in einer ausgewachsenen Zelle etwa nur auf die Teilungs- und Differenzierungspotenzen, während der Stoffwechsel nicht gehemmt ist. Überhaupt beruht ja die gesamte Arbeitsteilung im Organismus darauf, daß in den einzelnen Geweben ganz bestimmte Potenzen allein zur Entfaltung kommen, die anderen aber, wie die Möglichkeit ihrer erneuten Manifestierung etwa bei Restitutionsleistungen zeigt, nicht verlorengegangen sind; die erwachsene Zelle bleibt totipotent, sie hat noch alle Erbfaktoren und ist demnach auch imstande, alle diesen Erbfaktoren und ihrer Wechselwirkung entsprechenden Reaktionsmöglichkeiten auszubilden. So gesehen ist also die Aktivität einer Zelle immer höchstens partiell.

Bei den höheren Pflanzen finden wir die tiefste, sich auf *alle* Leistungsmöglichkeiten erstreckende Ruhe, nachdem sie ein bestimmtes Stadium der embryonalen Entwicklung erreicht haben, nämlich in den reifen Samen. Ein ähnliches latentes Leben wie diese zeigen z. B. auch die Sporen vieler niederer Pflanzen von den Bakterien bis zu den Farnen. Im Tierreich sind ganz entsprechende Fälle der „Anabiose“ ebenfalls bekannt; so bei den Räder- und Bärtierchen, die zu winzigen Körnern eintrocknen, nach Monaten oder Jahren bei Wasserzufuhr aber wieder aufquellen und damit zum Leben erweckt werden können.

Weiter finden wir Organe, wie z. B. die Achselknospen mancher Pflanzen, die dauernd in Ruhe verharren, bis sie infolge einer Beschädigung anderer Teile der Pflanze zu Restitutionsleistungen herangezogen werden. — Bei den mehrjährigen Pflanzen unserer Breiten ist der jahresperiodische Wechsel von Ruhe und Aktivität eine geläufige Erscheinung.

**Kriterien der Aktionsbereitschaft.** Am deutlichsten wird dieses Wechseln von Perioden verschieden intensiver Aktivität, wenn es mit einem Intensitätswechsel leicht beobachtbarer bzw. leicht meßbarer physiologischer Prozesse verbunden ist. Ein besonders gutes, und in vielen Fällen anwendbares Kriterium ist die *Intensität der Atmung*. In den Zuständen latenten Lebens fehlt die Atmung ganz oder fast ganz, so daß die Pflanze dann auch nicht auf Sauerstoff angewiesen ist. Ruhende Samen und Sporen können tage- oder wochenlang und noch länger bei völligem Sauerstoffabschluß verwahrt werden, ohne ihre Lebensfähigkeit zu verlieren. Auch sonstige Stoffwechselprozesse werden in den Zuständen latenten Lebens nicht in nennenswertem Maße durchgeführt, können jedenfalls längere Zeit hindurch fehlen, wie sich z. B. deutlich daraus ergibt, daß Samen und Sporen, ähnlich wie auch die ausgetrockneten Räder- und Bärtierchen (Kochs) tagelang bei Temperaturen in unmittelbarer Nähe des absoluten Nullpunktes gehalten werden können, und auch dann nicht ihre Lebensfähigkeit verlieren (LIPMAN). — Weniger tief ist die Ruhe in manchen Pollenkörnern, die im trockenen Zustand oft noch, wenn auch nur sehr schwach, atmen und gären (anaerob atmen), so z. B. die von *Camellia japonica*; andere Pollenkörner, etwa die von *Thea sinensis*, atmen im trockenen Zustand überhaupt nicht (OKONUKI). Solche Unterschiede sind also Ausdruck verschieden tiefer Ruhe.

In anderen Fällen können wir den Wechsel der Aktivität an Unterschieden der Wachstums- und Zellteilungsgeschwindigkeit erkennen. — Handelt es sich um nicht mehr wachsende Zellen, so läßt sich die Höhe der Aktionsbereitschaft beispielsweise durch Anwendung mechanischer oder elektrischer Reize ermitteln; wir finden je nach der Tiefe der Ruhe eine verschieden starke Reaktion (Bewegung, elektrische Potentialänderung usw.). Mit diesem Verfahren zur Prüfung der Aktivität ist ein anderes eng verwandt, das auf der Feststellung der Widerstandsfähigkeit, der *Resistenz* gegen schädigende äußere Eingriffe beruht. Wir dürfen dabei von der Regel ausgehen, daß eine Zelle um so resistenter ist, je mehr sie sich, sonst gleiche Bedingungen vorausgesetzt, im Zustand der Ruhe befindet. Die Resistenzerhöhung ist ebenso sehr Ausdruck abgeschwächten Reagierens auf äußere Einflüsse wie die herabgesetzte Reizbarkeit.

In erster Linie kann hier die schon erwähnte hohe Widerstandsfähigkeit gegen niedrige, aber auch die gegen hohe Temperatur genannt werden, Samen und Sporen können im trockenen Zustand mehrere Stunden über 100° erhitzt werden ohne zu sterben. Ebenso sind andere Pflanzenteile während der Winterruhe gegen Kälte erheblich resistenter als im Sommer; und die Tiefe der Ruhe zeigt dabei eine enge Verknüpfung mit der Größe der Widerstandsfähigkeit gegen Kälte (KESSLER). Auch dafür lassen sich wieder ähnliche Parallelfälle aus dem Tierreich nennen. Insektenspinnen pflegen gegen Kälte viel resistenter zu sein als die Larven und die Imagines, und die Eier sind noch resistenter als die Puppen.

So wie gegen Hitze und Kälte sind ruhende Organe, ganz besonders wieder die Samen, auch gegen Strahlungen, etwa gegen Röntgenstrahlen (ATABEKOWA) und Gifte widerstandsfähiger.

**Rolle des Wassergehalts.** Die sowohl in der Trägheit aller biochemischen und sonstigen physiologischen Reaktionen als auch in der schwachen Reaktion auf äußere Eingriffe zum Ausdruck kommende Ruhe erklärt sich, wie wir sagten, aus dem Vorhandensein hoher Reaktionswiderstände, die sich die ruhende Zelle eben leisten kann, weil sie nicht darauf angewiesen ist, schnell zu reagieren. Dabei ist das einfachste Mittel der Pflanzenzelle zur Erhöhung der Reaktionsträgheit der Wasserentzug, genauer: der Entzug des für die biochemischen Reaktionen wichtigen „freien“, intermizellaren, also nicht durch elektrische Kräfte fest an die Kolloidteilchen gebundenen Wassers. In vielen Fällen läßt sich eine überaus enge Beziehung zwischen dem Wassergehalt des Gewebes, der Lebensfähigkeit und der Resistenz ermitteln. Bei reifenden Samen entspricht dem fortgesetzten Wasserverlust eine abnehmende Atmungsintensität.

Bei keimenden Samen steigt die Atmung wieder mit zunehmendem Wassergehalt (KOLKWITZ, siehe Tabelle).

Auch sonst zeigen Pflanzen, etwa im Verlauf natürlicher Ruheperioden oder experimentell, so nach der Übertragung in trockene Luft oder in Lösungen, die den Zellen osmotisch Wasser entzogen, gleichzeitig eine Verminderung der Atmungsintensität und anderer Stoffwechselprozesse sowie eine Erhöhung der Resistenz (SAPPER, (Abb. 2) (WALTER).

Die Bedeutung des Wassergehalts für die physiologische Labilität, also für die Niedrigkeit der Reaktionswiderstände ist durchaus verständlich; vom Wassergehalt hängt unmittelbar vor allem der osmotische Druck

Keimende Gerste, abgeschiedenes CO <sub>2</sub> je Kilogramm in 24 Stunden.	
Wassergehalt %	CO <sub>2</sub> -Abgabe mg
10—12	0,3—0,4
14—15	1,3—1,5
33	2000

der in den Vakuolen und im Plasma befindlichen Flüssigkeiten, sowie der Quellungsgrad der Plasmakolloide ab. Schon die Erhöhung des osmotischen Drucks kann (auch *in vitro*) eine Verzögerung fermentativer Reaktionen nach sich ziehen. Man darf solche im Organismus sicher verbreiteten Wirkungen etwa durch die Annahme erklären, daß die osmotisch wirksame Lösung vom Ferment oder dem von ihm angreifbaren Stoff durch semipermeable Membranen getrennt ist, und so das für die Geschwindigkeit der chemischen Reaktion wichtige Wasser entzogen werden kann.

Der Quellungsgrad des Protoplasmas wird sowohl direkt von außen her als auch durch Verschiedenheiten der Konzentration des Zellsaftes beeinflußt; entsprechen osmotischer Druck des Zellsaftes und Quellungsgrad des Plasmas nicht gleichen relativen Dampfspannungen, so muß es natürlich zur Wasserverschiebung kommen, bis das Gleichgewicht hergestellt ist. Dieser, somit bereits vom Wasserzustand in der Vakuole abhängige Quellungsgrad bestimmt die Intensität der Stoffwechselprozesse, etwa die Intensität der Atmung, oft schon insofern, als für diese Prozesse die Größe der inneren Oberflächen wichtig ist. Ferner beeinflußt der Quellungsgrad das Diffusionsvermögen, und damit sowohl die Geschwindigkeit des Ausgleichs von Konzentrationsgefällen als auch sekundär die Geschwindigkeit chemischer Reaktionen, da im Organismus oft (im Gegensatz zum Verhalten der reagierenden Stoffe in wäßrigen Lösungen) die Zuleitung der reagierenden Stoffe und die Fortleitung der Reaktionsprodukte zum begrenzenden Faktor der Reaktionsgeschwindigkeit werden kann. Vom Quellungsgrad hängt aber auch noch die Stabilität der Kolloide ab. Ein an intermizellarem Wasser reiches Kolloid koaguliert oder denaturiert unter dem Einfluß hoher Temperatur und unter der Einwirkung von Strahlen schneller als ein wasserarmes; nichtgelöstes Eiweiß ist resistenter als gelöstes. Auf eine kolloidchemische Umwandlung aber kommt es bei der Schädigung durch hohe Temperaturen und durch Strahlen, etwa durch Röntgenstrahlen, wesentlich an. Hitze- und Strahlenschädigungen gehen mit protoplasmatischen Ausflockungen parallel, die zunächst ultramikroskopisch als Trübungen, bei stärkerer Schädigung auch mikroskopisch wahrnehmbar sind. So verstehen wir beispielsweise die Verminderung der Strahlenempfindlichkeit durch Wasserentzug (ERDMANN, siehe Tabelle).

Auch für die Kälteresistenz ist der Wasserzustand im Plasma wichtig. Man nahm zur Erklärung der unterschiedlichen Kälteresistenz oft eine Bedeutung von Änderungen der Wasserstoffionenkonzentration an. Entscheidender ist jedenfalls die Überführung des Plasmas in einen Zustand stärkerer Hydratation, wobei es auf Kosten des freien Wassers gelartiger wird. Ein Hinweis auf solche Veränderungen kann darin gesehen werden, daß sich die Plastiden innerhalb des Protoplasten beim Zentrifugieren nichtkälteresistenter Pflanzen in den Zellen leichter umlagern lassen als bei kälte-

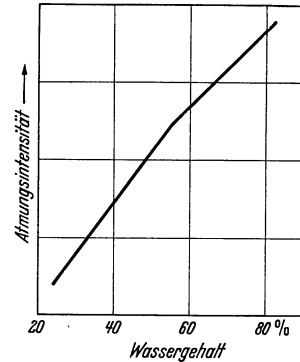


Abb. 2. Zunehmende Atmung bei zunehmendem Wassergehalt. Objekt: *Hypnum triquetrum*. Nach Zahlen von MAYER und PLANTEFOL.

*Saccharomyces*, Empfindlichkeit gegen Röntgenstrahlen.

Behandlung mit	Relative Empfindlichkeit
Leitungswasser .	100
0,5% NaCl . . .	73
6% Harnstoff . .	70



resistenten Exemplaren. Die darin zum Ausdruck kommende Viskositäts-erhöhung der kälteresistenten Pflanzen beruht wohl in einer auf Kosten des freien Wassers eingetretenen verstärkten Hydratation, die es wiederum bedingt, daß den Kolloiden das Wasser nicht mehr so leicht entzogen werden kann (KESSLER und RUHLAND). Daß das für die Kälteresistenz wichtig ist, wird vor allem durch die Untersuchungen ILJINS über die Ursachen der Kälteresistenz verständlich: Beim Gefrieren wird dem Plasma Wasser entzogen; beim *schnellen* Auftauen nehmen die einzelnen Teile dann verschieden rasch wieder Wasser auf, dadurch kommt es zu Strukturzerstörungen.

Der Übergang des Plasmas in einen mehr gelartigen Zustand, der Entzug des freien Wassers bedingt andererseits wohl die Winterruhe, da ein solcher Plasmazustand bzw. die Verminderung des Gehalts an freiem Wasser biochemische Reaktionen erschwert. So wird die Parallelität von Ruhe und Resistenz verständlich.

Auch das Kambium scheint seiner mit den Jahreszeiten wechselnden Aktivität entsprechend solche Änderungen des Plasmazustandes durchzu-

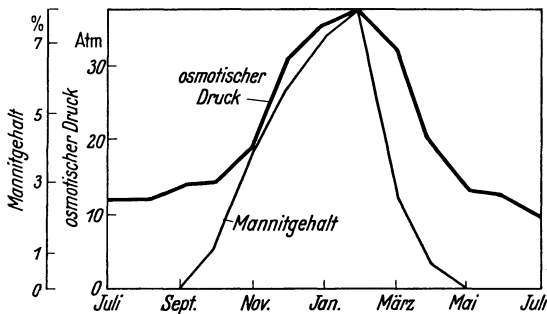


Abb. 3. Jahreszeitliche Schwankungen des osmotischen Druckes und des Mannitgehaltes in Laubblättern von *Gardenia jasminoides* (Mannitgehalt in Prozent des Blatttrockengewichts). Nach ASAI.

machen; es geht im Frühjahr aus dem Gelzustand in den Solzustand über (PRIESTLEY).

Häufig erklärt sich der während der Frosthärtung, also während der Anpassung an niedrige Temperaturen eintretende Verlust freien Wassers im Plasma aus einem erhöhten osmotischen Druck des Zellsaftes, so daß sich oft eine Parallelität zwischen osmotischem Druck und Kälteresistenz ergibt (ASAI; SCARTH und LEVITT) (Abb. 3, vgl. auch S. 23).

Die Beziehung zwischen Wassergehalt und Resistenz wird auch durch Versuche an Samen und Sporen verschiedenen Wassergehalts deutlich. So ist schon der Unterschied auffällig, der zwischen Sporen, die in Luft und solchen, die in Alkohol aufbewahrt wurden, besteht. Sporen von Bakterien und Pilzen (HOFFMANN; PASTEUR), sowie Samen höherer Pflanzen (NOBBE) werden durch den Aufenthalt in absolutem Alkohol nicht geschädigt, sondern halten sich darin weit besser als in verdünntem Alkohol und sogar besser als in Luft. Beispielsweise wurden Rotklee Samen 21 Monate in absolutem Alkohol aufbewahrt, ohne daß eine Schädigung der Keimkraft deutlich wurde. Am eindrucksvollsten sind Beobachtungen an Pilzsporen: Bei der Aufbewahrung in absolutem Alkohol bleiben die Sporen von *Phycomyces* länger als 2 Jahre keimfähig; in Luft aber, selbst wenn diese relativ trocken ist, nur etwa 3 Monate (KURZWELLY). Pollenkörner von *Thea sinensis* und *Camellia japonica* behalten ihre Lebensfähigkeit im Exsikkator 6 Monate, außerhalb des Exsikkators nur 2 Monate (OKONUKI).

So kann der Wassergehalt in recht verschiedenartiger Weise den Aktivitätszustand der Zelle beeinflussen; schließlich aber wird es auf dem einen oder anderen Weg immer zur Hemmung oder Beschleunigung von Enzymreaktionen kommen; denn davon hängt ja die Intensität der Stoffwechselprozesse, und damit die Lebhaftigkeit aller physiologischen Arbeit ab. Wie stark das Ausmaß der Enzymaktivierung beim Aufheben der Ruheperiode ist, möge ein Beispiel zeigen, nämlich die Untersuchung der vorhandenen Menge tätiger Amylase in Knospen verschiedenen Entwicklungszustandes (und demgemäß auch verschiedenen Wassergehalts) von

*Quercus pedunculata* (Abb. 4). Die Kurven lassen den Zusammenhang zwischen Wassergehalt, Enzymaktivierung, Atmung und Entwicklung gut erkennen.

**Fermentinaktivierungen.** Keineswegs aber ist eine Ruheperiode, also ein durch geringe Labilität ausgezeichneten Zustand immer nur durch eine Verminderung des Wassergehalts bedingt. Selbst die auch während der Winterruhe wasserreichen Gewebe, etwa die der Kartoffelknolle zeigen nach dem Zerreiben nicht wie außerhalb der Winterruhe einen ungehemmten Freilauf des Fermentapparates (WARTENBERG und HEY). Auch Samen geben ihren Ruhezustand nicht schon allein durch Wasserzufuhr auf; sie können z. B. bei Abwesenheit von Sauerstoff im gequollenen Zustand jahrelang weiter in Ruhe verharren (KISSER und POSSNIG).

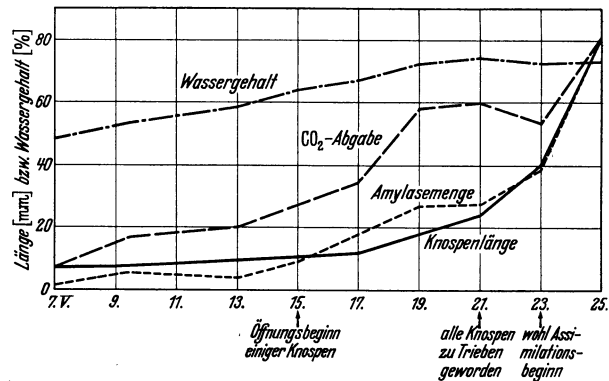


Abb. 4. Aktivierung von Fermentreaktionen infolge zunehmenden Wassergehalts beim Abbruch der Ruhe, gezeigt an den Knospen von *Quercus pedunculata* im Frühjahr. Während des Knospenwachstums nehmen Wassergehalt, Atmung und Amylasemenge zu. Nur für Länge und Wassergehalt der Knospen sind absolute Zahlenwerte angegeben.

Nach Versuchen von KURSSANOW.

Solche Erscheinungen sind zum Teil verständlich, wenn das Wasser — wie bereits erwähnt — durch ionenelektrische Kräfte an die Kolloidteilchen („Mizelle“) gebunden ist. Wir können uns aber den ohne Wasserungsverlust eintretenden Ruhezustand, namentlich die Hemmung der Enzymreaktionen, auch anders verständlich machen, da der Widerstand gegen den Ablauf chemischer Reaktionen nicht nur durch Entzug freien Wassers erhöht werden kann. Ein Wechsel der Enzymquantität selber, an den man ursprünglich vor allem dachte, scheint weniger bedeutungsvoll zu sein. Mit geeigneten Extraktionsmethoden läßt sich durchweg zeigen, daß die Enzyme im Stadium verminderter Lebenstätigkeit, selbst in trockenen Samen, nur in inaktiviertem Zustand in der Zelle sind, nicht aber fehlen. Am extremsten ist dieser ohne Enzymzerstörung bzw. -neubildung vollzogene Wechsel der Enzymaktivität wieder beim Übergang zum latenten Leben, etwa bei der Samenreifung und (im entgegengesetzten Sinne) bei der Samenkeimung. Als Regulatoren der Enzymaktivität kommen einerseits besondere Substanzen (Aktivatoren und Paralysatoren) in Frage, sodann Ionen, vornehmlich H-Ionen und Metallionen, die aber durchaus nicht in erster Linie auf die Enzyme selber wirken müssen, sondern meist viel wichtiger sind, weil sie den für die Enzymtätigkeit bedeutungsvollen Plasmazustand beeinflussen. Dabei ist sowohl der Zustand der Kolloide wichtig, die als die eigentlichen und unerläßlichen Träger (meist eiweißartiger Natur) der Fermentgruppen anzusehen sind, als auch der Zustand anderer Kolloide, an die der Fermentkomplex oder die reaktionsfähigen Stoffe adsorbiert werden können, wodurch dann die Fermentreaktionen erschwert oder ganz verhindert werden.

Nur kurz sollen hier die Möglichkeiten für eine *Beeinflussung der Enzymaktivität durch den Plasmazustand* angedeutet werden.

Die Bedeutung des *Dispersitätsgrades* geht aus den Angaben vieler Autoren hervor. Ein Beispiel aus neuerer Zeit besteht in der Feststellung, daß Kolloide, unter anderem Eiweißkolloide, beim Frieren und Wiederauftauen ihre Dispersität, also ihre innere Oberfläche vergrößern; wodurch etwa die Wirksamkeitssteigerung von Zymaselösungen durch Frieren und Wiederauftauen erklärlich wird (NORD). Man hat dabei wohl namentlich an die Dispersität des kolloiden Fermentträgers zu denken. Hierdurch können vielleicht manche günstigen Einflüsse des Durchfrierens ruhender Organe auf die Enzymaktivität und den Entwicklungsbeginn erklärt werden.

Wichtig ist ferner der Zustand *intraplastischer Lipoidfilme*, die offenbar in manchen Fällen Ferment und Substrat voneinander trennen und dadurch den Abbau des Substrats verhindern bzw. regulieren. Dafür sprechen auch Modellversuche: Stärke wird bei Gegenwart von Natriumoleat viel schwächer von Diastase angegriffen als ohne jenen Zusatz (MÜHLBAUER). Auch das schnelle Auftreten der normalerweise ja verhinderten peptischen und tryptischen Verdauung des Protoplasmas durch die in der Zelle vorhandenen Enzyme nach der Extraktion der Lipide kann hier erwähnt werden.

Für die im Zusammenhang mit der geänderten Lebenstätigkeit eintretenden Änderungen der Enzymaktivität können offenbar auch *Inaktivierung durch Adsorption* und erneute Aktivierung durch Aufhebung der adsorptiven Bindung (Elution) entscheidend sein. Die Inaktivierung ist beispielsweise bei Diastase durch Eiweißniederschläge möglich, an die das Ferment gebunden wird; die Elution läßt sich mit Albumin oder Pepton erreichen (OPARIN). So können wohl manche Paralysatorwirkungen, die man ursprünglich spezifischen Substanzen zuschrieb, als mehr physikalische Effekte aufzufassen sein.

Endlich können Enzyminaktivierungen auch stattfinden, indem die Enzyme Verbindungen mehr chemischer Natur eingehen. Hier ist vor allem die Bildung sog. *Symplexe* zu nennen. Solche Symplexe können auch die von den Fermenten angreifbaren Substanzen eingehen und sich dadurch dem Angriff durch das Ferment entziehen (z. B. Polysaccharid-Eiweißverbindungen).

Es ist nach diesen Betrachtungen verständlich, daß jeder Faktor, der den Ausgleich der energetischen Gefälle im Organismus hemmt, sowohl seine Ruhe vertiefen, als auch seine Resistenz gegen äußere Eingriffe erhöhen muß, weil eben eine Schädigung ähnlich wie eine physiologische Tätigkeit in dem Ausgleich eines energetischen Gefalles besteht. So erklärt es sich wohl, daß die Lebensdauer von Samen nicht nur durch Wasserentzug, sondern auch durch Aufbewahrung bei niedriger Temperatur oder bei Luftabschluß verlängert wird [BARTON (1); FAUST; KONDO]. Auch im ruhenden Samen und in der ruhenden Spore sind die Reaktionswiderstände nie so hoch, daß physikalische und chemische Zustandsänderungen völlig ausgeschaltet sind. Das Auftreten von (mit zunehmendem Alter sich mehrenden) Mutationen im ruhenden Samen zeigt, daß sehr wohl Veränderungen ablaufen. Und auch für Pilzsporen ist bekannt, daß sie, wie die späteren Eigentümlichkeiten des Mycels zeigen, ihre Eigenschaften während der Ruhe ändern. Aus diesen Gründen muß niedrige Temperatur nicht nur für die Erhaltung der Lebensfähigkeit, sondern auch für die Erhaltung der ursprünglichen Eigenschaften günstig sein. Wir wissen z. B., daß *Aspergillus niger* nach längerer Sporenruhe ganz veränderte physiologische Eigenschaften haben kann. Werden die Sporen aber bei 0° aufbewahrt, so behalten sie ihre Eigenschaften, etwa ihr Säurebildungsvermögen, fast unverändert (PROTODJAKONOW und PALEY).

**Physiologisches Gleichgewicht.** Wir wiesen schon darauf hin, daß sich mit der geänderten Labilität des Plasmas, mit seiner geänderten Aktionsbereitschaft, besonders leicht die Atmungsintensität ändert. Das ist nicht nur kausal verständlich, sondern stellt gleichzeitig eine wichtige

physiologische Regulation dar. Hohe Aktivität, Funktionsbereitschaft, sind ja gleichbedeutend mit großer Labilität. Durch diese Herabsetzung der Reaktionswiderstände aber wird, auch ohne schädigende Außeninflüsse, aus physikalisch zwingenden Gründen eine Zerstörung der arbeitsfähigen Potentiale erleichtert, ein Schaden, den die Zelle, gemäß unseren Ausführungen über die Gültigkeit des 2. Hauptsatzes, nur durch Energieaufwand verhindern bzw. wieder ausbessern kann. Das ist der Sinn der sog. *Erhaltungsatmung* in der Zelle, die einen erheblichen Prozentsatz der Gesamtatmung ausmacht. Schalten wir in einer funktionsbereiten, nicht nur latent lebenden Zelle die Erhaltungsatmung durch Vergiftung oder durch Sauerstoffentzug aus, so beobachten wir in der Tat Strukturzerstörungen und Anhäufungen von Stoffwechselprodukten, die die Zelle schließlich zum Absterben bringen. Man findet z. B. Anhäufung von Säuren, von Azetaldehyd; sowie andererseits Viskositäts- und Permeabilitätsänderungen, die ein deutlicher Ausdruck plasmatischer Strukturänderungen sind (PAECH).

Die Erhaltungsatmung hat also die Aufgabe, die nach dem 2. Hauptsatz angestrebte energetische Unordnung zu verhindern; mit Hilfe der Atmung bleiben die Strukturen erhalten oder werden neu geschaffen, Gärprodukte werden oxydiert oder zu den Ausgangsstoffen resynthetisiert.

So wird der große Wert der *engen Verknüpfung von Funktionsbereitschaft und Atmungsintensität* verständlich; denn in jeder Zelle muß natürlich, damit der ein dynamisches Gleichgewicht darstellende Zustand scheinbarer Ruhe erhalten bleibt, die Intensität der von der Atmung gesteuerten restituierenden Prozesse genau der Größe des Zerfalls, die sich wiederum aus der Labilität ergibt, entsprechen. Es ist daher auch durchaus berechtigt, die Tiefe der Ruhe unmittelbar aus der Größe der Erhaltungsatmung zu bestimmen. Wir werden bei der Untersuchung des Wachstums ein Beispiel dafür kennenlernen, daß bei zunehmender Aktivität nicht etwa nur für die äußerlich sichtbare Aktion, sondern auch schon zur Erhaltung des Zellsystems ein größerer Energiebedarf besteht.

### 3. Die Ursachen des Wechsels der Aktivität.

Nach den Betrachtungen des vorhergehenden Abschnittes muß natürlich jede Aufhebung eines Ruhezustandes in der Verminderung der Reaktionswiderstände bestehen, jeder Übergang in die Ruheperiode in deren Erhöhung. Die Faktoren, die diese Änderungen, diese Beseitigung oder Schaffung von Widerständen gegen chemische und physikalische Prozesse bedingen, können sowohl in der Außenwelt als auch im Organismus selber liegen; d. h. die Ruheperiode kann beginnen oder aufgehoben werden sowohl durch eine Änderung der Außenbedingungen als auch bei deren Konstanz. Zu den äußeren Faktoren gehören hierbei in erster Linie natürlich Zufuhr und Entzug des Wassers bzw. die Einflüsse, die Wasserzufuhr und -entzug regulieren; denn den Wassergehalt des Gewebes haben wir ja als wichtig für den Grad der physiologischen Labilität erkannt. Ebenso sind auch alle anderen Faktoren bedeutsam, die irgendwie die im vorhergehenden Abschnitt genannten Bedingungen physiologischer Labilität ändern, also etwa auch Faktoren, die den Kolloidzustand des Plasmas beeinflussen, z. B. durch Ladungsänderung zur Freigabe des an die Kolloidteilchen gebundenen Wassers führen; oder Faktoren, die — wie bestimmte Ionen, Strahlungen — direkt hemmend oder fördernd auf die Enzymaktivität wirken. Trotzdem ist es im einzelnen oft recht schwierig

zu erkennen, auf welchem Wege die mannigfaltigen äußeren Faktoren imstande sind, die Reaktionswiderstände in der Zelle zu verändern.

**Wasserversorgung, Nachreifung.** Wir gehen am besten von der Betrachtung des tiefsten Ruhezustandes aus, den die Pflanzen durchmachen können, also vom latenten Leben der Samen, ruhenden Sporen und physiologisch ähnlicher Dauerzustände. In manchen Fällen läßt sich die Ruhe-

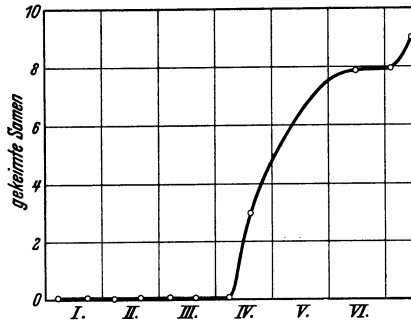


Abb. 5. Nachreifung der Samen einer *Cajanus*-Art. Ernte am 1. 1. Zu verschiedenen Zeiten nach der Ernte wurden je 10 Samen ins Keimbett übertragen und die Zahl der keimenden bestimmt. Erst nach 3 Monaten beginnt die Keimfähigkeit, die nach 6 Monaten noch nicht ihr Maximum erreicht hat. Nach Versuchen von DUTT und THAKURTA.

Aber so einfach liegen die Dinge in den seltensten Fällen; und zwar dürfen wir auch dann, wenn der Same sofort nach seiner Ausbildung durch Übertragung in ein geeignetes Keimbett keimen kann, nicht mit Sicherheit schließen, nur sein abnehmender Wasser-

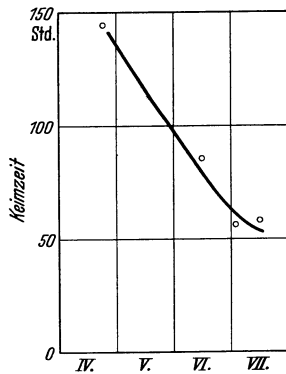


Abb. 6. Während des Nachreifungsprozesses der *Cajanus*-Samen erhöht sich nicht nur (wie Abb. 5 zeigte) die Zahl der keimfähigen Samen, sondern auch die Geschwindigkeit des Keimprozesses wird größer. Nach Versuchen von DUTT und THAKURTA.

periode im Samen leicht aus der *Wasserzufuhr* erklären. Nimmt die Wasserversorgung durch die Frucht ab, so setzt allmählich die Ruheperiode ein, die aber, wenn sie wirklich nur durch die unmittelbaren Folgen des allmählichen Austrocknens bedingt ist, jederzeit durch Übertragung der Samen in Wasser oder auch (beim Verbleiben auf der Mutterpflanze) durch Einwirkung sehr feuchter Luft wieder unterbrochen werden kann, so daß der Same sofort nach seiner Entstehung auch zu keimen vermag und dann sogar durch nochmaliges Austrocknen in ein zweites Ruhestadium übertritt, das ebenfalls durch Wasserzufuhr jederzeit wieder unterbrechbar ist (ORLOVA).

gehalt sei Ursache des Übergangs in die Ruheperiode gewesen; wir können nämlich bei den gleichen Samen finden, daß die Wasserzufuhr einige Zeit später nicht mehr zur Überwindung des Ruhezustandes, also zur Keimung ausreicht. Solche Samen, die eine Periode sog. *Nachreife* benötigen, wenn sie schon ausgetrocknet waren, sind von vielen Arten bekannt (Abb. 5 und 6). Die Keimfähigkeit wird dann oft gerade dadurch erreicht, daß der Same noch weiter austrocknet. Wir können uns bis jetzt nicht erklären, wie hierdurch die Nachreifung bedingt werden kann: man darf etwa damit rechnen, daß [so vielleicht beim Mais (KOSHIMIZU)] im Endospermsaft keimungshemmende Substanzen enthalten sind, die durch Verminderung des Wassergehalts inaktiviert werden. Die Existenz solcher keimungshemmenden Substanzen ist, wie wir sehen werden, für mehrere Pflanzen erwiesen.

Eine Nachreifung der Samen ist in vielen anderen Fällen gerade notwendig, um die für die Keimung unerläßliche Wasserzufuhr zu ermöglichen; denn manche Samen keimen unabhängig von der (oft mehrere Monate dauernden) Nachreife, wenn die Samenschale entfernt oder durchlöchert wird, so daß das Wasser leicht in den Samen einzudringen vermag. Das gilt für die Samen einer *Cajanus*-Art, bei denen

offenbar während der Nachreifepriode Prozesse ablaufen, die die für Wasser undurchlässig gewordene Samenschale wieder durchlässig machen (DUTT und THAKURTA). Eine gleiche Deutung lassen Versuche an den Samen von *Rhodotypos kerrioides* zu, die normalerweise einer Nachruhe bedürfen, aber nach der Entfernung der Samenschale wenigstens zum Teil sofort keimen (FLEMION). Dabei ließ sich außerdem zeigen, daß während der Nachruhe die Wasserabsorptionskraft allmählich zunimmt.

Die Keimungsverhinderung durch vorübergehend fehlende Wasserdurchlässigkeit wurde unter anderem bei *Nelumbo lutea* als sehr ansehnlich befunden; selbst ein 18 Monate langer Aufenthalt der Samen in Wasser ermöglicht noch keine Wasseraufnahme; die Keimung kann aber erzwungen werden, wenn die Samenschale zerbrochen oder die Samen 5 Stunden mit konzentrierter Schwefelsäure behandelt werden (JONES). Eine ähnlich günstige Wirkung der Schwefelsäure wurde auch für Papilionaceen-Samen ermittelt (KORIAKINA).

Übrigens kann außer der Herstellung der Wasserdurchlässigkeit vielleicht auch die gleichzeitige Herstellung der Sauerstoffdurchlässigkeit wichtig sein, da in der Sauerstoffgegenwart eine unerläßliche Bedingung der Keimung besteht. Die Hemmung der Sauerstoffdiffusion durch die Samenschale ist z. B. für *Sinapis alba* nachgewiesen worden [STÄLFELT (2)]. Außer der Sauerstoffdurchlässigkeit ist die Kohlendioxid-durchlässigkeit wichtig; Kohlendioxidanreicherung ist oft Ursache von Keimungshemmungen. Schon in der unterschiedlichen Atmungsintensität von Samen mit und ohne Samenschale kommt die Hemmung der Gasdiffusion zum Ausdruck (Abb. 7).

Wir deuteten bereits darauf hin, daß Nachreifungsprozesse gelegentlich durch Zerstörung keimungshemmender Stoffe die Keimfähigkeit herstellen können. Derartige, auch als Blastokoline (KÖCKEMANN) bezeichnete Stoffe kommen anscheinend in jungen Samen und Früchten oft vor; sie erklären auch die bekannte Entwicklungshemmung frisch geernteter Kern- und Steinobstsamen. Solche Samen erfordern normalerweise eine mehrmonatige Ruhe (bei niedriger Temperatur), bevor sie keimfähig werden. Bei Äpfeln, Birnen, Quitten, Pflaumen und Kirschen konnte aber eine sofortige Keimung erzielt werden, wenn bestimmte Teile der Samen entfernt wurden (v. VEH). Bei Apfelsamen z. B. genügte es, die Samenschale (inneres und äußeres Integument) und das lebende Häutchen des Nucellus vorher abzupräparieren, um innerhalb weniger Tage eine Keimung zu ermöglichen. Anscheinend geht die entwicklungs-hemmende Wirkung hier und auch bei Birnen, Quitten und Pflaumen vom Nucellus aus.

Wir haben bisher zwei Prozesse genannt, in denen das Nachreifen bestehen kann. Erstens (meist wichtig bei Samen mit harter Schale) Herstellung der Durchlässigkeit für Wasser bzw. auch für Sauerstoff und Kohlendioxid, zweitens Zerstörung keimungshemmender Stoffe. Dabei mag es noch Fälle geben, in denen der erstgenannte Prozeß auf dem zweiten beruht, indem die keimungshemmenden Substanzen Ursache mangelnder Durchlässigkeit sind. Es ist aber gewiß, daß während der Nachreifung noch weitere Vorgänge, namentlich solche chemischer Natur ablaufen; wir wissen jedoch nicht, wie weit sie für die Herstellung der Keimbereitschaft wichtig sind. Am sichersten wird man eine Bedeutung

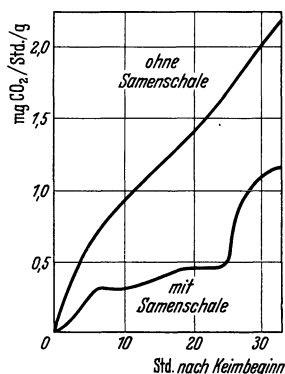


Abb. 7. Atmung der Samen von *Lathyrus odoratus* mit und ohne Samenschale während der Keimung. Hemmung der Gasdiffusion durch die Samenschale. Nach STILES und LEACH.

noch der z. B. für Katalase, Peroxydase und Lipase festgestellten Fermentaktivitätssteigerung zuschreiben dürfen (FLEMION). Bei *Euryale ferox* scheint die allmähliche Zuckerbildung während der Nachreifung entscheidend zu sein; auch experimentelle Zufuhr von Zucker (oder Amylase!) ermöglicht die Keimung, während Änderungen in der Samenschale bei dieser Art belanglos sind (OKADA).

Bei Sporen sind ebenfalls Nachreifungsprozesse erforderlich, so in den Zygoten von *Sporodinia grandis* Vorgänge, die etwa 2 Wochen in Anspruch nehmen. Auch hier scheint, wie bei vielen Samen, die Herstellung der Durchlässigkeit entscheidend zu sein. Man beobachtet nämlich, wie mit zunehmender Permeabilität (schnelleres Schrumpfen in Glycerin) der Prozentsatz keimender Zygoten zunimmt (Abb. 8). Außerdem sind Zygoten ohne Exospor leichter zu Keimung zu veranlassen als die normalen.

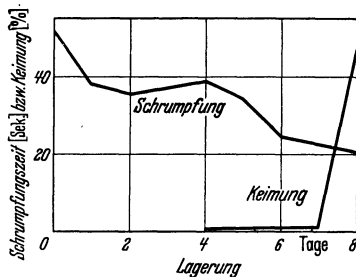


Abb. 8. Nachreifung als Erhöhung der Wasserpermeabilität. Die Schrumpfungsgeschwindigkeit der Zygoten von *Sporodinia* in Glycerin nimmt während des Lagerens zu, d. h., die für diese Schrumpfung notwendige Zeit wird kürzer. Gleichzeitig erhöht sich die Keimbereitschaft, die also offenbar an hohe Wasserpermeabilität gebunden ist. Nach Versuchen von SEILER.

Die in Früchten und Samen enthaltenen keimungshemmenden Substanzen sind nicht nur zum Verständnis einiger Nachreifungsprozesse wichtig, sondern sie können uns auch den Einfluß mancher Außenfaktoren auf die Samenkeimung erklären. Interessant ist z. B. die günstige Wirkung der Erde auf die Keimung der Samen von *Vaccaria pyramidata* [BORRIS (2)]. Diese Samen keimen nur in Erde, nicht beispielsweise (unabhängig von den Lichtverhältnissen) auf Fließpapier. Die Erde wirkt nicht etwa durch ihren Gehalt an bestimmten Stoffen direkt stimulierend, sondern offensichtlich nur, weil sie aus den Samen einen Hemmungsstoff auf adsorptivem Wege entfernt. Für diese Deutung spricht, daß eine Durchströmung des Keimbettes mit Wasser den gleichen Erfolg hat. Der Hemmungsstoff muß leicht flüchtig oder gasförmig sein; denn das Substrat

kann ihn auch dann entfernen, wenn es vom Samen durch einen Luftraum getrennt ist. Ebenso wie Erde wirken Kohle, Kollodium und Aluminiumhydroxyd, also stets nur positive Ladungsträger.

**Licht- und Dunkelkeimung** (CROCKER). Auf dem Vorhandensein keimungshemmender Substanzen im Samen bzw. in der Samenschale beruht zum Teil auch die bei manchen Pflanzen bekannte Abhängigkeit der Keimung vom Licht, dem in solchen Fällen die Rolle eines Zerstörers der hemmenden Substanzen zufallen kann. Leider wissen wir aber über die Vorgänge bei der Wirkung des Lichts auf die Keimung trotz zahlreicher Untersuchungen erst sehr wenig. Eine Erschwerung der Analyse tritt dadurch ein, daß das Licht sowohl fördernd als auch hemmend wirken kann. Das hängt zunächst vor allem von der Spezies ab. Die Samen mancher Pflanzen keimen normalerweise nicht, bevor Licht auf sie eingewirkt hat, während die Keimung bei anderen Arten durch das Licht gerade gehemmt wird; wir sprechen von Licht- bzw. Dunkelkeimern.

Ob die Lichtabhängigkeit der Keimung als eine biologisch wichtige Reaktion angesehen werden darf, wissen wir noch nicht. Immerhin ist es bemerkenswert, daß für die Samen der durch Licht geförderten *Hesperis*-Arten das Vorkommen von Verdickungen in den Außenwänden der Samenschalenepidermis beschrieben wurde (ALJAWDINA); die Verdickungen sollen als Sammellinsen wirken, und das Licht auf die Aleuronzellen konzentrieren, in denen vielleicht die für die Lichtförderung entscheidende Strahlungsabsorption stattfindet.

Der trockene Same ist stets gegen Licht und Dunkelheit unempfindlich; die Empfindlichkeit wird vielmehr erst nach dem Beginn der Wasser-

aufnahme geschaffen, z. B. bei den lichtgehemmten *Bromus*-Samen 12 Stunden nach dem Einlegen in das Keimbett (ZEIHER). Dabei ist aber für die Höhe der Empfindlichkeit nicht der erreichte Quellungsgrad entscheidend; anscheinend ist die Wasseraufnahme also nur indirekt wichtig, indem sie andere Prozesse einleitet, die ihrerseits die Lichtempfindlichkeit herstellen. Licht bzw. Dunkelheit sind also keineswegs die primären Faktoren bei der Aufhebung der Ruhe; denn diese ist ja schon mit dem Beginn der Wasseraufnahme, d. h. bald nach dem Einlegen in das Keimbett beendet. Aber jedenfalls ist der Abbruch der Ruhe ohne Darbietung oder Entzug von Licht nicht so vollständig, daß die weitere Entwicklung ablaufen kann. Licht bzw. Dunkelheit sind also zum mindesten ergänzende Faktoren zur vollständigen Überwindung der Ruhe; die ohne sie noch bestehende Hemmung muß beseitigt werden, wenn sich die Aktivität der Pflanze voll entfalten soll.

Obwohl zwei verschiedene Typen, die lichtgeförderten und die lichtgehemmten Samen bestehen, ist es doch berechtigt, beide gemeinsam zu behandeln; denn die weitere Analyse zeigt, daß die beiden Typen nicht etwas derartig Verschiedenes darstellen, wie es auf den ersten Anblick scheint. Das Verhalten der Samen gegen Licht und Dunkelheit kann sich nämlich unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren verändern. So werden die Samen von *Chloris ciliata* bei niedriger Temperatur durch Licht gehemmt, bei hoher Temperatur aber gefördert, während sie sich bei mittlerer Temperatur indifferent verhalten [GASSNER (1)]. Bei *Amaranthus* wurde eine derartige Umstimmung ebenfalls gefunden (BAAR). Ferner kann auch Licht selber die Umstimmung bedingen: Bei *Bromus arvensis* und *B. mollis* wirkt Licht je nach der Menge fördernd oder hemmend.

Zu den inneren Faktoren, die die Lichtstimmung ändern, gehören vor allem wieder die während der Nachreifung ablaufenden Prozesse. Die Samen von *Chloris ciliata* werden zunächst durch Licht gefördert, die (etwa 8 Monate dauernde) Nachreifung bedingt aber, daß das Licht nunmehr hemmend wirkt [GASSNER (2)]. Ähnliches gilt für *Ranunculus sceleratus*, der nach 10monatiger Nachreifung nicht mehr wie vorher Licht benötigt, sondern dann im Dunkeln keimen kann. Abb. 9 zeigt eine solche Umstimmung für *Poa pratensis*.

Während der Übergang von einem Stadium der Lichtunempfindlichkeit in ein Stadium der Lichtempfindlichkeit mit anderen lichtphysiologischen Erfahrungen gut vereinbar ist, erscheint die völlige Umstimmung, der Übergang vom lichtgeförderten zum lichtgehemmten Samen und umgekehrt, recht rätselhaft; er ist wohl nur durch die Annahme zu erklären, daß das Licht im Prinzip stets zwei verschiedenartige Prozesse im keimenden Samen auslöst, einen fördernden und einen hemmenden. Dann könnte es von relativ kleinen Zustandsänderungen abhängen, welcher der beiden Prozesse überwiegt, und ob der Same dann im ganzen genommen durch Licht gefördert oder gehemmt wird. Eine Bestätigung

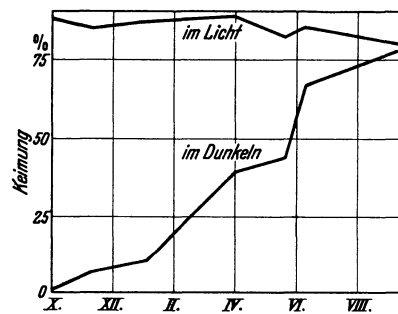


Abb. 9. Bei den Achaenen von *Poa pratensis* ist das Keimprozent im Licht von vornherein hoch, dagegen nimmt die Fähigkeit zur Dunkelkeimung erst im Verlaufe mehrerer Monate allmählich zu, sie ist erst fast ein Jahr nach der Ernte etwa ebenso hoch wie die Keimfähigkeit im Licht. Nach Versuchen von JÖNSSON.



dieser Deutung darf in den Untersuchungen über die Wirkung verschiedener Lichtqualitäten gesehen werden.

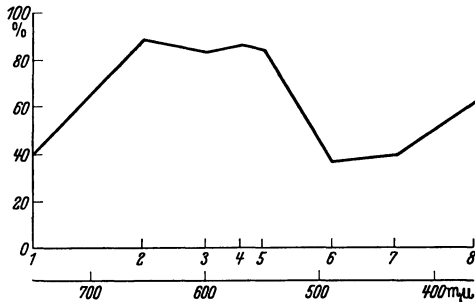


Abb. 10. Wirkung acht verschiedener Spektralbereiche gleicher Energie auf die Keimung der Samen des Lichtkeimers *Nicotiana tabacum*. Ordinate: Keimprozent. Nach MEISCHKE.

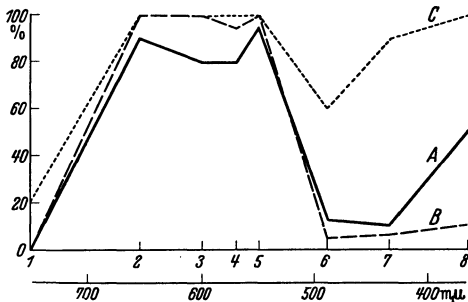


Abb. 11. Wirkung acht verschiedener Spektralbereiche gleicher Energie auf die Keimung der Samen des Dunkelkeimers *Cucurbita pepo* (A normale, B geschälte, C eines Keimblatts beraubte Samen). Nach MEISCHKE. Zu beachten ist die Ähnlichkeit mit der Wirkung der gleichen Spektralbereiche auf den Lichtkeimer (Abb. 10). Die nächste Abb. 12 erklärt, warum trotz des ähnlichen Verhaltens von Licht- und Dunkelkeimern gegenüber den einzelnen Spektralbereichen doch die Gegensätzlichkeit im Verhalten zum weißen Licht besteht.

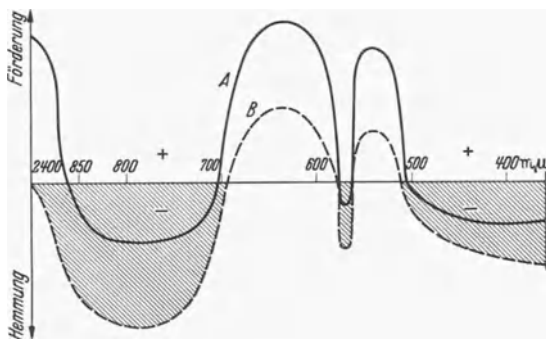


Abb. 12. Wahrscheinliche Verteilung der Förderungs- und Hemmungsbereiche für Lichtkeimer (A) und Dunkelkeimer (B); + Förderungsbereich, - Hemmungsbereich (schraffiert). Zwischen beiden Typen bestehen also nur quantitative Differenzen, die aber zur Folge haben, daß beim einen (Lichtkeimer) im weißen Licht die Förderung, beim anderen (Dunkelkeimer) die Hemmung überwiegt. Nach MEISCHKE.

Nachdem sich ältere Studien als methodisch unzureichend herausgestellt haben, ist neuerdings der Nachweis gelungen, daß es für jeden von Licht und Dunkelheit abhängigen Samen fördernde und hemmende Spektralbezirke gibt. Hemmungsbezirke liegen bei den Wellenlängen  $\lambda$  750, 570 und 490 bis 435 m $\mu$ , Förderungsbezirke vor allem bei 655–600 und bei 550 m $\mu$ . Das gilt bemerkenswerterweise übereinstimmend für Licht- und Dunkelkeimer (Abb. 10 und 11). Es ist nun nicht etwa so, daß bei den Lichtkeimern die als hemmend bezeichneten Bezirke nur weniger fördern als die Förderungsbezirke, sondern ein hemmender Bezirk kann bei gleichzeitiger Darbietung mit einem fördernden die Förderung mindern oder ganz ausschalten. Tatsächlich sind also in jedem licht- oder dunkelempfindlichen Samen zwei gegensätzliche Prozesse möglich, und der Unterschied zwischen den beiden Samentypen besteht lediglich darin, daß bei jenen weißes Licht im ganzen genommen fördert, weil seine fördernden Anteile die hemmenden überwiegen, während es bei den Dunkelkeimern hemmt, weil hier die Hemmungsprozesse leichter ausgelöst werden (Abb. 12).

Wie ist nun eine solche qualitative und quantitative Verschiedenheit der Strahlenwirkungen möglich? Die Wirkung von Strahlen, speziell ihre photochemische Wirkung ist davon abhängig, wie stark die Strahlen in der Substanz, die den entscheidenden photochemischen Prozeß einleitet, absorbiert werden; quantitative Wirkungsunterschiede werden wir also, wenn nicht

besondere Gründe für das Vorliegen einer Komplikation sprechen, aus Unterschieden der Strahlungsabsorption erklären. Qualitative Unter-

schiede dagegen können wir nur durch die Annahme erklären, daß eine *Lichtabsorption in mindestens zwei verschiedenen Substanzen* stattfindet, und die Absorption in der einen Substanz einen hemmenden, die Absorption in der anderen Substanz einen fördernden Einfluß ausübt. Und wenn eine Strahlenart bei einem bestimmten Objekt einen qualitativ anderen Erfolg hat als eine andere Strahlenart, so muß daraus geschlossen werden, daß die eine Strahlenart stärker in der den hemmenden, die andere stärker in der den fördernden Prozeß einleitenden Substanz absorbiert wird. Es ist natürlich auch möglich, daß eine größere Zahl absorbierender Substanzen beteiligt ist. Lichtgeförderte und lichtgehemmte Samen brauchen sich nur dadurch zu unterscheiden, daß die beiden Arten von Substanzen in unterschiedlichem Mengenverhältnis vorhanden sind. Die Umstimmung bei der Nachreife kann sich z. B. aus einer Änderung dieses Mengenverhältnisses erklären; die Umstimmung durch die Temperatur dadurch, daß der fördernde Prozeß stärker temperaturabhängig ist als der hemmende. Die Lage der hemmenden und fördernden Lichtqualitäten gibt uns im Prinzip die Möglichkeit, die Substanzen zu ermitteln, in denen die entscheidende Strahlungsabsorption vollzogen wird.

Erst an einem Objekt, nämlich den Samen von *Lactuca* hat die Analyse zu einem bemerkenswerten Teilergebnis geführt.

Durch die Benutzung

sehr enger Spektralbereiche ließ sich nachweisen, daß in einem fördernden Bezirk, der einen recht großen Spektralbereich umfaßt (Abb. 13), doch noch qualitative Unterschiede bestehen, die bei der Darbietung geringer Lichtmengen deutlich werden. Dann zeigt sich, daß der Bereich um  $670\text{ m}\mu$  maximal fördernd wirkt, also der Bereich, in dem *Chlorophyll* in den lebenden Zellen ungefähr seine Hauptabsorption aufweist. Tatsächlich konnte aus den Samen auch Chlorophyll extrahiert werden. Offensichtlich bedingt also eine Strahlungsabsorption im Chlorophyll eine Keimungsförderung. — Der im Gebiet des sichtbaren Spektrums liegende Hemmbezirk deckt sich ungefähr mit dem Absorptionsbereich des *Karotins*, es scheint also, daß man für die Hemmwirkung die Strahlungsabsorption im Karotin verantwortlich machen kann. Aber auch für den weiteren, im Ultrarot liegenden Hemmbereich ist sicher die Absorption in einer noch nicht analysierten Substanz ausschlaggebend; denn Extrakte der Samen zeigen auch hier eine starke Absorption (Abb. 14).

Die bisher vorliegenden Untersuchungen an anderen Samen lassen zwar nicht so genaue Schlüsse zu; jedoch widersprechen die Ergebnisse, wie die Abb. 10 und 11 zeigen, nicht der Annahme, daß die Verhält-

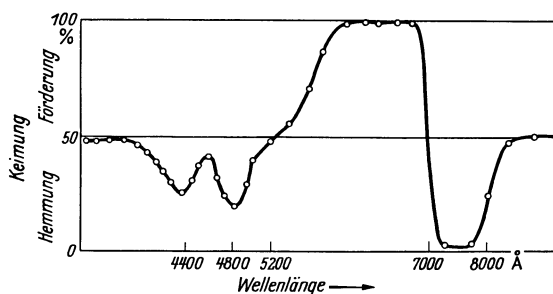


Abb. 13. Beeinflussung der Samenkeimung von *Lactuca* durch verschiedene Spektralbereiche. Die Samen wurden zunächst mit rotem Licht vorbehandelt, welches so dosiert war, daß ohne weitere Behandlung eine Keimung von 50% eintrat. Sodann wurde jedoch noch zusätzlich mit den angegebenen Spektralbereichen bestrahlt; dadurch ergab sich eine Abweichung des Keimprozents vom Wert 50, und zwar bedingten einzelne Bereiche (rot und orange) eine Förderung der Keimung, andere (Grenze von ultrarot und rot, sowie blau und violett) eine Hemmung der Keimung. Ultraviolett und ferneres Ultrarot sind indifferent. Die Blauhemmung dürfte einer Absorption im Karotinoiden, die Rotförderung einer Absorption im Chlorophyll entsprechen, während die für die Ultrarothemmung verantwortliche absorbierende Substanz noch unbekannt ist. Jedenfalls entspricht jedem Förderungs- oder Hemmungsbereich ein Absorptionsmaximum in bestimmten, in Extrakten nachweisbaren Substanzen (Abb. 14). Die Kurve stimmt prinzipiell mit den in Abb. 10 und 11 dargestellten überein, ist jedoch genauer als diese.

Nach FLINT und McALISTER.

nisse überall ganz ähnlich liegen. Und auch die für die Keimung von Farnsporen veröffentlichten Daten stimmen jedenfalls mit der Annahme überein, daß Strahlungsabsorption im Karotin keimungshemmend wirkt (Abb. 15).

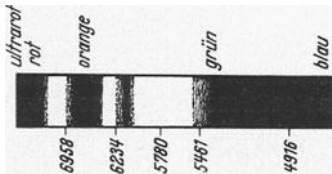


Abb. 14.

Abb. 14. *Lactuca*. Absorptionsspektrum des Azetonextrakts aus den Samen. Die Absorption von blau bis grün ist wohl auf Karotinoide zurückzuführen; im Samen bedingt diese Absorption Keimungshemmung. Die Absorption in gelb und orange (2 Bänder) ist dem Chlorophyll zuzuschreiben; sie bedingt im Samen Keimungsförderung; vgl. hierzu die Absorptionskurven von Karotin und Chlorophyll im Abschnitt „Strahlenwirkungen“. Die Absorption im Ultrarot ist auf eine noch unbekannte Substanz zurückzuführen; sie bedingt im Samen Keimungshemmung (vgl. Abb. 13). Nach FLINT und McALISTER.

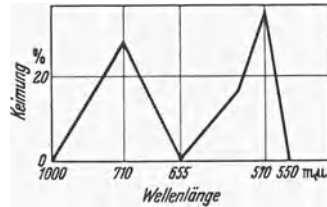


Abb. 15.

Abb. 15. Keimung der Sporen von *Athyrium filix femina* unter dem Einfluß von Strahlen verschiedener Wellenlängen. Nach ORTH.

Man muß also annehmen, daß die strahlende Energie je nach der absorbierenden Substanz verschiedene chemische Prozesse einleitet. Bei diesen Prozessen sind vielleicht *photodynamische Erscheinungen* beteiligt. Solche photodynamischen Wirkungen sind bekanntlich bei der Strahlungsabsorption durch fluoreszierende Farbstoffe möglich, daher verdient es Erwähnung, daß im chalazalen Ende der Samenschale von *Phacelia tanacetifolia* fluoreszierende Stoffe sind, und daß die Keimung dieses zu den Dunkelkeimern gehörenden Samens möglich wird, sofern man das chalazale Ende verdunkelt (MAGNUS). Fluoreszierende und photodynamisch wirksame Substanzen sind auch in den verschiedensten Samen aufgefunden worden (METZNER).

Wenn der Lichthemmung etwa eine photooxydative Erscheinung zugrunde liegt, muß Sauerstoffmangel die Lichthemmung zugunsten der Förderung zurücktreten lassen; das scheint in der Tat zuzutreffen (KIPP).

Jedenfalls können solche oder auch andere Prozesse dann schließlich zur Zerstörung von Hemmungsstoffen (wie es GASSNER annimmt) oder auch zur Bildung von Reizstoffen (nach der Theorie LEHMANNs) führen. Diesen stofflichen Veränderungen kommt im einfachsten Fall die schon bei der Erörterung der Nachreifungsprozesse genannte Bedeutung zu: *Herstellung der Durchlässigkeit für Wasser und vor allem für Sauerstoff*; denn eine Durchlöcherung der Samenschale kann oft das sonst notwendige Licht ersetzen (AXENTIEFF). Das ist jedoch keine allgemeingültige Regel; die zu überwindende Hemmung scheint also in anderen Fällen vom Sameninnern auszugehen. — Ein anderer Weg zur Ermittlung der durch das Licht eingeleiteten chemischen Umsetzungen besteht in den Versuchen, das Licht durch die Zugabe bestimmter Substanzen überflüssig zu machen. Namentlich GASSNER fand mehrere solche Substanzen, unter denen besonders N-Verbindungen, vor allem Nitrate zu nennen sind.

Der Einfluß von Licht und Dunkelheit auf die Beendigung der Ruheperiode ist nicht nur bei Samen, sondern — weniger eingehend — auch bei anderen ruhenden Organen untersucht worden. Unter den Sporen sind beispielsweise neben den bereits erwähnten einiger Farne die der *Nostocaceen* als Lichtkeimer zu bezeichnen (HARDER), dagegen die Uredosporen von *Puccinia graminis tritici* als Dunkelkeimer (DILLON-WESTON), sie werden vor allem durch langwelliges Licht (Gelb, Orange und am stärksten Rot) gehemmt, wenig oder nicht durch blaues und grünes Licht. Es sind aber auch Lichtförderungen bei Pilzsporen beschrieben worden.

Die Keimung der Winterknospen von *Hydrocharis* wird durch rote Strahlen gefördert, durch blaue weniger gefördert und durch blaugrüne gehemmt [SIMON (2)]. Hier besteht also eine ähnliche qualitative Differenz der Wirkung einzelner Spektralbereiche wie wir sie bei Samen kennenlernten. Vielleicht treten noch genauere Übereinstimmungen zutage, wenn bei der Untersuchung solcher ruhenden Knospen ähnlich enge Spektralbereiche benutzt werden wie bei der Untersuchung der Samen.

**Temperaturwirkungen.** Neben dem Licht (bzw. der Dunkelheit) ist auch die Temperatur, namentlich erhöhte Temperatur als wichtiger Faktor bei der Beendigung von Ruheperioden erkannt worden, während niedrige Temperatur den Übergang zur Ruhe veranlassen kann.

Die Beziehungen sind aber nicht so einfach, wie man zunächst annehmen möchte. Zunehmende Temperatur braucht nicht notwendig den Entwicklungsbeginn zu beschleunigen. Frisch geerntete Samen von *Taraxacum megalorhizon* keimen bei 18–20° am besten, dagegen treten sowohl bei höherer (30°) als auch bei niedrigerer (15° und 0–1°) Temperatur Entwicklungsstörungen auf (POPCOV). Haben die Samen gelagert, so macht sich diese eigentümliche Temperaturabhängigkeit nicht mehr so sehr bemerkbar.

Eine andere bemerkenswerte Temperaturwirkung zeigt sich darin, daß die Anwendung wechselnder Temperatur oft viel günstiger ist als konstante Temperatur. Das kann sich anscheinend in einigen Fällen (nach Versuchen mit Samen von *Alisma Plantago*) daraus erklären, daß zunächst bei niedriger Temperatur eine Quellung des Samens erfolgt, und dann durch erhöhte Temperatur eine Ausdehnung des Quellungswassers sowie ein Entweichen der in ihm gelösten Gase bedingt wird, so daß die Sprengung der Samenschale erleichtert wird (SCHAUMANN).

Vielfach kürzt auch niedrige Temperatur die Ruheperiode ab, obwohl sie sie selber einleitet. Zum Beispiel wurden Gladiolenrhizome 28 Tage lang (beginnend 8 Tage nach dem Ausnehmen aus dem Boden) bei 3° bzw. 35° gelagert. Dann wurde ausgepflanzt, und das in Abb. 16 dargestellte Ergebnis erzielt.

Man darf in dieser häufig gemachten Erfahrung, daß während der Ruheperiode niedrigere Temperatur günstig wirkt, eine Anpassung an die natürliche Umgebung sehen, da die Ruheperiode ja normalerweise in die kalte Jahreszeit fällt. Eine physiologische Erklärung der Effekte ist bisher nicht möglich. Jedoch ist hier wohl unter anderem die völlige Ausschaltung aller chemischen Umsetzungen im ruhenden Organ wichtig. Daß solche Umsetzungen sonst doch noch ablaufen, haben wir ja schon früher (S. 12) erwähnt. Es ist in dieser Hinsicht aufschlußreich, daß die günstige Wirkung niedriger Temperatur bei Samen, speziell die Wirkung auf die Lebensfähigkeit, auch durch Trocknung der Luft ersetzt werden kann (BARTON). Beispielsweise keimten von Samen der *Lactuca sativa* nach 3jähriger Aufbewahrung bei Zimmertemperatur in offenen Gefäßen etwa 20%, unter gleichen Bedingungen bei –5° aufbewahrt mehr als 80%. Dagegen betragen die Keimprozent fast unabhängig von der Lagertemperatur etwa 80%, wenn eine Trocknung über CaO erfolgt war.

Etwas prinzipiell anderes liegt wohl vor, wenn die Abkürzung der Ruheperiode nicht durch die Dauereinwirkung niedriger Temperatur, sondern durch kurzdauernde Einwirkung besonders niedriger Temperatur abgekürzt wird. Derartige Wirkungen sind zunächst wieder für Samen zu nennen; die Keimgeschwindigkeit und das Keimprozent wird durch leichtes kurzdauerndes Ausfrieren der Samen oft [z. B. bei *Papaver*

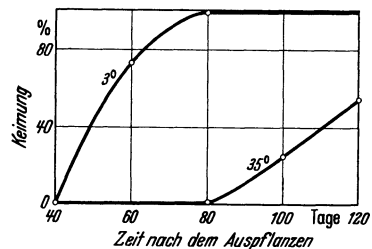


Abb. 16. *Gladiolus*, Sorte „Souvenir“, Abkürzung der Ruheperiode durch Kältebehandlung. 8 Tage nach der Ernte beginnt die 28tägige Lagerung bei 3° bzw. 35°, dann wurde ausgepflanzt und festgestellt, daß nach dem Verlauf der weiteren in der Abszisse angegebenen Tage die in der Ordinate angegebenen Prozente der Rhizome gekeimt waren. Nach Versuchen von DENNY und MILLER.

*somniferum* (FIRSOVA)] erhöht; längeres Ausfrieren wirkt begreiflicherweise schädigend. Unter den Sporen verhalten sich unter anderem die von *Oedogonium* ähnlich; ihre normale Ruheperiode dauert 12—14 Monate; sie können aber schon nach 1 Monat zum Keimen gebracht werden, wenn sie wenige (bis zu 4) Tage auf einige Grad unter dem Nullpunkt abgekühlt werden (MAINX).

Auch bei Kartoffelknollen ist ein entsprechender Effekt beobachtet worden, wenn eine vorübergehende Abkühlung auf eine in der Nähe des Nullpunktes liegende Temperatur erfolgt (SNELL); dabei wurde zudem festgestellt, daß diese Behandlung eine Stärke-Zuckerumwandlung zur Folge hat, die, sofern nachher die Temperatur wieder erhöht wird, zur Atmungsförderung führt, weil nunmehr ja eine größere Menge unmittelbar veratembaren Kohlehydrats vorliegt. (Zuckergehalt und Zuckermenge werden oft zum begrenzenden Faktor der Atmungsintensität.) Diese Beobachtung legt den Gedanken nahe, daß auch in den anderen Fällen die günstige Wirkung *kurzdauernder niedriger Temperatur* auf einer Reizwirkung beruht, wie sie ähnlich durch die verschiedensten anderen physikalischen und chemischen Einflüsse auf die Ruheperiode ausgeübt werden kann, und zwar gerade durch solche Agentien, die bei längerdauernder Einwirkung auch nichtruhende Organe schädigen. Hierher gehört z. B. der Einfluß *kurzdauernder hoher Temperaturen*, ein Einfluß, der uns namentlich durch seine Anwendung beim *Frühtreibverfahren* in der Gärtnerei bekannt ist, also durch seine Anwendung bei der Abkürzung der Ruheperiode von Knospen. Dabei wird vor allem das Warmbad oft angewandt, durch das manche Pflanzen, die sonst noch eine mehrmonatige Ruhe vor sich hätten, angeregt werden, sich innerhalb weniger Tage zu entwickeln. Diese Anregung gelingt sowohl im Frühjahr vor der normalen Entwicklung als auch bereits im Herbst; dagegen nicht

*Hydrocharis*-Winterknospen,  
Treibwirkung der  
Temperatur.

Temperatur °	Erforderliche Einwirkungsdauer
42	60—120 Min.
45	15—30 „
46	5—20 „
47	5—10 „
48	5 „
50	2 Min. oder weniger
52	30 Sek. — 1 Min.
55	15 Sek. oder mehr

oder doch erheblich schwieriger im Winter. Die einzelnen Pflanzen verhalten sich in bezug auf die Leichtigkeit der Beendigung ihrer Ruheperiode ganz verschieden.

Für die Einwirkung hoher Temperatur ist eine um so kürzere Zeit erforderlich, je höher die Temperatur ist. So waren für die Winterknospen von *Hydrocharis morsus ranae* bei der Anwendung des Warmbades im Herbst die in nebenstehender Tabelle angegebenen Badezeiten notwendig, um zu veranlassen, daß die Keimung der Knospen etwa 1 Woche später eintrat (VEGIS).

Die Temperaturwirkung auf die Beendigung der Ruheperiode zeigt also eine in diesem Ausmaß bei den meisten anderen physiologischen Prozessen nicht bekannte starke Temperaturabhängigkeit. Während bei den meisten Stoffwechselprozessen ein Temperaturkoeffizient zwischen 2 und 3 besteht (Verdoppelung oder Verdreifachung der Reaktionsgeschwindigkeit bei einer Temperaturerhöhung um 10°), ist aus den oben wiedergegebenen Zahlen ein  $Q_{10}$ -Wert von 58 abzulesen. Nun ist es gewiß voreilig, aus der Höhe eines Temperaturkoeffizienten sichere Schlüsse auf die Natur des zugrunde liegenden Prozesses ziehen zu wollen, da beim Zusammenwirken mehrerer chemischer Prozesse höhere Temperaturkoeffizienten entstehen können, als sie für den Einzelprozeß charakteristisch sind; aber ein so auffallend hoher Koeffizient wie der genannte

spricht doch für die Berechtigung der Vermutung, daß der Temperaturwirkung hier eine Koagulation oder Denaturierung von Eiweißsolen zugrunde liegt, Prozesse, denen in der Tat so hohe Temperaturkoeffizienten zukommen.

Demnach kann es sich, auch schon wegen der kurzen Zeit, während der die Temperatureinwirkung erforderlich ist, nicht so sehr um eine direkte Beeinflussung des Stoffwechsels handeln, durch die, wie mehrere Autoren annehmen, das Warmbad zur Beendigung der Ruheperiode führt. Sehr wohl aber können die genannten *kolloidchemischen Umwandlungen zur Freisetzung von Enzymen und dadurch zur Stoffwechselförderung, speziell zur Atmungssteigerung*, führen.

Diese Deutung wird auch noch durch Beobachtungen an den Ascosporen von *Neurospora tetrasperma* gestützt. Die Sporen keimen nur, wenn sie einige Minuten auf 52–60° erhitzt und dann wieder abgekühlt wurden (Abb. 17). Die Aktivierung kann nach einiger Zeit zurückgehen und dann erneut ausgelöst werden. Es ist nun bemerkenswert, daß als Wirkung der kurzdauernden Temperaturerhöhung eine Atmungssteigerung nachweisbar ist, die sich sehr wohl von der späteren, mit der Keimung eintretenden Atmungssteigerung unterscheiden läßt (Abb. 18).

Während eine *vorübergehende* Einwirkung extrem hoher oder sehr niedriger Temperatur bei nachträglicher Herstellung normaler Bedingungen die Ruheperiode beenden kann, vermag eine *längere* Einwirkung niedriger Temperatur gerade umgekehrt den Eintritt der Ruhe zu bedingen. Das gilt sogar so allgemein, daß man die Behandlung mit niedriger Temperatur als wichtigstes Mittel zur Einleitung der Ruhe und (im Zusammenhang damit) der Kälteresistenz betrachten darf. Niedrige Temperatur verursacht also die Plasmaeigenschaften, die wir als wesentlich für ruhende Zellen erkannt haben. Oft, aber nicht immer wird das erreicht, weil niedrige Temperatur die Bildung von Zucker aus Stärke fördert und dadurch dem Plasma auf osmotischem Wege freies Wasser entzogen wird (vgl. S. 10). Die unterschiedliche Kälteresistenz verschiedener Pflanzen kann sich geradezu daraus erklären, daß die Pflanze unter dem Einfluß niedriger Temperatur verschieden schnell und intensiv zur Zuckerbildung schreitet.

**Stimulationen durch Schädigungen.** Will man, von der naheliegenden Annahme ausgehend, daß die physiologische Grundlage der Aktivierung

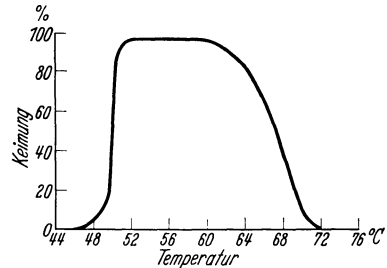


Abb. 17. Beispiel einer Entwicklungsanregung durch physiologisch extrem hohe Temperatur. Keimung (Ordinate) der Sporen von *Neurospora* nach 20minütiger Erhitzung auf die in der Abszisse genannten Temperaturen. Nach GODDARD.

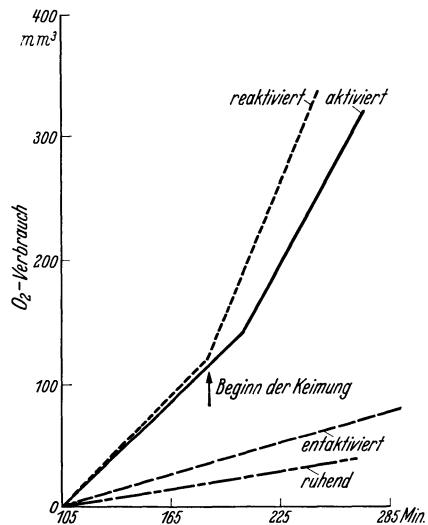


Abb. 18. Erklärung der Temperaturwirkung durch Atmungssteigerung. Atmung der Sporen von *Neurospora* ( $\text{mm}^3 \text{O}_2$ -Verbrauch), und zwar bei ruhenden Sporen, bei entaktivierten (erneute Rückkehr in den Ruhezustand durch vorübergehende Verhinderung der Atmung), aktivierten (Hitzebehandlung!) und erneut aktivierten. Vgl. auch Abb. 17. Nach GODDARD.

durch kurzdauernde extreme Temperaturen (Hitze oder Kälte) in allen Fällen mehr oder weniger gleichartig ist, die an den verschiedenen Ob-

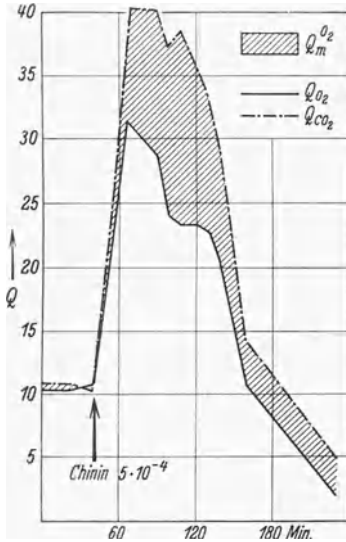


Abb. 19. Schädigung des lebenden Gewebes bedingt oft eine gesteigerte Fermenttätigkeit. Stoffwechselablauf in Rattenleberschnitten nach Zugabe von Chinin (also Schädigung durch Vergiftung). Sauerstoffverbrauch und  $\text{CO}_2$ -Abgabe steigen, letztere jedoch mehr (Überschuß: schraffiertes Gebiet); vor allem wird also die „Glykolyse“ gefördert. Nach DRUCKREY.

worden. Anscheinend wird beispielsweise die Amylase durch die Strukturzerstörung aus ihrer normalen Bindung im Protoplasma-Eiweißsystem gelöst und das Polysaccharid nunmehr in ein der Atmung und Gärung unmittelbar zugängliches Kohlehydrat verwandelt.

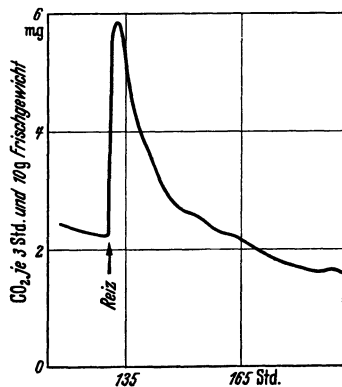


Abb. 20. Demonstration der in Abb. 19 dargestellten Erscheinung an pflanzlichem Gewebe. Atmungssteigerung im Blatt von *Prunus laurocerasus* infolge einer Biegung (mechanische Reizung) des Blattes. Abszisse: Zeit nach dem Abtrennen des Blattes. Nach ANDUS.

jekten gewonnenen Erfahrungen zu einem Bild vereinigen, so gelangt man zur Ansicht, daß primär eine kolloidchemische Umwandlung von Eiweißstoffen stattfindet, die dann eine Atmungssteigerung zur Folge hat; und die Atmungssteigerung ihrerseits stellt den Anfang zur Aufhebung der Ruhe dar. Diese Schlußfolgerung findet eine gute Stütze in der allgemeinen, bei den verschiedensten Untersuchungen aufgefundenen Gesetzmäßigkeit, daß jeder Außeneinfluß, der in starker Dosis zu merklichen Schädigungen führt, bei vorsichtiger Dosierung eine Förderung bedingt, der eine nur unbedeutende Schädigung vorhergeht (ARNDT-SCHULZESCHES Gesetz). Für die Entstehung dieser Gesetzmäßigkeit ist es offenbar wichtig, daß die Strukturzerstörung, die ja mit der groben kolloidchemischen Umwandlung notwendig eintritt, zur Beseitigung von Trennungen zwischen Ferment und Substrat führt. Und die Rolle solcher strukturell bedingten Trennung für die unterschiedliche Fermentaktivität ruhender und aktiver Organe haben wir ja schon früher hervorgehoben. Atmungs- und Gärungsförderung durch schädigende Eingriffe sind oft beobachtet

Eingehend ist neuerdings die Stoffwechselförderung durch Schädigung tierischer Gewebe beschrieben worden, wobei es sich speziell um eine mehr als 300 % betragende Förderung der Glykolyse handelt, so daß nach der Verletzung die  $\text{CO}_2$ -Abgabe einige Zeit den  $\text{O}_2$ -Verbrauch übersteigt (Abb. 19). Das zeigte sich in gleicher Weise unter dem Einfluß mechanischer und chemischer Schädigung. Über entsprechende Erfahrungen verfügen wir auch für höhere Pflanzen; beispielsweise vermag selbst geringe mechanische Einwirkung die  $\text{CO}_2$ -Abgabe pflanzlicher Gewebe um mehr als das Doppelte zu steigern (Abb. 20).

Oder: Bei Kartoffeln und Äpfeln bleibt die Bräunung trotz der Anwesenheit von Chromogen und Oxydasen in den Zellen nach der Ermöglichung des Sauerstoffeintritts ins Gewebe durch Zerschneiden aus, bzw. sie beschränkt

sich auf die beschädigten Zellen. Chromogen und Oxydasen sind also offenbar irgendwie durch semipermeable Membranen voneinander getrennt, und erst wenn wir diese Membranen zerstören (z. B. durch Behandlung mit Chloroformdämpfen) tritt die Bräunung ein (HARVEY).

Für die Richtigkeit der hier gegebenen Erklärung einer Stoffwechselförderung und Entwicklungsanregung durch extreme Temperaturen spricht eindringlich die Erfahrung, daß ein ähnlicher Effekt, wie ihn kurzdauernde Abkühlung oder Erhitzung bedingen, auch durch andere schädigende Eingriffe physikalischer oder chemischer Natur bei mäßiger Dosierung erreicht werden kann. Die Winterknospen von *Stratiotes* können durch Zerteilung in zwei oder mehr Stücke zur Beendigung der Ruhe veranlaßt werden (WIŚNIEWSKI); für andere Pflanzen gilt Ähnliches (SCHLUMBERGER); z. B. können *Syringa*-Knospen zur Entwicklung gebracht werden, wenn man sie durchlöchert (JACOBI), Kartoffeln, wenn die Epidermis gebürstet wird (KOLTERMANN).

Es scheint aber, daß bei solchen Entwicklungsanregungen außer der Freisetzung von Enzymen auch die Freisetzung von Hormonen, speziell von Wachstumshormonen, wichtig ist.

**Chemische Faktoren.** Die auffällige Wirkung von Giften, deren Bedeutung für die Unterbrechung der Ruhe lange bekannt ist und durch neuere Untersuchungen immer wieder ihre Bestätigung findet, können wir teilweise ähnlich erklären wie jene Temperatureinflüsse. Besonders wirksam ist Blausäure, unter deren Einfluß (1—2stündige Begasung) sich die Knospen von Laubhölzern selbst dann zur Entwicklung bringen lassen, wenn der Versuch während der tiefsten Ruhe, d. h. während der sog. Mittelruhe (im Winter) durchgeführt wird. Blausäure wirkt aber auch auf die schon mehrfach genannten Winterknospen von *Hydrocharis* fröhrtreibend. Außerdem sogar auf Samen; Weizen, der noch nicht nachgereift war, konnte, wenn die Früchte in trockenem Zustand mit Blausäure begast wurden (8 Vol.-% Blausäure im Luftraum während  $\frac{1}{2}$ —48 Stunden), zur verfrühten Keimung gebracht werden (HASSEBRAUK).

Für die Erklärung der Blausäurewirkung ist noch eine speziellere Theorie aufgestellt worden, die uns in mancher Hinsicht weiter führen kann. Blausäure ist ein typisches (die eisenhaltigen Fermente inaktivierendes) Atmungsgift. Bei einer Blausäurebegasung muß es daher zu einer *Anhäufung von Produkten der intramolekularen Atmung* kommen; und zwar auch dann schon, wenn die Blausäurekonzentration nicht zur Ausschaltung der Sauerstoffatmung ausreicht; denn sehr geringe Blausäurekonzentrationen, die die Atmung noch nicht beeinflussen, sind sehr wohl imstande, die normale, als PASTEUR-MEYERHOFSCHE Reaktion bekannte Resynthese von Spaltprodukten zum Kohlehydrat mittels der durch Oxydation gelieferten Energie zu hemmen. *Die Produkte der intramolekularen Atmung sind aber gute Entwicklungsanreger* (BORESCH). Besonders trifft das für den Azetaldehyd, aber auch für Alkohol und Säuren zu, die die Ruheperiode bei direkter Einwirkung auf die Pflanze ebenfalls abkürzen können, also fröhrtreibend wirken (HASSEBRAUK). Auch die Samenkeimung wird durch Azetaldehyddämpfe gefördert (NIETHAMMER). Die blattbürtigen Knospen an den festsitzenden Blättern von *Bryophyllum calicinum* können durch Injektion von Azetaldehyd, Brenztraubensäure, Äthylalkohol und Azeton zur Entwicklung angeregt werden (KAKESITA). Die durch diese Beobachtungen gewonnene Theorie hat man auf die Fälle auszudehnen versucht, in denen das Fröhrtreiben nicht mit Blausäure erreicht wird. Auch die physikalischen Treibmittel sollen nämlich



die Säure- bzw. Azetaldehydbildung in der Pflanze fördern. Bei der Kältebehandlung bliebe das Primäre auf jeden Fall die genannte Strukturzerstörung im Plasma, die zur Stärke-Zuckerumwandlung führt; aber der dabei entstandene Zucker soll wichtig werden, weil er das Material zur intramolekularen Atmung, also zur Säure- und Azetaldehydbildung liefert. (Direkte Glukoseinjektion wirkt ebenfalls.) Die Warmbadwirkung hat man in analoger Weise durch die Annahme erklärt, daß durch den Sauerstoffmangel des warmen Wassers die intramolekulare Atmung stark

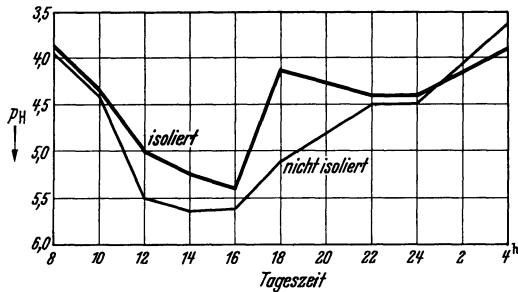


Abb. 21. *Bryophyllum calycinum*. In einem von der Pflanze isolierten Blatt ist der  $pH$ -Wert durchweg niedriger als in dem an der Pflanze verbliebenen Kontrollblatt. Angegeben sind die  $pH$ -Werte des 1. Tages nach der Isolierung. (Die außerdem erkennbare tagesperiodische Aziditätsschwankung ist bekanntlich eine normale Erscheinung bei *Bryophyllum*.) Die höhere Azidität des isolierten Blattes wirkt entwicklungsanregend oder ist doch Ausdruck von Stoffwechseländerungen, die zur Entwicklungsanregung führen. Nach KAKESITA.

Objekt kann auch die Säureanhäufung wichtig sein, die sowohl beim Isolieren der Blätter als auch nach Warmbadbehandlung beobachtet wurde (Abb. 21).

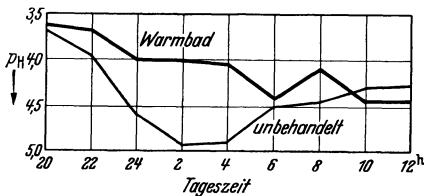


Abb. 22. Wie Abb. 21. Auch unter dem Einfluß des Warmbades entsteht eine Zunahme der Azidität und wiederum eine Entwicklungsanregung. Dauer des Warmbades von 20—4 Uhr, also 8 Stunden. Nach KAKESITA.

wir etwa berücksichtigen, daß ein Fröhrtreiben nicht nur durch warmes Wasser, sondern auch durch warme Luft, also ohne Sauerstoffmangel erreicht werden kann, so dürfen wir doch damit rechnen, daß diese hohe Temperatur ähnlich wie eine extrem niedrige Strukturzerstörungen bedingt, die den Stoffwechsel fördern, und an dieser Förderung ist erfahrungsgemäß die intramolekulare Atmung immer viel stärker beteiligt als die Sauerstoffatmung (DRUCKREY) (vgl. Abb. 19). Auch der Blausäure muß oft eine mehr indirekte Wirkung zugeschrieben werden, da sie ja schon auf trockene Samen wirkt und hier die einfache Ausschaltung einer Sauerstoffatmung nicht in Frage kommt. Der Sauerstoffentzug braucht ebenfalls nicht durch direkte Hemmung der Atmung wirksam zu werden. Sauerstoffentzug wirkt ferner indirekt schädigend auf die Zelle (sofern sie nicht nur latent lebt); aber auch in allen diesen Fällen

gefördert werde; der Stoffwechsel muß ja durch die Temperaturerhöhung beschleunigt werden, es fehlt aber der notwendige Sauerstoff zur normalen Atmung. So muß es auch hier zur Anhäufung der genannten Substanzen kommen, die z. B. in Samen nach Warmbadbehandlung tatsächlich festgestellt wurde (NIETHAMMER). Ebenso wurde in den Blättern von *Bryophyllum* nach dem Warmbad oder auch nach einem Aufenthalt in Wasserstoffgas eine Zunahme des Gehalts an Azetaldehyd und Alkohol gefunden. — Beim letztgenannten

Ganz so einfach werden die Dinge in der Wirklichkeit bestimmt nicht sein; aber im Prinzip ist hier wohl eine richtige Theorie gewonnen worden. Wir sollten nur beachten, daß es auf recht verschiedenem Wege zur Anhäufung von Produkten der intramolekularen Atmung kommen kann. Eine Hemmung der Sauerstoffatmung und auch eine Ausschaltung der PASTEUR-MEYERHOFschen Reaktion ist nicht unbedingt notwendig. Wenn

mehr indirekter Wirkung ist ja eine relative oder absolute Förderung der intramolekularen Atmung zu erwarten.

Worauf die entwicklungsanregende Wirkung von Produkten der intramolekularen Atmung beruht, läßt sich noch nicht entscheiden. Möglicherweise sind die Stoffe an der Bildung von Hormonen beteiligt, oder auch für die Synthese von Sekundärstoffen (Fetten, Phosphatiden, ätherischen Ölen, Eiweißen) wichtig. In diesem Sinne äußern sich RUHLAND und RAMSHORN, die kürzlich den interessanten Befund mitteilen konnten, daß auch normalerweise die aktiven meristematischen Gewebe im Gegensatz zum Dauergewebe eine starke intramolekulare Atmung (Gärung) aufweisen.

Die zahlreichen im Laufe der Zeit bekanntgewordenen Beispiele für Entwicklungsförderungen durch Verhinderung der Atmung, also durch relative Förderung der intramolekularen Atmung, können hier nicht aufgezählt werden. Erwähnt sei, daß gleichfalls ein Aufenthalt in Kohlensäure entwicklungsfördernd wirkt, so bei den Pykno-sporen von *Deuterophoma tracheiphila* (RABINOWIZ) und bei Kartoffeln (THORNTON), für die auch eine gleichartige Wirkung des Stickstoffs festgestellt wurde. Sodann mag die Wirkung von Äther hier genannt werden; durch Ätherisieren können z. B. *Syringa*-Knospen schon Mitte Oktober zum Treiben gebracht werden; der Erfolg läßt sich sowohl durch Begasung als auch durch Injektion erreichen (JOHANNSEN). Ferner ist Rauch wirksam. Bei Kartoffeln wurde unter anderem eine Treibwirkung von  $\text{ClCH}_2\text{CH}_2\text{OH}$ ,  $\text{NaSCN}$  und  $\text{NH}_4\text{CSNH}_2$  beobachtet, und dabei gleichzeitig eine Zunahme von Katalase und Peroxydase festgestellt [DENNY und MILLER (1)]. Am gleichen Objekt sind aber noch die verschiedensten anderen Stoffe wirksam, so die Dämpfe von Azeton, Benzol, Toluol, Allylsenfö, Essigsäure-Äthylester, Buttersäure-Äthylester, Äthylen, Propylen [DENNY und MILLER (1)]; auch Chloroform wirkt, z. B. nach einer Einwirkung von 0,005—0,02% während 24 Stunden, fröhntreibend auf Kartoffeln (KOLTERMANN).

Sofern diese Stoffe die intramolekulare Atmung nicht durch eine Hemmung der normalen relativ fördern, können wir die durch sie vermutlich bedingte Anhäufung von Gärungsprodukten anscheinend als Ergebnis eines gesteigerten Zuckergehalts betrachten. Bei *Solanum tuberosum* nimmt der Zuckergehalt um 100% zu (vor allem in den Knospen), wenn die Ruheperiode durch Behandlung mit derartigen Gasen abgekürzt wird (DENNY).

Bei Samen ist oft ein fördernder Einfluß der verschiedensten Stoffe beschrieben worden, unter denen wieder solche, die in größeren Konzentrationen giftig wirken, eine besondere Rolle spielen. Jedoch wurde der Erfolg solcher „Saatgutstimulation“ oft übertrieben. Auch wenn es, wie wir sahen, durchaus zutrifft, daß Gifte bei vorsichtiger Dosierung fördernd wirken können, bleibt doch zu berücksichtigen, daß es sich dabei stets um kurzdauernde Stimulierungen handelt und die günstige Wirkung keineswegs während der ganzen ontogenetischen Entwicklung fortbestehen kann; die angebliche beträchtliche Erntesteigerung durch Saatgutstimulation ist daher mit Recht abgestritten worden. Größere positive Erfolge der Saatgutstimulation sind vor allem dann zu erwarten, wenn die angewandten Stoffe durch die Abtötung von Schädlingen, etwa von Pilzsporen, wirksam werden.

Wenn anorganische Stoffe, wie namentlich mehrere Salze, z. B.  $\text{KCl}$ ,  $\text{CaCl}_2$ ,  $\text{NaCl}$ ,  $\text{MgCl}_2$ , auf das Austreiben von Knospen, sowie auf die Keimung von Pollenkörnern (JACOBI) günstig wirken, so muß man wohl in erster Linie der Beeinflussung des Kolloidzustandes eine Bedeutung zuschreiben; denn auf diesem Wege ist ja eine Erhöhung der Fermentaktivität möglich.

Bei den in der Literatur beschriebenen zahlreichen Wirkungen chemischer Agentien auf die Keimung darf nicht übersehen werden, daß es sich dabei oft weniger um die eigentliche Aufhebung der Ruheperiode als schon um eine Begünstigung der späteren Entwicklung handelt. Die benutzten Reizmittel sind zum Teil Stoffe, die für diese Entwicklung unerläßlich sind. Besonders auffällig sind derartige Erfolge dann, wenn es sich um zwar lebensnotwendige, aber nur in geringen Konzentrationen erforderliche Stoffe handelt. Ein interessantes Beispiel bietet die Wirkung von Borsäure auf die Keimung von Seerosenpollen. Schon überaus geringe Konzentrationen (bis herunter zu 0,00005%) wirken fördernd. Da die Borsäure nicht nur auf die Keimung, sondern auch auf das Pollenschlauchwachstum wirkt, darf man wohl annehmen, daß es sich hier um die Lieferung eines zur Entwicklung notwendigen Stoffes handelt (SCHMUCKER).

**Hormonale Wirkungen.** Einen ganz wesentlichen Faktor für die Überwindung von Ruheperioden haben wir noch nicht genannt: Die Beseitigung hemmender Einflüsse, die von angrenzenden oder auch von weiter entfernt liegenden Zellen ausgeübt werden. Einen derartigen Vorgang können wir beobachten, wenn eine Zelle oder ein Komplex von Zellen

aus dem natürlichen Zusammenhang herausgelöst wird. Die herausgelösten Zellen entfalten Potenzen, die vorher ruhten; es entstehen neue Organe, oftmals ein ganz neues Individuum; und an dieser Restitutionsleistung erkennen wir, daß die Potenzen in der Zelle sehr wohl noch vorhanden waren, obgleich sie sich im normalen Verlauf der Ontogenese überhaupt nicht entfalten; die Zelle ist totipotent geblieben. Freilich handelt es sich bei dieser Neuentfaltung schlummernder Potenzen doch schon oft um etwas anderes als bei der vorher untersuchten Aktivierung ruhender Zellen. Die zu Restitutionsleistungen schreitende Zelle braucht sich ja zuvor nicht im Zustand allgemeiner Ruhe befunden zu haben; sie konnte in anderer Hinsicht sogar recht aktiv sein. Die Untersuchung der Frage aber, wie es zu dieser auswählenden Entfaltung und Nichtentfaltung einzelner Potenzen kommt, gehört zur Entwicklungsphysiologie, sie braucht uns hier nicht ausführlich zu beschäftigen. Immerhin ist es auch für unsere Betrachtungen interessant, daß sich einige Parallelen zur Entwicklungsanregung völlig ruhender Zellen aufzeigen lassen. Dabei beginnen wir am besten mit der Betrachtung der Entwicklungsanregung von Organen, deren Aufgabe in der Pflanze überhaupt nur darin besteht, im Falle einer Beschädigung Restitutionsleistungen zu vollbringen. Solche Organe, die im normalen Getriebe des Lebensgeschehens kaum eine Rolle spielen und wohl auch hinsichtlich ihrer Stoffwechsellleistungen als weitgehend ruhend gelten müssen, sind z. B. Blattachselknospen, die verlorengegangene Sprosse ersetzen können. Wie zu erwarten, lassen sich solche Knospen, die normalerweise, also wenn eine Restitution nicht notwendig wird, in dauernder Ruhe verharren, durch ähnliche äußere Einwirkungen zur Entwicklung veranlassen, wie die vorher untersuchten Organe, die normalerweise nur eine vorübergehende Ruheperiode durchmachen. Man kann also Blattachselknospen durch Behandlung mit Blausäure, Äther, Chloroform, durch die Anwendung des Warmbades usw. auch dann zur Entwicklung bringen, wenn Restitutionen nicht notwendig sind. Das gilt analog für die meristematischen Komplexe auf den Blättern von *Cardamine pratensis* (HARIG) und, in geringerem Maße, für die Meristeme in den Blattkerben von *Bryophyllum*. Die Stimulationsmittel können auf diesem Wege die Entwicklung aber nur einleiten, wenn bereits Meristeme vorhanden sind. Zum Beispiel ist eine entsprechende Behandlung der *Begonia*-Blätter erfolglos, obgleich diese nach der Abtrennung von der Pflanze sehr lebhaft zu Restitutionen schreiten.

Aber auch in den Fällen, in denen es gelingt, die ruhende Potenz durch äußere Faktoren zur Entfaltung zu bringen, also bei Anwesenheit meristematischen, noch nicht in den Dauerzustand übergegangenen Gewebes, besteht immer noch die Frage, wie diese Anregung bei der normalen Restitution entsteht. Zum Teil hat man wiederum mit der Anhäufung von Produkten der intramolekularen Atmung gerechnet. In abgeschnittenen *Bryophyllum*-Blättern ist in den ersten Tagen nach der Isolierung eine Anhäufung von Azetaldehyd und Alkohol gefunden worden (KAKESITA); ebenfalls konnte Zuckerrückbildung und erhöhte Fermentaktivität sowie Säurebildung (Abb. 21) festgestellt werden (FREELAND; jedoch auch MEHRLICH). Aber ein allgemeinerer Erklärungswert kommt diesen Beobachtungen wohl kaum zu; die experimentelle Forschung hat gezeigt, daß noch ganz andere Umstände wichtig sein können.

Zu den Faktoren, die in den aus dem normalen Zusammenhang gelösten Geweben bzw. Organen eine Restitution auslösen, möchte man ja zunächst schon die Verwundung rechnen. Aber obwohl wir wissen, daß

durch eine Verwundung Hormone entstehen bzw. freigesetzt werden (Stoffe, die oft Eiweißabbauprodukte darzustellen scheinen), und diese Hormone auch imstande sind, in den an die Wunde angrenzenden Zellen Teilungen auszulösen, dürfen wir diesem Faktor anscheinend doch keine zu große Bedeutung zuschreiben. Bei *Begonia rex* und einigen anderen Pflanzen genügte nämlich schon die Eingipsung des Vegetationspunktes zur Auslösung der Restitution. Auch die Assimilatstauung, die in den ruhenden Zellen eintreten muß, wenn andere Organe, also namentlich der wachsende Sproß mit seiner Knospe entfernt werden, kann nicht entscheidend sein; denn es ist zwar eine gewisse minimale Nährstoffmenge nötig, wenn eine Restitution eintreten soll, aber eine engere Beziehung zwischen Assimilatmenge und Restitutionsbestreben ist nicht nachweisbar (HAGEMANN); selbst Hungerpflanzen sind zu den Restitutionsleistungen befähigt, *Drosera*-Blätter zeigten regenerative Sproßbildungen sogar dann, wenn sie (nach der Ablösung von der Mutterpflanze) hungerten und auch selber nicht assimilieren konnten (BEHRE).

So wurde man zwangsläufig zur Ansicht geführt, daß die Restitution in den meisten Fällen in erster Linie auf der Ausschaltung der normalen Korrelation zwischen den Teilen beruht, also auf der Verhinderung des Stoffaustausches, speziell des Hormonaustausches zwischen dem Vegetationspunkt und dem ruhenden Meristem in Knospen usw. Die hormonale Beziehung läßt sich beispielsweise schon beim Durchschneiden der Gefäßbündel aufheben, so daß auch hierdurch ein Austreiben der ruhenden Knospen veranlaßt werden kann [SNOW (1—3)]. Wir wissen jetzt, daß an dieser hormonalen Beziehung in erster Linie das Auxin, also das pflanzliche Zellstreckungshormon beteiligt ist; vom Vegetationspunkt wird es zu den ruhenden Knospen geleitet und kann dort seltsamerweise, obgleich es ja sonst wachstumsfördernd wirkt, das Austreiben verhindern. Abtrennung des Hauptvegetationspunktes bedeutet Unterbrechung des Hormonstroms, also Beseitigung der Hemmung (Abb. 23). Bei künstlicher Auxinzufuhr bleibt die Entwicklungshemmung trotz der Beschädigung der Pflanze bestehen (THIMANN und SKOOG; ferner LAIBACH, HITCHCOCK, DOSTAL u. a.). Wird beispielsweise ein Keimling von *Vicia Faba* dekapitiert und auf den Epikotylstumpf Wuchshormon aufgetragen, so wird das Austreiben der in den Kotyledonarachsen stehenden Knospen verhindert, während sie bei einfacher Dekapitation ohne Auxinbehandlung austreiben (MÜLLER). Ein derartiger Einfluß besteht nicht nur von der Endknospe auf die Seitenknospen, sondern z. B. auch von den Blättern zu den Achselknospen, so daß auch eine Entfernung des Blattes das Austreiben von Knospen zu veranlassen vermag (UHROVA; PLCH).

Dieses Prinzip ist sicher im ganzen Pflanzenreich verbreitet. Werden Zellen von Grün- oder Rotalgen plasmolysiert, also ihr Zusammenhang mit den Nachbarzellen des Fadens aufgehoben, so zeigen sie Regenerationsleistungen (MIEHE; CZAJA). Dabei kommt es auf die Plasmolyse selber nicht an; wenn man einzelne Zellen der Rotalge *Griffithsia Schousboei*



Abb. 23. *Phaseolus multiflorus*. Nach der Entfernung des Epikotyls treiben die Kotyledonarachsenknospen aus, weil die vom Auxin bedingte Hemmwirkung nunmehr fortfällt.

durch kurze Übertragung des Fadens in Süßwasser zum Platzen, also Absterben bringt, und den Faden dann wieder in Seewasser überträgt, beginnen die anderen Zellen auszuwachsen (Abb. 24).

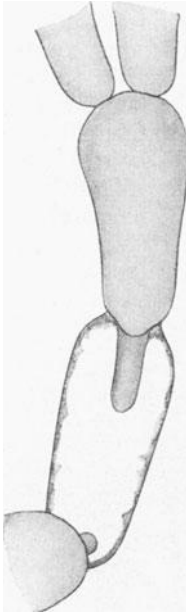


Abb. 24. *Griffithsia Schousboei*. Die Seewasseralge wurde wenige Minuten in Süßwasser gebracht, dadurch platzten einige Zellen. Die Aufhebung der Korrelation zwischen den Zellen führte dazu, daß nach der Rückübertragung in Seewasser Regenerationsschläuche getrieben wurden.  
Nach HÖFLER.

Diese Feststellung, daß es Hormone sind oder sein können, die die Entfaltung ruhender Potenzen verhindern, mag uns hier genügen; wir wollen uns nicht zu sehr ins Gebiet der eigentlichen Entwicklungsphysiologie hineinbegeben.

**Endogene Jahresrhythmik.** Schon mehrfach sind wir auf Erscheinungen gestoßen, die uns deutlich zeigten, daß wir den Wechsel von Ruhe und Aktivität nicht immer einfach aus einem Wechsel äußerer Faktoren erklären können. Wir erinnern uns an den Prozeß des Nachreifens der Samen; viele Samen und Sporen benötigen mehrere Monate, bevor sie das Maximum der Reaktionsfähigkeit auf äußere Faktoren erlangt haben. Auch bei der Betrachtung des Frühtreibens sahen wir, daß die Pflanze zu verschiedenen Zeiten, also bei verschiedenem inneren Zustand, auf gleiche äußere Faktoren verschiedenartig reagiert. Und zwar verändert sich der innere Zustand hier in der Weise, daß die Pflanzen im Herbst noch relativ leicht anzuregen sind, im Winter nur schwer, im Frühjahr wieder leichter. Solche Beobachtungen haben allmählich zur Erkenntnis geführt, daß sich ein Aktivitätswechsel auch allein aus inneren Ursachen, also unabhängig von dem Wechsel äußerer Faktoren, d. h. bei deren Konstanz vollziehen kann.

Gegen die Annahme einer lediglich aus inneren Ursachen möglichen Ruheperiode hat vor allem noch KLEBS Einwände erhoben; er wies darauf hin, daß selbst bei der Buche, die sich dem vorzeitigen Treiben gegenüber als am resistantesten erwiesen hatte, durch elektrische Dauerbeleuchtung eine Aktivierung, also ein Frühtreiben möglich ist. Aber die Tatsache, daß die Leichtigkeit der Beendigung der Ruhe durch Licht und andere Frühtreibemittel sehr vom Zeitpunkt des Versuchs abhängt, beweist

schon, daß auch unabhängig von den wechselnden äußeren Faktoren ein Aktivitätswechsel abläuft. Die an dieser Deutung vielleicht noch möglichen Zweifel werden durch das Verhalten der Laubbäume unter Bedingungen, bei denen die in Frage kommenden Faktoren überhaupt keinen Intensitätswechsel mehr aufweisen, behoben. Diese Bedingungen finden wir schon in den Tropen oft ausreichend verwirklicht. Natürlich sind auch hier äußere Faktoren, namentlich Licht und Temperatur, für den Ablauf der inneren Prozesse wichtig. Ändern sich Lichtintensität und Temperatur, so hat das sicher einen großen Einfluß auf die Geschwindigkeit der an der Herstellung und Beendigung der Ruhe beteiligten Prozesse. Wenn also behauptet wird, daß auch aus innerer Ursache ein Wechsel von Ruhe und Aktivität stattfindet, so soll das nur bedeuten, daß diesem Wechsel kein zeitlich ähnlicher Rhythmus im Ablauf der Umweltfaktoren entspricht.

Am aufschlußreichsten ist das Verhalten der aus temperierten Zonen stammenden Holzgewächse nach ihrer Übertragung in die Tropen; sie zeigen dort nämlich weiterhin den Wechsel von Ruhe und Aktivität. Das wurde z. B. an Buchen nach deren Anpflanzung in Java beobachtet.

Man findet sogar noch die gleichen Zustände der Blattentwicklung und des Blattfalls, wie sie für die gemäßigten Zonen charakteristisch sind. Und es ist nicht etwa möglich, für diesen Wechsel andere äußere Faktoren verantwortlich zu machen; denn die Rhythmik der Bäume verliert in den Tropengebieten ohne ausgesprochene Regenzeit jegliche Beziehung zur Jahreszeit; die Pflanzen verhalten sich also individuell sehr verschieden, weil eben keine Außenfaktoren bestehen, die wie in den gemäßigten Zonen den Beginn der Ruhe- bzw. Aktivitätsperiode auf bestimmte Jahreszeiten festlegen. Selbst die einzelnen Zweige eines Baumes oder Strauches können dabei ihre Selbständigkeit bewahren, so daß sie in einem bestimmten Zeitpunkt in ganz verschiedenen Entwicklungszuständen anzutreffen sind. Außerdem wird die Dauer von 12 Monaten für die Durchführung einer Vollperiode meist nicht mehr genau eingehalten.

Wenn wir in den gemäßigten Zonen ein genaues Einhalten der 12 Monate dauernden Periodizität beobachten, so ist das also nur eine Folge davon, daß die Innenrhythmik durch den Wechsel äußerer Faktoren so reguliert wird, daß sie sich diesen anpaßt.

Wie zu erwarten, findet sich eine Ähnlichkeit zwischen der Dauer der endogen angestrebten Rhythmik mit der Jahresdauer bei solchen Pflanzen, die nicht aus den gemäßigten Zonen stammen, sondern in den Tropengebieten mit gleichmäßiger Verteilung des Regens über das ganze Jahr heimisch sind, überhaupt nicht. Aber auch die in solchen tropischen Regionen heimischen Pflanzen zeigen eine, wenn



Abb. 25. Astindividualität bei *Firmiana colorata*, wachsend im gleichmäßig feuchten Tropenklima (Buitenzorg, Java). Der im Bild dargestellte Gesamtast ist zwar, wie die untere Figur zeigt, schließlich in allen Teilen dicht belaubt, aber die Laubentfaltung erfolgt doch, wie die obere (3 Monate früher aufgenommene) Figur zeigt, in den einzelnen Teilen des Astes selbständig.



Abb. 26. Individuelle Selbständigkeit im Periodizitätsablauf bei Bäumen im gleichmäßig feuchten Tropenklima. Zwei Exemplare von *Sindora* im Botanischen Garten zu Buitenzorg (Java). Der rechts stehende Baum ist gerade kahl, der links stehende frisch belaubt. Beim links stehenden Baum ist außerdem ein großer (nach hinten gerichteter) Ast hinsichtlich des Periodizitätsablaufs selbständig geworden; sein Laub ist schon weiter entwickelt als das des übrigen Baumes.

auch zumeist schneller als innerhalb von 12 Monaten ablaufende Rhythmik, die dann ebenfalls bei den einzelnen Individuen und den einzelnen Zweigen selbständig sein kann (Abb. 25 und 26). Diese Rhythmik braucht nicht notwendig zum Kahlstehen des Baumes oder einzelner Äste zu führen, kommt aber *wenigstens* (von selteneren Ausnahmen abgesehen) darin zum Ausdruck, daß die Neubildung von Blättern nicht gleichmäßig während des ganzen Jahres erfolgt. Der Zeitabstand zwischen zwei gleichen Entwicklungszuständen beträgt dabei oft nur wenige Monate, jedenfalls fehlt die Beziehung zur Jahresdauer (VOLKENS).

Genauer betrachtet erweist sich, daß auch bei vielen Bäumen unserer Breiten die Regulierung der endogenen Jahresrhythmik auf die 12-Monatsdauer nicht immer ganz vollständig ist; vielmehr kann endogen ein



Abb. 27. Astindividualität bei *Sarcocephalus*. In seiner Heimat (Celebes) treibt der Baum so einheitlich, wie die Bäume unserer Breiten, da der Wechsel von Trocken- und Regenzeit regulierend wirkt. Dieses Exemplar ist im gleichmäßig feuchten Tropengebiet (Buitenzorg, Java) angepflanzt; die Regulierung der endogenen Rhythmik fällt fort. Selbst kleinere Aststücke verhalten sich selbständig. Man sieht Stücke, die noch altes Laub tragen (links unten), andere, die kahl sind, und endlich solche, die junge Blätter verschiedener Größe tragen.

zweiter Trieb, „(Johannistrieb“) im Sommer, sogar im Hochsommer erfolgen; bei *Quercus pedunculata* wurden bis zu 5 Triebperioden gefunden (DOSTAL).

Auch in den Tropen kann statt der inneren Rhythmik, die nicht jahresperiodisch verläuft, eine 12 Monate erfordernde bestehen, wenn das durch das Walten von Trocken- und Regenperioden in der Heimat der betreffenden Art notwendig wird. Die Neubelaubung von Bäumen und Sträuchern in solchen Gegenden findet oft gegen Ende der Trockenperiode statt. Der endo-

gene Charakter dieser Ruheperiode zeigt sich in einer verminderten Treibmöglichkeit während ihres Bestehens (COSTER). Diese Bäume verhalten sich nach der Übertragung in gleichmäßig feuchte Tropengebiete ähnlich, wie es bereits für die unserer Breiten unter solchen Bedingungen angegeben wurde (Abb. 27).

Nicht nur an Bäumen und Sträuchern, sondern auch an zahlreichen anderen mehrjährigen oder überwinternden Pflanzen macht sich das Vorhandensein einer endogenen Jahresrhythmik deutlich bemerkbar. So etwa bei den schon erwähnten Winterknospen von *Hydrocharis*, die, wie die im Herbst zunehmende und im Frühjahr wieder abnehmende Leichtigkeit des Treibens zeigt, aus inneren Bedingungen eine der Winterzeit entsprechende Ruheperiode anstreben. An diesem Objekt kann sogar die Existenz einer endogenen Jahresrhythmik dadurch besonders anschaulich demonstriert werden, weil auch dann, wenn das Treiben wegen Lichtmangel in einem Jahr unterbleibt, die inneren Prozesse so weiter verlaufen, daß erst nach einem weiteren bzw. zwei weiteren Jahren, also jahresperiodisch eine Zeit leichter Treibfähigkeit wiederkehrt [SIMON (1)]. Es liegen Beobachtungen vor, nach denen selbst in den trockenen Samen

derartige Prozesse ablaufen, die Keimfähigkeit sich also jahresperiodisch verringert und wieder erhöht, *Alectorolophus hirsutus* (SPERLICH) und *Euryale ferox* verhalten sich so (Abb. 28).

Ferner können hier die überwinternden Zwiebeln und Knollen zahlreicher landwirtschaftlich und gärtnerisch wichtiger Pflanzen genannt werden, die namentlich in Holland eingehend hinsichtlich des Ablauf ihrer Rhythmik untersucht worden sind (BLAAUW, LUYTEN, HARTSEMA u. a.). Diese Untersuchungen beziehen sich unter anderem auf Hyazinthen, Tulpen, Convallarien, außerdem auf einige Holzgewächse wie *Syringa*, *Rhododendron*, *Azalea*, *Prunus* und *Pirus*. In allen Fällen ließ sich, den Erfahrungen älterer Autoren an gleichen oder anderen Objekten

entsprechend, der gewöhnliche Jahresrhythmus durch abnorme Außenbedingungen, namentlich durch eine Änderung des Temperaturverlaufs, weitgehend, aber nicht beliebig modifizieren. Der gesamte, normalerweise 1 Jahr dauernde Entwicklungszyklus konnte nur um etwa 4 Monate abgekürzt werden. Wurde eine weitergehende Abkürzung versucht, so machte sich die innere Rhythmik geltend, die einen langsameren Gang erstrebte.

Zur Vervollständigung des Bildes mag noch erwähnt werden, daß auch bei niederen Pflanzen, jedenfalls bei Moosen, eine endogene Jahresrhythmik nachgewiesen werden konnte (HAGERUP), die auch wieder in unperiodischem Tropenklima zutage tritt, wobei sich dann — ganz entsprechend den an höheren Pflanzen gewonnenen Erfahrungen — die einzelnen Individuen verschiedenartig verhalten. Übrigens zeigt die innere Rhythmik bei den Moosen oftmals noch insofern eine besondere Anpassung an die Umwelt, als innerhalb eines Jahres nicht ein Maximum und ein Minimum der Aktivität eintreten, sondern zwei Aktivitäts- und zwei Ruheperioden bestehen. Die erste, zum Frühjahrstrieb führende Aktivitätsperiode, beginnt schon im Winter oder im zeitigen Frühjahr; sie dauert etwa 3 Monate. Dann setzt eine Sommerruhe von 1–3monatiger Dauer ein, die dann durch den im Juni oder Juli beginnenden, auch wieder etwa 3 Monate dauernden Sommertrieb abgelöst wird; diesem folgt schließlich die Winterruhe. Hierin liegt insofern eine Anpassung an die Lebensbedingungen der Moose vor, als sie im Sommer infolge großer Trockenheit und infolge des Lichtmangels den die belaubten grünen höheren Pflanzen verursachen, schlechte Lebensbedingungen vorfinden, und sie daher sowohl das Frühjahrslicht als auch das Spätsommer- und Frühherbstlicht ausnutzen müssen.

Aber auch die Blütenpflanzen, speziell die Bäume, haben sich in den Eigentümlichkeiten ihrer endogenen Jahresrhythmik so weitgehend an die spezielle Form des jahreszeitlichen Wechsels der Lebensbedingungen angepaßt, daß schon aus diesem Grunde die Übertragung an einen anderen Standort sehr nachteilig sein kann (Abb. 29 und 30).

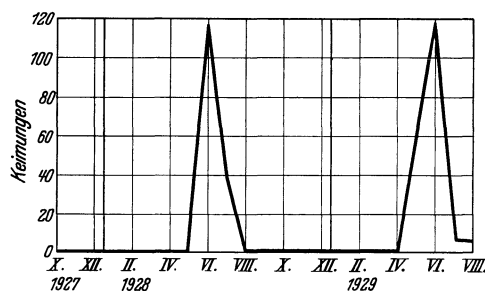


Abb. 28. Endogene Jahresrhythmik. Die Samen von *Euryale ferox* bedürfen einer Nachreife; und zwar kehrt in jedem Jahr etwa im Juni eine Periode der Keimfähigkeit wieder, im ausgewählten Beispiel auch schon im ersten Sommer nach der Ernte der Samen, d. h. nach 8monatiger Nachreife; unter anderen Bedingungen steigt die Keimfähigkeit erstmalig im zweiten Sommer. Ernte der Samen Oktober 1927. Auf der Ordinate ist die Anzahl in den einzelnen Monaten gekeimten Samen angegeben. Deren Gesamtzahl beträgt 792.

Nach Versuchen von OKADA.



Von ein und derselben Spezies liefern oftmals sowohl Samen aus Pflanzen südlicher Gegenden in nördlicheren als auch solche nördlicher Gegenden in südlicheren weniger kräftige neue Pflanzen als Samen aus Pflanzen des betreffenden Standortes selber. *Die Pflanzen haben sich* (wohl durch Selektion) *auf eine bestimmte Dauer der Vegetationsperiode, also auf eine bestimmte Dauer von Ruhe und Aktivität eingestellt.* Das wurde besonders deutlich bei Fichten und Kiefern ermittelt (LANGLET). Abb. 29 und 30 erläutern diese Einstellung und die Wirkungsweise eines fremden Klimas.

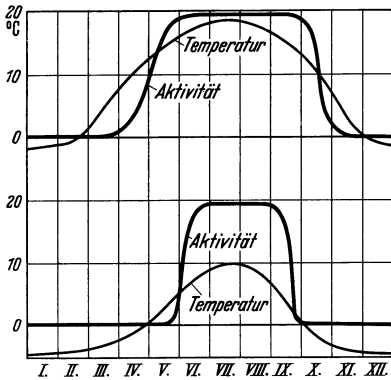


Abb. 29.

Abb. 29. Schema zur Erläuterung der Beziehung zwischen klimatischer und physiologischer Periodizität. Temperaturverlauf (schwache Kurve) und physiologische Aktivität eines Baumes (kräftige Kurve) in gemäßigter Zone (oben) und in polarer Region (unten). Die Temperaturen bedeuten Tagesdurchschnittstemperaturen; die Aktivität kann etwa Assimilationstätigkeit bedeuten. Man sieht, daß der Baum in der polaren Region seine Ruhe relativ früh (schon bei geringem Temperaturanstieg) abbricht, in gemäßigterer Gegend erst bei stärkerem Temperaturanstieg. Abszisse: Monate.

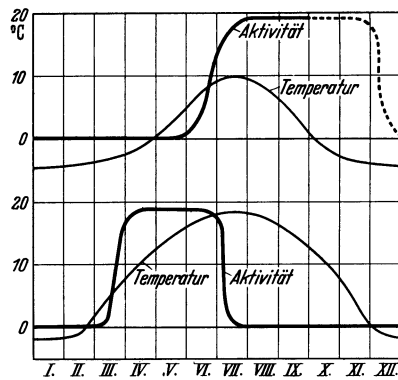


Abb. 30.

Abb. 30. Schema zur Erläuterung der Folgen fehlenden Angepaßtseins der endogen angestrebten Periodizität an die klimatische (vgl. auch Abb. 29). Verhalten eines Baumes südlicher Provenienz (gemäßigte Zone, s. Abb. 29, oben) in nördlicher (Polar-) Gegend (oben) und eines Baumes nördlicher Provenienz (s. Abb. 29, unten) in südlicher Gegend (unten). Schwache Kurve: Temperatur; kräftige Kurve: physiologische Aktivität. Im ersten Fall (oben) zeigt sich: Der Baum beendet seine Ruhe, wie es seiner Provenienz entspricht, erst relativ spät nach beginnendem Temperaturanstieg, befindet sich daher erst in voller Aktivität, wenn die optimalen Lebensbedingungen bereits überschritten sind; er hat außerdem (der langen Dauer seiner endogen angestrebten Aktivitätsperiode entsprechend) die Ruhe noch nicht wieder erreicht, wenn der Winter einsetzt; es kommt daher (während des mit gebrochener Linie gezeichneten Abschnitts der Aktivitätskurve) zur Schädigung durch Kälte oder sogar zum Absterben. Im zweitgenannten Fall wird die Ruhe relativ zu früh beendet, da der Baum in seiner eigenen Heimat darauf angewiesen ist, auf einen geringen Temperaturanstieg schnell mit dem Entwicklungsbeginn zu reagieren. Der Baum wird dadurch der Gefahr von Spätfrösten ausgesetzt, die in den südlicheren Gegenden noch wieder auf den Temperaturanstieg folgen können. Außerdem erreicht der Baum infolge der kurzen Dauer seiner endogen angestrebten Aktivitätsperiode nicht die optimalen äußeren Bedingungen; er kehrt zu früh zur Ruheperiode zurück, kann also, wenn er nicht durch die Spätfröste geschädigt wird, jedenfalls nicht den längeren Sommer ausnutzen. Abszisse: Monate.

Wir sehen an einem Beispiel (Abb. 31), daß auf einem Versuchsfeld bei 60° nördlicher geographischer Breite die aus nördlicheren Gegenden stammenden Kiefern leichter zugrunde gehen als die bei 60° heimischen. Andere Versuche zeigten, daß aber außerdem auch die aus südlicheren Gegenden stammenden Kiefern auf nördlicher liegenden Versuchsfeldern schlechter gedeihen als die aus der betreffenden nördlichen Gegend stammenden. Außer der unterschiedlichen Dauer der endogen angestrebten Vegetationsperiode ist dafür die unterschiedliche Treibgeschwindigkeit im Frühjahr ausschlaggebend. Die Pflanzen nördlicher Gebiete müssen naturgemäß bei einem geringeren Temperaturanstieg zu treiben beginnen (und dann außerdem schneller treiben) als die Pflanzen südlicherer Gegenden; denn eine Steigerung der Tagesdurchschnittstemperatur auf beispielsweise + 5° kann in einer nördlichen Gegend den Beginn des Frühjahrs bedeuten, braucht aber in einer südlicheren Gegend

nur eine vorübergehende Unterbrechung des Winters darzustellen. Die unterschiedliche Treibgeschwindigkeit zeigt sich dann besonders deutlich, wenn Pflanzen aus Saatgut verschiedener Provenienz auf ein und demselben Versuchsfeld verglichen werden. So ergab sich beispielsweise für *Pinus silvestris* folgendes Bild (LANGLET):

Diese Unterschiede in der endogen angestrebten Dauer der Vegetationsperiode und der Geschwindigkeit des Ansprechens auf den Temperaturanstieg sowie der Treibgeschwindigkeit sind in den Abb. 29 und 30 berücksichtigt; es geht daraus hervor, wie sehr solche

erblichen Verschiedenheiten eine Anpassung an die betreffende geographische Breite bedeuten, und warum eine Übertragung in andere geographische Breiten verhängnisvolle Folgen für die Pflanze haben kann.

Hier sei aber noch gleich erwähnt, daß für solche Entwicklungsstörungen nach der Übertragung in einen anderen Standort nicht nur das Mißverhältnis zwischen endogen angestrebter und äußerer Jahresrhythmik, sondern außerdem, wie wir bei der Untersuchung des sog. Photoperiodismus sehen werden, das Mißverhältnis zwischen endogen angestrebter und äußerer Tagesrhythmik verantwortlich ist.

Die Tatsache, daß die endogene Rhythmik zwar nicht immer, wohl aber bei den in geographischen Zonen mit ausgeprägter Jahresrhythmik äußerer Faktoren beheimateten Pflanzen, Perioden von ungefähr 12monatiger Dauer anstrebt, also von der Umwelt nicht hinsichtlich ihrer Dauer, sondern nur hinsichtlich des Zeitpunktes der einzelnen Phasen reguliert zu werden braucht (analog einer Uhr, die nur noch richtig gestellt werden muß), läßt die Frage entstehen, ob es sich um eine erbliche oder um eine im Laufe der Jahre individuell erworbene endogene Jahresrhythmik handelt.

Die Beantwortung gehört nicht so sehr hierher und soll daher nur kurz angedeutet werden. Einige Angaben von BORDAGE sprechen dafür, daß die Nachkommen von Pflirsichbäumen, die aus den gemäßigten Zonen in Gegenden ohne ausgeprägte Rhythmik äußerer Faktoren übertragen wurden, sofort immergrün waren. Daraus folgt aber doch wohl noch nicht die Nichterblichkeit der Jahresperiode. BORDAGES Angaben lassen nicht erkennen, ob hier nur (wie ich vermute) zu jeder Jahreszeit grüne Blätter am Baum gefunden wurden, oder aber wirklich jeder Zweig jederzeit grün war. Die oben erwähnten Erfahrungen an anderen Objekten lassen ja erkennen, daß die Jahresrhythmik der Entwicklung bei längerem Aufenthalt unter praktisch konstanten (nicht jahresperiodisch wechselnden) Außenbedingungen insofern schwer erkennbar wird, als sich die einzelnen Zweige selbständig verhalten, das ganze Individuum also zu

Provenienz		Nadellänge am 3. Juni in Prozent der Länge der ausgewachsenen Nadeln. Für alle Provenienzen wurde das gleiche Versuchsfeld benutzt
Ort	geographische Breite	
Alta . . .	70	50,0
Lappträsk .	66	36,0
Voss . . .	61	16,9
Karsholm .	56	9,6

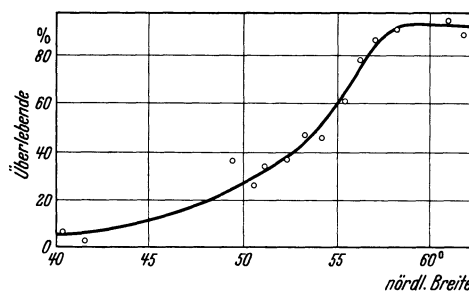


Abb. 31. Lebensfähigkeit von Kiefern (*Pinus silvestris*) verschiedener Provenienz (zwischen 40° und 62° nördlicher Breite) auf einem 60° nördlicher Breite gelegenen Versuchsfeld. Berücksichtigt sind 112 verschiedene Provenienzen; in der Abbildung wurden jedoch alle Provenienzen aus einem Intervall von zwei Breitengraden zusammengefaßt. Abszisse: Geographische Breite der Provenienz. Ordinate: Prozentsatz der 4jährigen noch lebend gebliebenen Kiefern. Auf dem Versuchsfeld wuchsen also die Kiefern am besten, die aus der geographischen Breite des Versuchsfeldes stammen.  
Nach SAMOFOL aus LANGLET.

jeder Jahreszeit im gleichen Entwicklungszustand anzutreffen ist und nur die einzelnen Zweige die Jahresrhythmik erkennen lassen. Es ist leicht verständlich, daß aus Samen gezogene Pflanzen, auf die niemals der die Rhythmik der einzelnen Zweige synchronisierende Einfluß äußerer Faktoren einwirkte, auch von vornherein die volle Selbständigkeit der einzelnen Zweige aufweisen. Umgekehrt liegen zahlreiche Erfahrungen vor, nach denen sich die Periodizitätseigentümlichkeiten der Bäume auch nach mehreren Generationen in fremdem Klima nicht ändern, so daß die Erbllichkeit jedenfalls sehr wahrscheinlich ist.

Freilich enthebt uns die Feststellung, daß wir es hier mit einer endogenen (und wahrscheinlich erblichen) Jahresrhythmik zu tun haben, nicht der Aufgabe, zu ergründen, wie eine solche innere Rhythmik physiologisch möglich wird. Diese Frage entsteht natürlich in ganz analoger Weise auch für die tropischen Gewächse, bei denen die Rhythmik schneller als im Laufe von 12 Monaten abläuft. Man hat zur Erklärung gern auf die Stoffwechselprozesse hingewiesen; es komme allmählich zur Anhäufung von Reservestoffen und das sei Ursache des Übergangs zur Ruhe. Reichliche Wasser- und Nährsalzzufuhr sei allgemein günstig für das Wachstum, während die Assimilationstätigkeit den Eintritt der Ruhe fördere. Schon KLEBS hat dem Verhältnis von Nährsalzen zu organischen Substanzen eine entscheidende Rolle zugeschrieben. Diese Auffassung hat auch manche experimentelle Stütze gefunden; z. B. die, daß an Assimilaten arme Zweige keine Ruheknochen ausbilden. Daß die Ruheperiode eine gewisse Zeit erfordert, hat man dadurch zu erklären versucht, daß während ihr oftmals Differenzierungsprozesse ablaufen. Das trifft in der Tat zu. Beispielsweise erfolgt in Tulpen- und Hyazinthenzwiebeln während der Ruheperiode die Anlage der Blätter und Blüten.

Aber wenn auch diesen Faktoren eine gewisse Bedeutung für den Verlauf der inneren Rhythmik zukommen wird, so dürften sie doch kaum das Entscheidende sein. Wir müssen bedenken, daß der Zeitpunkt des Eintritts der Winterruhe bei den Laubbäumen vielleicht etwas, aber doch nicht sehr weitgehend vorverlegt oder verzögert wird, wenn die Assimilationstätigkeit im Sommer besonders hoch bzw. niedrig war. Und daß für die Dauer der Winterperiode nicht etwa die Dauer der Differenzierungsprozesse entscheidend ist, erkennen wir aus der Möglichkeit, die Ruhe schon im Herbst, bevor sie überhaupt ihre größte Tiefe erreicht hat, d. h. vor Beginn eventuell stattfindender Differenzierungen zu durchbrechen.

Wirklich befriedigend kann hier nur eine Theorie sein, die alle Fälle umfaßt. Und es gibt ja sogar Organe, wie z. B. die erwähnten *Hydrocharis*-Knochen und die Samen mancher Arten, die auch ohne eine innere Rhythmik der auffälligeren Stoffwechsel- und der Differenzierungsprozesse eine endogene Jahresrhythmik zeigen, die dabei sogar nicht einmal eine Periodizität der Atmung erkennen lassen. Der ganzen Erscheinung muß also eine viel elementarere Eigenschaft des Plasmas zugrunde liegen. Und für diese Ansicht spricht wiederum die Erfahrung, daß das Vorkommen einer endogenen Jahresrhythmik nicht auf Pflanzen beschränkt ist, sondern auch für Tiere, z. B. für Zugvögel festgestellt wurde.

**Endogene Tagesrhythmik.** Auch beim Studium tagesperiodischer Prozesse hat sich gezeigt, daß der Wechsel in der Intensität physiologischer Aktionen nicht allein aus dem Wechsel äußerer Faktoren erklärbar ist. Gewiß sind auch hier wieder die äußeren Faktoren überaus wichtig. Aber

schon die tagesperiodischen Änderungen der Assimilationstätigkeit können wir nicht allein aus dem Wechsel der Lichtintensität erklären. Wir beobachten bei vielen Pflanzen auch bei gleichbleibender Lichthelligkeit gegen Mittag oder Nachmittag eine Abnahme der Assimilationsintensität. Ebenso wenig läßt sich die Stärke der Atmung aus der Höhe der Temperatur erklären; auch bei konstanter Temperatur bestehen tagesperiodische Atmungsschwankungen. Solche an den verschiedensten physiologischen Prozessen durchgeführten Untersuchungen zeigen, daß es ebenso wie eine endogene Jahresrhythmik auch eine endogene Tagesrhythmik gibt. Diese ist sogar, der leichteren experimentellen Untersuchung entsprechend, genauer bekannt, als die Jahresperiodizität.

Willkürlich bleibt es, an welchem der zahlreichen physiologischen Prozesse wir das Walten der endogenen Tagesrhythmik untersuchen, wir können die Wachstumsgeschwindigkeit (Abb. 32), die Häufigkeit der Kernteilungen (Abb. 33), die Permeabilität, die Menge abgeschiedenen Blutungssaftes oder die Hebungs- und Senkungsbewegungen mancher Blätter sowie das Öffnen und Schließen von Blüten zum Ausgangspunkt der Untersuchung wählen [BARANETZKY; STÄLFELT (1); KARSTEN; ROMELL; MEYER und DELEANO]. Das Studium der letztgenannten Vorgänge, also der Blattbewegungen, ist besonders günstig, weil sie quantitativ leicht zu verfolgen sind; so erklärt es sich, daß die endogene Tagesrhythmik in erster Linie durch ein Studium tagesperiodischer Blattbewegungen bekannt geworden ist. Auch diese Bewegungen werden natürlich, ebenso wie die anderen tagesperiodischen Prozesse, sehr weitgehend von äußeren Faktoren reguliert, den endonomen Faktor kann man also erst unter konstanten Außenbedingungen studieren. Unter solchen konstanten Bedingungen, namentlich nach der Ausschaltung des Licht- und Temperaturwechsels, sehen wir immer noch Bewegungen ablaufen, die annähernd tagesperiodisch verlaufen; aber eben nur annähernd, und dadurch, sowie durch die (analog zum Verhalten der Jahresrhythmik in den Tropen) völlige Selbständigkeit der einzelnen Individuen oder sogar der einzelnen Blätter bei der Ausführung der tagesperiodischen Bewegungen zeigt sich eindeutig ihr endogener Charakter. Es verhält sich nicht so, wie man zunächst gemeint hat, daß hier noch unbekannte äußere Faktoren, etwa solche elektrischer Natur im Spiel sind. — Für die endogene Tagesrhythmik konnte auch eindeutig gezeigt werden, daß es sich um eine erbliche Eigenschaft handelt.

So wie wir schon bei der Betrachtung der Entwicklungszyklen sahen, daß es Pflanzen gibt, die nicht eine 12monatige Periode, sondern eine nur wenige Monate dauernde anstreben, können wir auch Pflanzen beobachten, die statt des tagesperiodischen Aktivitätswechsels (oder neben ihm) einen noch schnelleren Wechsel von Ruhe und Aktivität vollziehen.

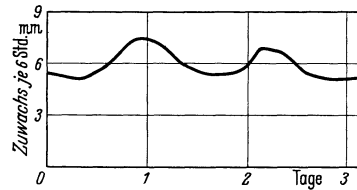


Abb. 32. *Helianthus annuus*. Endogene, ungefähr tagesperiodisch verlaufende Schwankungen der Wachstumsgeschwindigkeit einer etiolierten Pflanze bei konstanter Temperatur in der Dunkelkammer.

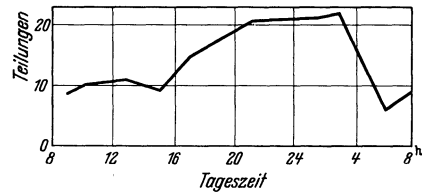


Abb. 33. Sproßvegetationspunkt von 4 Tage altem *Pisum sativum*. Tagesrhythmische Schwankungen der Kernteilungshäufigkeit bei konstanter Temperatur und Dunkelheit. Nach KARSTEN.

Als ein Beispiel sei die Schwankung der Wachstumsintensität von *Coprinus lagopus* erwähnt. Die Periodenlänge beträgt dabei 3,5—4,5 Stunden und der maximale Zuwachs in der Zeiteinheit liegt 2—300 % über dem minimalen (Abb. 34).

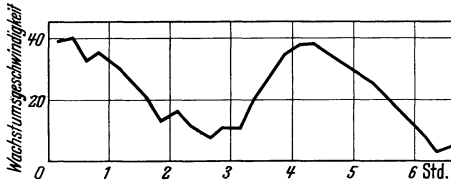


Abb. 34. *Coprinus lagopus*, im Dunkeln gewachsen. Abszisse: Zeit in Stunden. Ordinate: Wachstumsgeschwindigkeit in willkürlichen Einheiten. Endogene kurzperiodische Schwankungen der Wachstumsgeschwindigkeit. Nach BORRIS (1).

Bei der Suche nach den physiologischen Vorgängen, die eine derartige einige Stunden oder 24 Stunden betragende innere Rhythmik entstehen lassen, dürfen wir uns wieder nicht verleiten lassen, eine nur für wenige Pflanzen anwendbare Theorie aufzustellen. Die Theorie

muß wahrscheinlich auch noch die analogen Erscheinungen im Tierreich umfassen. Auch dort ist in neuerer Zeit mit ganz ähnlichen Methoden wie in der Pflanzenphysiologie die Existenz endonom tagesrhythmischer Prozesse festgestellt worden. Beispielsweise liegen Versuche an Tieren aus verschiedenen Klassen von den Insekten bis zu den Wirbeltieren über den tagesperiodischen Aktivitätswechsel, aber auch über den Verlauf der verschiedensten Stoffwechselprozesse vor (z. B. HEMMINGSEN und KRARUP).

Es scheint, daß man alle bei Tieren und Pflanzen gefundenen speziellen Tagesrhythmen des Stoffwechsels, der Bewegungen, des Wachstums usw. auf eine *endogene Tagesrhythmik der Atmung* zurückführen kann, so daß das interessanteste Problem für die weitere Forschung in der Frage nach der Entstehung dieser Atmungsrhythmik besteht. Ganz allgemein kann man nur sagen, daß durch länger dauernde Atmung ein Plasmazustand geschaffen wird, der auf die Atmung hemmend wirkt, diese wird also vermindert und nunmehr kann sich das Plasma allmählich erholen, wozu es etwa 12 Stunden benötigt, damit ist dann wieder die Bedingung für eine intensivere Atmung geschaffen, die etwa 12 Stunden anhalten muß, um das Plasma erneut zu ändern. — Jedenfalls liegen in dieser physiologischen Selbststeuerung lang- und kurzperiodischer endogener Rhythmen interessante biologische Probleme.

Eine Frage, die uns hier nicht eingehend zu interessieren braucht, besteht darin, wie sich die inneren erblichen Rhythmen im Laufe der Phylogenese der Jahres- bzw. Tagesrhythmik anpassen konnten. Man glaubte, hierin eine Vererbung von Modifikationen sehen zu dürfen. Aber das ist kaum richtig. Wir finden ja auch endogene Rhythmen, die in ihrer Periodenlänge erheblich von der Jahres- bzw. Tagesperiodizität abweichen. Diese Rhythmen dürften also ursprünglicher sein; und es ist im Laufe der Phylogenese in den Fällen, wo die Rhythmen biologisch wichtig sind, allmählich eine Selektion eingetreten, so daß bei den betreffenden Pflanzen nur die Rassen bestehen blieben, deren Rhythmen annähernd 12monatig bzw. 24stündig verlaufen. Und daß diesen inneren Rhythmen beim Zusammenwirken innerer und äußerer Faktoren eine hervorragende Bedeutung zukommt, daß sie also einen sehr erheblichen Selektionswert haben, werden wir hinsichtlich der Tagesrhythmik später sehen; hinsichtlich der Jahresrhythmik haben wir es bereits gezeigt.

### Literatur.

ALGERA: Rec. Trav. bot. néerl. **29**, 47 (1932). — ALJAWDINA: Beih. Bot. Zbl. **53**, 200 (1934). — ANDUS: New Phytologist **34**, 386 (1935). — ASAI: Jap. J. of Bot. **8**, 343 (1937). — ATABEKOWA: Protoplasma (Berl.) **25**, 234 (1936). — ATWATER u. RONA: Erg. Physiol. **3**, 1 (1904). — AXENTIEF: Beih. Bot. Zbl. **46** A, 119 (1929).

BAAR: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **121** (1912). — BARANETZKY: Mém. Acad. imp. Sci. St. Pétersbourg **27**, No 2 (1879). — BARTON: Contrib. Boyce Thompson Inst. **7**, 323, 379 (1935). — BEHRE: Planta (Berl.) **7**, 208 (1929). — BLAAUW, LUYTEN, HARTSEMA u. a.: Fortlaufend zahlreiche Veröffentlichungen in Proc. en Versl. Akad. Wetensch. Amsterd., Wis- en natuurkd. Afd., seit etwa 1923 bis zur Gegenwart. BORDAGE: Bull. sci. France et Belg., VII. s. **54** (1910). — BORESCH: Biochem. Z. **202**, 180 (1928). — BORRISS: (1) Planta (Berl.) **22**, 28 (1934). — (2) Ber. dtsh. bot. Ges. **54**, 472 (1936). — BORSOOK: Erg. Enzymforsch. **4**, 1 (1935).

COSTER: Ann. Jard. Buitenzorg. **33**, 117 (1923). — CROCKER: In DUGGAR: Biological Effects of Radiation, Vol. II, p. 791. New York a. London 1936. — CZAJA: Protoplasma (Berl.) **11**, 601 (1930).

DENNY: Amer. J. Bot. **16**, 326 (1929). — DENNY and MILLER: (1) Amer. J. Bot. **17**, 483 (1930). — (2) Contrib. Boyce Thompson Inst. **7**, 257 (1935). — DILLON-WESTON: Nature (Lond.) **2** (1931). — DOSTAL: Ber. dtsh. bot. Ges. **45**, 436 (1927). — DRUCKREY: Naturwiss. **23**, 796 (1935). — DUFT and THAKURTA: Trans. Bose Res. Inst. **10**, 73 (1937).

ERDMANN: Protoplasma (Berl.) **26**, 557 (1936).

FAUST: Bot. Gaz. **97**, 808 (1936). — FIRSOVA: Trudy prikl. Bot. (russ.). IV, Seed Sci. a. Seed Test. **2**, 121 (1937). — FLEMION: Contrib. Boyce Thompson Inst. **5**, 143, 161 (1933). — FLINT and MCALISTER: Smithsonian Miscell. Coll. **96**, Nr 2 (1937). — FREELAND: Amer. J. Bot. **20**, 467 (1933).

GASSNER: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. **28**, 350 (1910). — (2) Z. Bot. **7**, 609 (1915). — (3) Ber. dtsh. bot. Ges. **33**, 203 (1915). — GODDARD: J. gen. Physiol. **19**, 451 (1935).

HAGEMANN: Gartenbauwiss. **6**, 115 (1931/32). — HAGERUP: Danske Vidensk. Selsk., Biol. Medd. **11**, Nr 9 (1935). — HARDER: Jb. Bot. **58**, 237 (1919). — HARIG: Planta (Berl.) **15**, 43 (1931). — HARVEY: J. gen. Physiol. **5**, 215 (1922). — HASSEBRAUK: Angew. Bot. **10**, 407 (1928). — HEMMINGSEN og KRARUP: Danske Vidensk. Selsk., Biol. Medd. **13**, Nr 7 (1937). — HÖFLER: Flora (Jena) **27**, 551 (1934). — HOFFMANN: Jb. Bot. **2**, 331 (1860).

ILJIN: Protoplasma (Berl.) **29**, 105 (1933).

JACOBI: Österr. bot. Z. **75**, 29 (1926). — JÖNSSON: Handb. Fysiograf. Saellsk., Bd. 4. 1893. — JONES: Bot. Gaz. **85**, 314 (1928).

KAKESITA: Jap. J. of Bot. **5**, 219 (1930). — KESSLER and RUHLAND: Planta (Berl.) **28**, 159 (1938). — KIPP: Jb. Bot. **70**, 533 (1929). — KISSER u. POSSNIG: Beitr. Biol. Pflanz. **20**, 77 (1932). — KOCHS: Biol. Zbl. **15** (1895). — KÖCKEMANN: Beih. Bot. Zbl. **55** A, 191 (1936). KOLKWITZ: Bl. Gersten-, Hopfen- und Kartoffelbau **1901**. — KOLTERMANN: Angew. Bot. **9**, 289 (1927). — KONDO: Ber. Ohava Inst. landwirtsch. Forsch. **3**, 127 (1926). — KORIAKINA: Ann. Essais Semences **6**, 146 (1928). — KOSHIMIZU: Bot. Mag. (Tokyo) **50**, 504 (1936). — KURSSANOW: Planta (Berl.) **11**, 75 (1930). — KURZWELLY: Jb. Bot. **38**, 291 (1903).

LAIBACH, HITCHCOCK, DOSTAL u. a.: Literatur bei SCHLENKER: Die Wuchsstoffe der Pflanzen. München 1937. — LANGLET: Medd. Stat. Skogsförsöksanst. **1936**, H. 29, Nr 4 (dort umfangreiches Literaturverzeichnis). — LIPMAN: Plant Physiol. **11**, 201 (1936).

MAGNUS: Ber. bot. Ges. **38**, 19 (1920). — MAINX: Z. Bot. **24**, 481 (1931). — MAYER et PLANTEFOL: C. r. Acad. Sci. Paris **179**, 204 (1924). — MEHRlich: Bot. Gaz. **92**, 113 (1931). — MEISCHKE: Jb. Bot. **83**, 359 (1936). — METZNER: Biochem. Z. **224**, 448 (1930). — MEYER u. DELEANO: Z. Bot. **5**, 209 (1913). — MIEHE: Ber. dtsh. bot. Ges. **23**, 257 (1905). — MÜHLBAUER: Fermentforsch. **12**, 273 (1931). — MÜLLER: Jb. Bot. **81**, 497 (1935).

NIETHAMMER: Biochem. Z. **197**, 245 (1928). — NOBBE: Samenkde. **1876**. — NORD: Zum Mechanismus der Enzymwirkung. Stuttgart 1933.

OKADA: Sci. Rep. Tōhoku Univ. **5**, 41 (1930). — OKONUKI: Acta phytochim. (Tokyo) **9**, 267 (1937). — OPARIN: Erg. Enzymforsch. **3**, 57 (1934). — OPPENHEIMER: Energetik der lebenden Substanz; GELLHORN'S Lehrbuch der allgemeinen Physiologie. Leipzig 1931. — ORLOVA: Ann. Essais-Semences **6**, 146 (1928). — ORTH: Jb. Bot. **84**, 358 (1937).

PAECH: Planta (Berl.) **24**, 529 (1935). — PASTEUR: C. r. Acad. Sci. Paris **85**, 104 (1877). PLCH: Beih. Bot. Zbl. **55** A, 358 (1936). — POPCOV: C. r. Acad. Sci. URSS. **2**, 593 (1935). — POPTOFF: Beih. Bot. Zbl. **55** A, 311 (1936). — PRIESTLEY: New Phytologist. **29**, 316 (1930). PROTODJAKONOW u. PALEY: Bot. Z. (russ.) **22**, 141 (1937).

RABINOWIZ: Boll. Staz. Pat. veget. **11** (1931). — RODEWALD: Jb. Bot. **18**, 263 (1887). — ROMELL: Sv. bot. Tidskr. **12**, 446 (1918). — RUBNER: (1) Z. Biol. **30**, 73 (1894). — (2) Die Ernährungsphysiologie der Hefezelle. Leipzig 1913. — RUHLAND u. RAMSHORN: Planta (Berl.) **28**, 471 (1938).

SAPPER: Planta (Berl.) **23**, 518 (1935). — SCARTH and LEVITT: Plant Physiol. **12**, 51 (1937). — SCHAUMANN: Jb. Bot. **65**, 851 (1926). — SCHLUMBERGER: Angew. Bot. **8**, 262 (1926). — SCHMUCKER: Planta (Berl.) **23**, 264 (1934). — SCHWEIZER: Mitt. naturforsch. Ges. Bern **1932**. — SEILER: Beih. Bot. Zbl. **54** A, 235 (1936). — SIMON: (1) Jb. Bot. **68**, 149 (1928). — (2) Jb. Bot. **79**, 296 (1934). — SNELL: Ber. dtsh. bot. Ges. **50**a, 146 (1932). — SNOW: (1) Ann. of Bot. **39**, 841 (1925). — (2) Proc. Soc. Lond. B **108**, 305 (1931). — (3) Proc.

roy. Soc. Lond. B **111**, 86 (1932). — SPERLICH: Sitzgsber. Wiss. Wien, Akad. Math.-naturwiss. Kl. I **128**, 477 (1919). — STÄLFELT: (1) Sv. vetensk. Hdl. **62**, Nr 1 (1921). — (2) Biol. Zbl. **46**, 11 (1926). — STERN: Pflanzenethermodynamik. Berlin 1933.

THIMANN and SKOOG: Proc. roy. Soc. Lond. B **114**, 317 (1934). — THORNTON: Contrib. Boyce Thompson Inst. **5**, 471 (1933).

UHROVA: Planta (Berl.) **22**, 411 (1934).

VEGIS: Jb. Bot. **75**, 726 (1932). — VEH, v.: Züchter **8**, 145, 305 (1936). — VOLKENS: Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin 1912.

WALTER: Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung. Freising-München 1925. — WARTENBERG u. HEY: Phytopath. Z. **9**, 531 (1936). — WIŚNIEWSKI: Acta Soc. Bot. polon. **7**, 17 (1930).

ZEHER: Jb. Bot. **83**, 60 (1936).

## II. Wachstum.

Wir haben bisher den allgemeinen, sich nicht auf besondere Funktionen beschränkenden Wechsel in der Aktivität untersucht, also gefragt, wie eine Zelle überhaupt in den physiologischen Zustand gelangt, in dem sie bereit ist, ihre Potenzen zu entfalten. Nunmehr werden wir die Entfaltung spezieller Potenzen selber, nämlich derjenigen, die zu Wachstumsprozessen führen, genauer betrachten.

Das Wesentliche der als Wachstum bezeichneten Vorgänge kann von Fall zu Fall etwas ganz verschiedenes sein. In erster Linie erwartet man von einem Wachstumsprozeß, daß er mit einer Längen- oder Dickenzunahme, also einer Volumenvergrößerung des betreffenden Individuums oder Organs verbunden ist. Und die Volumenvergrößerung ist beim Wachstum irreversibel, oder doch jedenfalls nicht leicht, höchstens bei Vorgängen mehr oder weniger pathologischer Natur umkehrbar. Die bloße Wasseraufnahme in die Vakuole wird man also nicht schon als einen Wachstumsprozeß bezeichnen, wohl aber eine Wasseraufnahme, die mit irreversiblen Veränderungen des Plasmas oder der Zellwand verknüpft ist, wobei wieder vorausgesetzt wird, daß zu diesen Prozessen die Lebensfähigkeit der Zelle notwendig ist. Ein Trockensubstanzzuwachs ist mit dem Wachstum nicht notwendig verbunden. Wir kennen sogar Fälle, in denen starkes Wachstum mit einer Verminderung der Trockensubstanz parallel geht. Junge Keimpflanzen können selbst dann noch ein geringeres Trockengewicht aufweisen als vor der Keimung, wenn sie ihr Volumen bereits um das 10fache erhöht haben. Dagegen ist das Wachstum zumeist mit einer Zunahme der Wandsubstanz verknüpft; aber auch das ist nicht unbedingt notwendig.

Im ganzen genommen, bei der Betrachtung größerer Zeitabschnitte, besteht das Wachstum jedenfalls sowohl in einer Volumenvergrößerung als auch in einer Zunahme der Trockensubstanz des Plasmas und der Zellwände; in seltenen Extremfällen fast nur in einer Zunahme der Trockensubstanz.

### 1. Energetik des Wachstums.

**Exothermer Verlauf.** Nach unseren Betrachtungen über die Gültigkeit des 2. Hauptsatzes der Thermodynamik für das physiologische Geschehen muß sich, jedenfalls wenn die Veränderungen in der Umgebung berücksichtigt werden, das organische Geschehen im gesamten als ein freiwilliger, d. h. zur Aufhebung von Ungleichgewichten führender Prozeß nachweisen lassen. Ein physiologisches *Teilgeschehen* kann natürlich auch einen energetisch unfreiwilligen Prozeß darstellen; und eben dann ist zu seinem energetischen Verständnis die Berücksichtigung anderer,

mit ihm gekoppelter, Reaktionen notwendig. So scheint es gerade auch beim Wachstum zu sein. Man war bis in die jüngste Zeit hinein geneigt, den Wachstumsprozeß für sich als eine unfreiwillige Reaktion zu deuten, auf die sich also der 2. Hauptsatz erst anwenden lasse, wenn wir andere, das Wachstum erzwingende, freiwillige Reaktionen berücksichtigen.

Mit anderen Worten: Man wird nach dem 2. Hauptsatz wohl ohne weiteres erwarten, daß der Prozeß der Umwandlung sämtlicher am organischen Geschehen teilnehmenden Ausgangsstoffe (seien diese nun direkt aufgenommen oder vom Organismus selber aufgebaut) in die Endstoffe, also in die Stoffe des fertigen Pflanzenkörpers *und* die nach außen abgegebenen, freiwillig ist; man wird aber nicht unbedingt erwarten, daß auch ein Teilprozeß davon, nämlich der der Umwandlung des *Baumaterials* zum *Pflanzenkörper*, energetisch freiwillig ist.

Das bedarf noch einer näheren Erläuterung. Es leuchtet nach dem 1. Hauptsatz ein, daß die Energie des Baumaterials zuzüglich der Energie des erforderlichen Betriebsmaterials ebenso groß ist wie die Energie der Stoffe des aufgebauten Organismus zuzüglich der nach außen abgegebenen Energie. Bezeichnen wir die Energie als  $E$ , so ist also auf jeden Fall

$$E_{\text{Baumaterial}} + E_{\text{Betriebsmaterial}} = E_{\text{fertiger Organismus}} + E_{\text{abgegeben}}.$$

Wir betrachten dabei natürlich Bau- und Betriebsmaterial schon als fertig vorhanden.

Weiterhin ist nun nach dem 2. Hauptsatz folgende Beziehung selbstverständlich ( $E' = \text{arbeitsfähige Energie}$ ):

$$E'_{\text{Baumaterial}} + E'_{\text{Betriebsmaterial}} > E'_{\text{fertiger Organismus}} + E'_{\text{abgegeben}}.$$

Unsere Frage bedeutet nun, ob, wie oft erwartet wurde:

$$E'_{\text{Baumaterial}} < E'_{\text{fertiger Organismus}}.$$

Das wäre, wie gesagt, sehr wohl möglich, wenn eine derartige energetische Koppelung mit dem Betriebsstoffwechsel besteht, daß die dort freiwerdende Energie zwar größtenteils nach außen als Atmungswärme abgegeben, zum Teil aber in den Stoffen des aufgebauten Organismus gespeichert wird. Die experimentelle Prüfung erscheint zunächst schwierig, weil die Bestimmung der arbeitsfähigen Energie der einzelnen Substanzen eine nicht leicht zu lösende Aufgabe darstellt. Jedoch darf hier der physikalische Satz angewandt werden, daß bei niedrigen Temperaturen die arbeitsfähige Energie nicht erheblich von der gesamten Energie, die wir relativ leicht aus der Verbrennungswärme der betreffenden Substanzen bestimmen können, verschieden ist (Prinzip von THOMSEN und BERTHELOT). Es genügt daher, zu prüfen, ob der Prozeß der Umwandlung von Baumaterial in die Substanzen der fertigen Pflanze im üblichen chemischen Sinne endotherm oder exotherm ist, und dann als energetisch erzwungen bzw. freiwillig betrachtet werden darf. Die obengenannte, bis in die Gegenwart meist vertretene Ansicht:

$$E'_{\text{Baumaterial}} < E'_{\text{fertiger Organismus}}$$

entspricht also praktisch der Vermutung

$$E_{\text{Baumaterial}} < E_{\text{fertiger Organismus}}.$$

Für diese Vermutung spricht vor allem die lange bekannte Tatsache, daß *der Organismus für sein Wachstum Energie benötigt* und die Wachstumsgeschwindigkeit weitgehend der Energiezufuhr entspricht. Wir erkennen das aus der intensiven Atmung der wachsenden Organe und daraus, daß alle Faktoren, die die Atmung hemmen, auch das Wachstum



hemmen oder andererseits atmungsfördernde Faktoren, wie z. B. die Temperatur, jedenfalls oft auch die Wachstumsgeschwindigkeit erhöhen. Die Beziehung zwischen Atmungsintensität und Wachstumsgeschwindigkeit wird dadurch noch wichtiger, daß sie oft auch in feinen Einzelheiten zutrifft. Innerhalb einer Pflanze beobachtet man im allgemeinen zonale Atmungs-

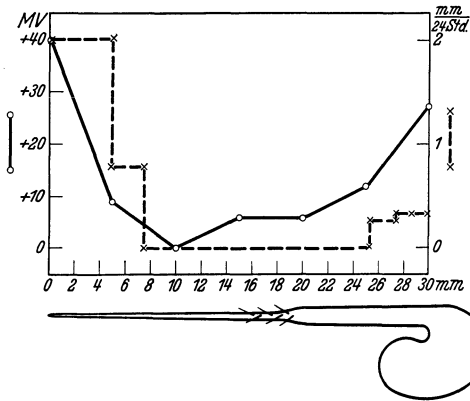


Abb. 35. Verteilung der elektrischen Potentiale und der Wachstumsgeschwindigkeiten über die ganze Pflanze von *Lupinus albus*. Ordinate: Spannung in Millivolt (ausgezogene Kurve) bzw. Wachstumsgeschwindigkeit (gestrichelte Kurve) der in der Abszisse angegebenen Zonen. Wachstumsgeschwindigkeit und Positivität gehen parallel. Nach RAMSHORN.

unterschiede, die den zonalen Unterschieden der Wachstumsgeschwindigkeit entsprechen, sofern nicht einzelne Zonen etwa darum eine stärkere Atmung bei schwächerem Wachstum zeigen, weil sie andere besondere Funktionen zu vollrichten haben. Zwar ist eine direkte Messung der Atmung einzelner Zonen meist schwierig und jedenfalls mit erheblichen Fehlerquellen verknüpft, aber wir verfügen doch über einige brauchbare indirekte Methoden. Zum Beispiel können wir den Erfahrungssatz benutzen, daß stark atmende Zonen gegen wenig atmende durchweg elektrisch positiv sind. Diese Regel läßt sich auch einigermaßen verständlich machen, weil die Atmung an der Entstehung der elektrischen Potentiale beteiligt ist, und zwar wohl schon insofern beteiligt ist, als sie für die Schaffung und Erhaltung der semipermeablen Grenzschichten wichtig ist und diese Grenzschichten wieder für die Herstellung von Ionenkonzentrationsdifferenzen, auf denen die bioelektrischen Potentiale beruhen, unerlässlich sind. Jedenfalls läßt diese Erfahrungsregel, daß Atmungsintensität und elektrische Positivität parallel gehen, eine andere Parallelität interessant erscheinen: nämlich die zwischen elektrischer Positivität und Wachstumsintensität, der also eine Übereinstimmung zentraler Atmungs- und Wachstumsunterschiede entsprechen muß. Die Regel ist an den verschiedensten Organen festgestellt worden (Abb. 35).

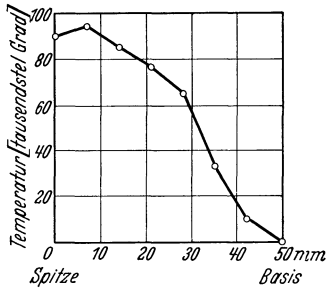


Abb. 36. Verteilung der Ruhetemperaturen an einem Epikotyl von *Vicia Faba*. Abszisse: die einzelnen Zonen des Epikotyls (mm), Ordinate: Temperaturdifferenz in  $0,001^\circ$  (also vergleichen mit der Temperatur der Basis). Die Spitze (wachsend!) hat eine fast  $0,1^\circ$  höhere Temperatur, intensives Wachstum ist also an starke Atmung gebunden. Nach DRAWERT.

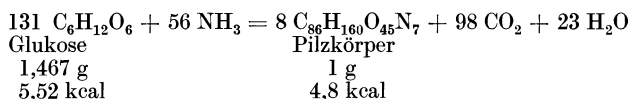
festgestellt worden (Abb. 35). Noch besser ist es, ein anderes Kriterium der Atmungsintensität zu benutzen: Die Wärmeproduktion. Je stärker eine Pflanze oder eine Zone der Pflanze atmet, um so stärker wird auch ihre Wärmeabgabe sein. Dabei ist die Temperaturerhöhung der Pflanze durchweg nur gering, sie läßt sich aber elektrisch mit Hilfe von Thermoelementen gut messen. Auch mit diesem Verfahren findet man wieder durchweg eine Parallelität zwischen Atmungs- und Wachstumsintensität (Abb. 36).

So ist es also begreiflich, daß man den Wachstumsprozeß als eine endotherme Reaktion aufgefaßt hat. Diese Ansicht mußte jedoch, besonders unter dem Eindruck von Versuchen an Pilzen, fallengelassen werden [MOLLIARD; TERROINE und WURMSER (1, 2)]. Die Versuche haben über-

einstimmend ergeben, daß von der Atmungsenergie nichts im Organismus gespeichert wird. Bei dem genauer untersuchten *Aspergillus niger* wird sogar mehr Wärme an die Umgebung abgegeben, als dem aus dem Zuckerverbrauch errechneten Energieumsatz entspricht (ALGERA). *Der Vorgang des Pilzwachstums ist also eine exotherme Reaktion:*

$$E_{\text{Baumaterial}} > E_{\text{fertiger Organismus.}}$$

Das hat vor allem auch TAMIYA in eingehenden Untersuchungen an *Aspergillus oryzae* gezeigt [TAMIYA (2)]. Der Wachstumsprozeß läßt sich hier, wenn Glukose als Ausgangsmaterial geboten wird, etwa durch folgende Gleichung darstellen, in der man die eben gegebene Formulierung sofort wiedererkennt:



Bei der Aufstellung dieser groben Gleichung werden einige Fehler in Kauf genommen, so vor allem durch die Vernachlässigung des mit der  $\text{NH}_3$ -Bindung verknüpften Energiewechsels; jedoch ist der Fehler sicher nicht groß; die bei der  $\text{NH}_3$ -Bindung erforderliche Energie wird zum Teil ausgeglichen, weil die aus der  $\text{NH}_3$ -Verbindung freiwerdende Säure in einem exothermen Prozeß wieder eine andere Bindung eingeht und dadurch Energie freigesetzt wird, die jener erforderlichen ungefähr entsprechen dürfte.

Die Gleichung zeigt den exothermen Charakter des Wachstums so klar, daß der gemäß dem genannten Prinzip von THOMSEN-BERTHELOT nur kleine Fehler bei der Vernachlässigung des Unterschiedes von arbeitsfähiger und gesamter Energie nicht bedenklich ist.

Jedoch darf dieses Resultat nicht darüber hinwegtäuschen, daß einzelne Teile des Wachstumsprozesses sehr wohl endothermer Natur sein können und zweifellos auch sind. Dann bleibt der Gesamtwachstumsprozeß energetisch immer noch ohne Energielieferung durch andere Prozesse verständlich, weil die für solche Teilreaktionen notwendige Energie von den anderen, exothermen, Teilreaktionen des Wachstumsprozesses geliefert werden kann. Man braucht sich eine solche energetische Verknüpfung nicht etwa so vorzustellen, daß zwei selbständige Teilprozesse, ein exothermer und ein endothermer, gleichzeitig verlaufen und sie nur durch die Energieübertragung vom einen zum anderen zusammenhängen. KLUYVER hat gegen diese, aus der üblichen Formulierung über den energetischen Zusammenhang zwischen freiwilligen Prozessen (etwa Oxydationen) und endothermen Synthesen oft gefolgerte Anschauung den Einwand erhoben, daß eine derartige Verknüpfung an einen gemeinschaftlichen Katalysator beider Reaktionen gebunden sei, wir aber über die Möglichkeit solcher Prozesse nichts wissen. Jedoch sind die synthetischen Leistungen sehr wohl begreiflich zu machen, wenn wir von der begründeten Annahme ausgehen, daß die energiereichen Stoffe aus den energiearmen nur bei Prozessen entstehen, in denen zugleich (also im selben Prozeß) energiearme aus energiereichen hervorgehen. Also nur ohne genaue Kenntnis des Gesamtgeschehens im Organismus sieht es so aus, als finde eine Energieübertragung zwischen stofflich getrennten Reaktionen statt. Das heißt, selbst dann, wenn etwa beim Wachstum aus einem energiearmen Stoff ein energiereicherer entsteht, brauchen wir noch nicht anzunehmen, diese Umwandlung geschehe in einem endothermen, für sich isoliert bestehenden Teilprozeß des Wachstums. Wie dem aber auch sei: Für die Annahme, der Gesamtwachstumsprozeß erfordere eine Energiezufuhr, besteht kein unmittelbar aus den Hauptsätzen der Thermodynamik ableitbarer Grund.

**Gründe des Energiebedarfs.** Wenn trotz des exothermen Charakters des Gesamtwachstumsprozesses für dessen Ermöglichung eine Energiezufuhr unerlässlich ist, so können wir das nur durch die Annahme verstehen, daß die Atmungsenergie (im ganzen betrachtet) nicht im Organismus gespeichert wird, sie vielmehr die *Bedingungen* schafft und erhält, die jenen exothermen Prozeß ermöglichen. Je komplizierter eine Leistung ist, um so mehr wird für ihre Durchführung auch eine *komplizierte und labile Struktur* erforderlich sein. Es ist eine besondere Verteilung und Beschaffenheit der Plasmateilchen, ein leichtes Ansprechen aufeinander, d. h. eine hohe Labilität erforderlich. Wir sahen ja schon früher, daß hohe Funktionsbereitschaft und Aktivität eine hohe Labilität voraussetzen, und demgemäß auch eine intensive Erhaltungsatmung notwendig machen. Die lediglich zur Erhaltung dienende Atmungsenergie aber wird schließlich restlos als Wärme nach außen abgegeben; sie führt ja nicht zu einer Energieanreicherung des betreffenden Systems.

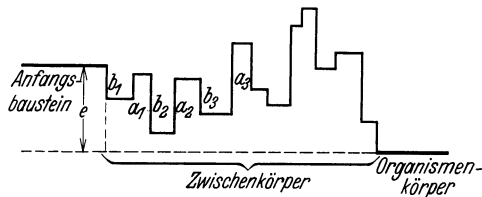


Abb. 37. Schema der Energieniveaueänderungen beim Wachstumsvorgang eines Pilzes. Der Wachstumsprozeß verläuft im gesamten gesehen exotherm. Das heißt, das Energiegefälle sinkt bei der Umwandlung der Bausteine in den fertigen Organismenkörper um den Betrag  $e$ . Trotzdem ist für den Wachstumsprozeß ein Energieaufwand erforderlich, und zwar unter anderem für intermediäre Erhöhungen des Energieniveaus (Aktivierungen); es sind also für die Teilprozesse Energiezufuhren  $a_1 \dots$  notwendig; die Aktivierungsenergien werden aber als Wärme wieder abgegeben ( $b_1 \dots$ ). Vgl. auch Abb. 38. Nach TAMIYA.

Auch der nichtwachsende Organismus verbraucht natürlich Energie zur Erhaltung; je intensivere Wachstumsleistungen er zu vollziehen hat, um so höher muß auch seine Labilität und demgemäß der Energieaufwand zur Erhaltung der labilen Strukturen sein.

Die wachsende Zelle muß aus zwei Gründen intensiv atmen. Erstens, weil das Wachstum an ein labiles System gebunden ist und diese Labilität (wie auch für andere Arbeitsleistungen) erhalten werden muß; zweitens aber noch,

weil die Aufbaureaktionen selber trotz ihres exothermen Charakters an vorübergehende Aktivierungen von Zwischenkörpern (also vorübergehende Energiehübe) gebunden sind (Abb. 37 und 38). Sehr häufig bedürfen Stoffe erst der Zufuhr einer *Aktivierungsenergie*, bevor sie chemische Reaktionen eingehen. Der besondere, für die Ermöglichung des Wachstumsvorganges notwendige Energieaufwand, also die sog. Aufbauatmung, ist begreif-

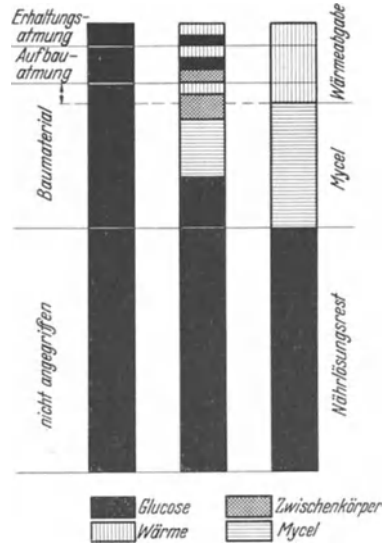
licherweise um so größer, je träger das System ist. So verstehen wir, daß die Aufbauatmung um so größer sein muß, je geringer die Erhaltungsatmung ist (die ja ihrerseits der Labilität parallel geht). Das kann nebenstehende Tabelle für *Aspergillus oryzae* (nach TAMIYA) zeigen, in der die Atmung durch den Sauerstoffverbrauch (ccm je 1 g Pilz je Stunde) bestimmt ist.

Atmung von <i>Aspergillus oryzae</i> .		
Kulturralter Stunden	Aufbauatmung	Erhaltungsatmung
62—70	167	16,1
70—78	124	18,6
78—86	213	15,8
86—94	250	15,2
94—102	986	6,4

Wir sehen, daß die Bildung einer bestimmten Menge Pilzkörper bei älterem Mycel mehr Energie erfordert als bei jungem, und diesen Unterschieden entsprechen Differenzen in der Höhe der Erhaltungsatmung. Dem könnte man übrigens mit Vorsicht auch Erfahrungen an höheren Pflanzen zur Seite stellen: Bei *Avena*-Koleoptilen nimmt die Geschwindigkeit des Streckungswachstums mit zunehmendem Alter der Pflanze

schneller ab als die Intensität der Atmung [BONNER (3)]. Eine bestimmte Zuwachsgeschwindigkeit erfordert also auch hier anscheinend einen größeren Energieaufwand, je mehr die Labilität der Zellen gesunken ist.

Abb. 38. Schematische Darstellung der Energietransformationen beim Wachstumsvorgang, erläutert am Wachstum eines Pilzmycels in einer Glukosenährlösung. Die Säulen stellen Energien dar, und zwar vor Beginn des Wachstums, in einem Zwischenstadium und im Endstadium. Links ist gezeigt, wie man sich die Nährlösung aufgeteilt denken kann in je einen Betrag für die Erhaltungsatmung, die Aufbauatmung, für den Aufbau des Mycels selber und in einen Betrag, der während der Versuchsdauer nicht angegriffen wird. Letzterer ist mitgezeichnet, um diese Abbildung als Spezialisierung von Abb. 1 erkennen zu können. Bei dem in der mittleren Säule dargestellten Stadium ist ein Teil der für die Erhaltungs- und Aufbauatmung dienenden Energie nach beendeter Arbeitsleistung bereits in Wärme umgewandelt, also abgegeben worden. Von der Energie für die Aufbauatmung ist außerdem ein Teil als Aktivierungsenergie in die Zwischenkörper des Aufbaus eingegangen. Von der Energie des Baumaterials ist auch nur noch ein Teil an Glukose gebunden, ein anderer Teil ist bereits in fertiges Mycel eingegangen, ein dritter in Wärme transformiert. Diese Vorgänge gehen weiter bis zur Erreichung des rechts dargestellten Stadiums. Man sieht, daß nicht nur die Energie des Atmungsmaterials, sondern auch ein Teil der Energie des Baumaterials in Wärme transformiert wird. Der Doppelpfeil entspricht dem der Abb. 37.



**Beeinflussungen der Energieausnutzung.** Daß der Wachstumsprozeß an viel labilere Bedingungen geknüpft ist als etwa ein einfacher Abbauvorgang wie die Atmung, geht auch aus der *leichten Beeinflußbarkeit der Ausnutzung der Atmungsenergie* für den Wachstumsprozeß hervor. Bestimmte äußere Einflüsse können sehr wohl die Atmung unverändert oder wenig verändert bestehen lassen, aber ihre Ausnutzung für das Wachstum mehr oder weniger verhindern, so wirken z. B. bei *Aspergillus niger* Phenylurethan, Kohlenoxyd und Natriumfluorid (YAMAMOTO). Auch durch Schaffung einer für das Wachstum ungünstigen Wasserstoffionenkonzentration kann man erreichen, daß das Wachstum bei unveränderter Atmung stark reduziert wird; das konnte bei *Avena*-Koleoptilen durch Übertragung in neutrale Lösung erzielt werden. Die Atmung war bei  $p_H$  7,2 ebenso intensiv wie bei  $p_H$  4,1, die Zuwachsgeschwindigkeit aber auf 30 % gesunken.

Auch die Temperatur beeinflusst sehr den Grad der Energieausnutzung für das Wachstum. Obwohl Wachstum und Atmung mit zunehmender Temperatur zunächst dauernd weiter steigen (solange nicht schädigende Temperaturen bestehen), erreicht doch der Quotient Wachstumsgröße/Atmungsgröße bald ein Maximum; dieses liegt für *Aspergillus niger* bei 25°, bei höheren und niedrigeren Temperaturen wird die Energie also weniger gut verwertet (YAMAMOTO). Für Bakterien liegen entsprechende Angaben vor; bei einer optimalen mittleren Temperatur ist ein Minimum von Zucker erforderlich, um eine Zellverdoppelung zu erreichen (Abb. 39). Für eine höhere Pflanze zeigt Abb. 40, daß die Atmungsenergie bei hoher Temperatur nicht mehr für das Wachstum verwertbar ist.

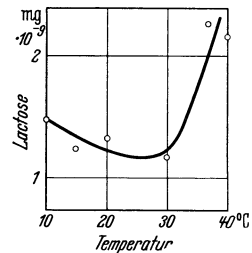


Abb. 39. *Lactobacillus acidophilus*. Beeinflussung der Energieausnutzung im Wachstumsvorgang durch die Temperatur. Bei einer mittleren Kulturtemperatur ist ein Minimum von Laktose für die Verdoppelung einer Zelle erforderlich. Die für diesen Prozeß notwendige Laktosemenge ist auf der Ordinate, die Temperatur auf der Abszisse angegeben. Nach FOTOR und RAHN.

Übrigens ist nicht jeder energieliefernde Prozeß imstande, das Wachstum zu ermöglichen. So ist das Wachstum mit Hilfe der bei Gärungs-

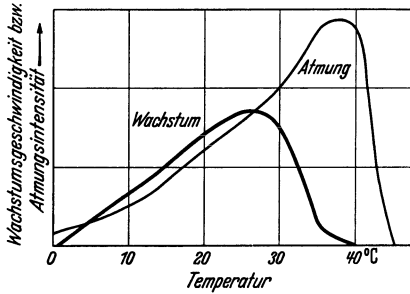


Abb. 40. *Phaseolus multiflorus*. Abhängigkeit des Wachstums (der Streckung) und der Atmung (CO<sub>2</sub>-Abgabe) von der Temperatur. Die Pflanze wurde vor dem Versuch bei 20° gehalten; dann erfolgte 2 Stunden lang bei den in der Abszisse angegebenen Temperaturen die Messung der Streckungsgeschwindigkeit und der Atmung. Bei hoher Temperatur kann die Atmungsenergie also nur noch wenig oder gar nicht mehr zum Wachstum verwertet werden.

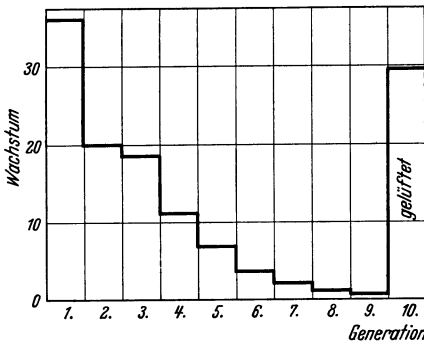


Abb. 41. *Saccharomyces cerevisiae*. Eine besonders sauerstoffbedürftige obergärige Bierhefe wurde mehrere Generationen hindurch anaerob kultiviert; schließlich wurde gelüftet. Das auf der Ordinate angegebene Wachstum wird unter anaeroben Bedingungen immer schwächer, erreicht aber nach der Lüftung wieder einen hohen Wert. Nach Versuchen von WINDISCH.

*Aspergillus oryzae*, Ausnutzung verschiedener C-Quellen.

C-Quelle	Verbrennungswärme des fertigen Pilzkörpers
	Verbrennungswärme des verbrauchten C-Materials
Glukose . . .	0,48
Saccharose . .	0,48
Dioxyaceton .	0,43
Glyzerin . . .	0,37
Äthylalkohol .	0,28

prozessen gelieferten Energie im allgemeinen nicht durchführbar. Das gilt ganz besonders für höhere Pflanzen, die bei sehr geringen Sauerstoffmengen höchstens noch geringe Zeit wachsen [LEHMANN (1)] (zum Teil kann man dafür allerdings auch Schädigungen durch Gärprodukte verantwortlich machen). Aber selbst Pilze sind für ihr Wachstum durchweg auf die Sauerstoffatmung angewiesen, so z. B. nach TAMIYA der genannte *Aspergillus oryzae*. Sogar bei einem so typischen Gärungsorganismus wie der Hefe ist der Sauerstoff für die Vermehrung zum mindesten sehr günstig (WINDISCH; KOCH) (Abb. 41). Die Sauerstoffnotwendigkeit beruht bei der Hefe auch nicht etwa nur darauf, daß mit Hilfe des Sauerstoffs Wachstumshormone gebildet werden müssen; denn für die Vermehrungstätigkeit scheint die Höhe der Atmung selber ausschlaggebend zu sein (SZILVINYI). Allerdings fällt es auf, daß gelegentlich schon überaus geringe Sauerstoffmengen (0,000001 Atm. Sauerstoffdruck) die Vermehrung beschleunigen können (LIBBRECHT und MASSART). Daraus folgt natürlich nicht, daß für Teilprozesse des Wachstums, etwa bei bestimmten Synthesen, Gärungsvorgänge (als Stofflieferanten) geradezu notwendig sind (vgl. S. 27).

In diesem Zusammenhang mag noch erwähnt werden, daß solche Organismen wie die Pilze, die die verschiedensten Stoffe für ihre Atmung verwenden können, doch nur einen Teil dieser Stoffe auch für das Wachstum zu verwerten vermögen. *Aspergillus oryzae* konnte von 123 geprüften C-Verbindungen 51 zur Atmung verwerten, davon aber 8 nur zur Atmung, nicht zum Wachstum [TAMIYA (1)]. (Unter den geprüften Stoffen waren Kohlehydrate, Alkohole, Karbonsäuren, Aldehyde, Phenole, Ketone u. a.). Es

ist selbstverständlich, daß auch der Grad der Ausnutzbarkeit für die einzelnen Stoffe verschieden ist. In der nebenstehenden Tabelle (nach TAMIYA) sind einige der Stoffe mit ihrer energetischen Ausnutzung zusammengestellt; dabei wurden in diesem Fall die Verbrennungswärmen der

*gesamten* während des Aufbaues verbrauchten Stoffe (also ohne Rücksicht auf den Unterschied von Baumaterial und Betriebsmaterial) mit den Verbrennungswärmen des fertigen Pilzkörpers verglichen.

Ebenso kann sich dieser Grad der Ausnutzung (den man mit Recht als die Rohausbeute bezeichnet, weil ja nicht die Verbrennungswärme des Pilzkörpers nur mit der Verbrennungswärme des wirklich allein beim *Wachstums*prozeß verbrauchten Materials verglichen wird) auch ändern, wenn die Ernährung in anderer Weise als durch die C-Quelle geändert wird. Bei *Aspergillus niger* beträgt die Rohausbeute der Energie, wenn Glukose und (als N-Quelle)  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  geboten werden, 0,56—0,59; sie ändert sich wenig, wenn andere Zucker oder organische Säuren gegeben werden. Dagegen sinkt sie, d. h. der Wachstumsprozeß wird erschwert, wenn als Stickstoffquelle  $\text{KNO}_3$  dient oder als C- und N-Quelle Aminosäuren bzw. Pepton, auf 0,34—0,40 (JACQUOT).

Wir haben hier vorwiegend über Versuche an Pilzen gesprochen; jedoch nur, weil mit ihnen sorgfältige Versuche leichter durchführbar sind; grundsätzlich werden die Verhältnisse bei den höheren Pflanzen nicht anders liegen.

## 2. Der Wachstumsverlauf.

**Wachstumsmessung.** Für den Erfolg wachstumsphysiologischer Untersuchungen spielt die Verbesserung der Methoden eine erhebliche Rolle, so daß es sich lohnt, hier wenigstens kurz auf die wichtigsten Verfahren zur Messung des Wachstums hinzuweisen. Das Hauptproblem liegt wie bei vielen physiologischen Untersuchungen darin, große Meßgenauigkeit mit möglichst geringer Beeinflussung des Objekts durch den Meßvorgang zu erreichen.

Die älteren, in den Lehrbüchern gern genannten und in Vorlesungen meist demonstrierten größeren Apparate wie der Zeiger am Bogen oder die größeren Hebel- und Rollenauxanometer sind für die Forschung kaum noch wichtig; sie beruhen auf *Hebelübertragungen*, wobei der Hebel bzw. die ihn ersetzende Rolle nur mit relativ großer Reibung bewegt werden; zur Überwindung dieser Reibung muß oft ein ziemlich starker Zug ausgeübt werden, der sich auch störend auf die Pflanze überträgt. Will man die Hebelauxanometer verfeinern, so daß sie mit starken Vergrößerungen arbeiten und doch keinen erheblichen Zug auf die Pflanze ausüben, so macht sich notwendig eine Störung durch Reibung im Hebel-lager bemerkbar, die zu stoßweisen Bewegungen des registrierenden Zeigers führt und ein pulsierendes Wachstum vortäuschen kann, wo ein kontinuierliches vorliegt (UBISCH und ZACHMANN).

Für Forschungszwecke ist es oft vorteilhafter, mit Methoden zu arbeiten, die das Objekt nicht mechanisch, sondern optisch beeinflussen. Dabei kann vor allem das einfache Verfahren der Beobachtung mit dem *Horizontalmikroskop* genannt werden, sowie das kompliziertere, aber wertvollere, der *kinematographischen Registrierung*. Das in beiden Fällen notwendige Licht stört nicht, wenn es für den betreffenden Versuchszweck ohnehin auf die Pflanze einwirken soll. Aber auch, wenn das Dunkelwachstum untersucht wird, kann man sich durch Anwendung schwachen Lichts, kurz dauernder Lichtblitze und durch Ausschaltung der physiologisch meist stärker wirksamen kurzwelligen Strahlung gut helfen.

Von den außer diesen optischen Methoden gegenwärtig benutzten Verfahren zur Wachstumsmessung seien hier einige näher beschrieben,

um zu zeigen, welchen Grad der Meßgenauigkeit man erreichen kann. Beispielsweise wurde ein *Torsionsauxanometer* konstruiert (UBISCH und ZACHMANN), das nicht, wie die älteren Hebelauxanometer, eine Lagerung (Zapfen, Spitze oder Schneide) hat, die keine einwandfreie Übertragung minimaler Wachstumsgrößen auf die registrierenden Apparate gestattet (Abb. 42). Vielmehr wird ein vor Versuchsbeginn tordierter Draht benutzt. Auf diesem Draht befindet sich eine Rolle, über die ein feiner Platindraht läuft, der die Verbindung mit der Pflanze herstellt. Ferner ist mit dem tordierten Draht ein Spiegel verbunden, der die Torsionsänderung durch Änderung der Reflexionsrichtung eines Lichtstrahls anzeigt. Der vom Spiegel reflektierte Lichtstrahl fällt auf eine Registritrommel und kann dort die Torsionsänderung auf lichtempfindlichem Papier aufzeichnen.

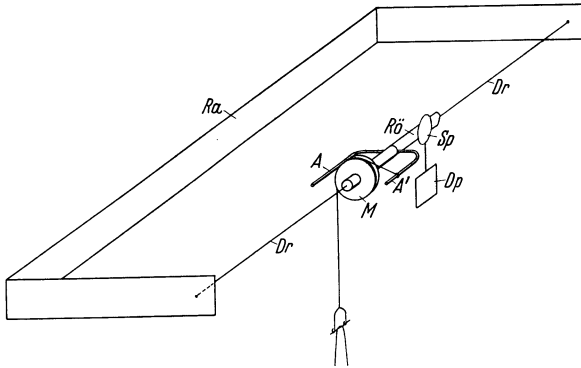


Abb. 42. Torsionsauxanometer nach UBISCH und ZACHMANN. *Ra* Metallrahmen, *Dr* dünner Metalldraht (z. B. 0,1 mm dick, 15 cm lang). Die Spannvorrichtung für die Tordierung dieses Drahtes ist nicht mit eingezeichnet. *Rö* Röhrechen mit *M* Messingstück, *Sp* Spiegel, *Dp* Glimmerdämpfungsflügel.

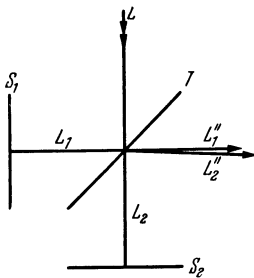


Abb. 43. Schema zur Erläuterung der interferometrischen Wachstumsmessung. Erklärung im Text. Nach MEISSNER.

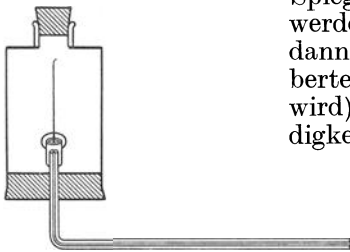


Abb. 44. Mikropotometer zur Wachstumsmessung. Auf dem rechtwinklig gebogenen Kapillarrohr befindet sich ein kurzer, oben durch Fett abgedichteter zylindrischer Wasserbehälter, in den das Versuchsobjekt eingesenkt ist. Das größere Gefäß dient zur Herstellung eines wasserdampfgesättigten Raumes. Nach ZELTNER.

Der vom Spiegel reflektierte Lichtstrahl fällt auf eine Registritrommel und kann dort die Torsionsänderung auf lichtempfindlichem Papier aufzeichnen.

Noch feinere Messungen werden durch das *Interferometer* ermöglicht (Abb. 43). Ein Lichtstrahl  $L_1$  wird durch eine halbersilberte Platte  $T$  in zwei Teile zerlegt, von denen einer ( $L_2$ ) die Platte durchdringt und auf den von der Pflanze gehobenen (bzw. diese schwach ziehenden) Spiegel ( $S_2$ ) fällt, der zweite Teil aber von der genannten halbersilberten Platte zu einem feststehenden Spiegel ( $S_1$ ) reflektiert wird. Von beiden Spiegeln werden die Lichtstrahlen wieder reflektiert und sind dann zum Teil (soweit  $L_1$  nicht an der halbersilberten Platte reflektiert,  $L_2$  nicht hindurchgelassen wird) interferenzfähig ( $L'_1$  und  $L'_2$ ). Die Geschwindigkeit, mit der die Interferenzen aufeinander folgen, gibt ein Maß für die Wachstumsgeschwindigkeit. So kann naturgemäß die zur Verlängerung der Pflanze um eine Wellenlänge des benutzten Lichts, also um etwa  $0,5 \mu$  erforderliche Zeit leicht bestimmt werden.

Ein ganz anderes, vielfach recht brauchbares Verfahren besteht in der *mikropotometrischen Methode*: Man bestimmt die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme durch die Pflanze (Abb. 44). Auch dabei bestehen

natürlich Fehlerquellen, die uns zwingen, diese Methode nur für spezielle Zwecke anzuwenden. Beispielsweise wird ein übernormal hoher Turgor, eine unnatürliche Wassersättigung der Zellen geschaffen. Außerdem ist

es erfahrungsgemäß schwierig, einen Raum so vollständig mit Wasser zu sättigen, daß eine Transpiration ganz ausgeschlossen ist. Endlich ist die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme kein unbedingt zuverlässiges Kriterium der Wachstumsgeschwindigkeit.

Die bisher genannten Methoden beziehen sich alle auf die Messung des Streckungswachstums, das ja mit der Vermehrung der Trockensubstanz nicht notwendig parallel geht. Zur *Messung des Substanzzuwachses* dienen hauptsächlich gravimetrische Methoden, die Bestimmung des Frischgewichtes oder, besser und theoretisch einwandfreier, des Trockengewichtes. Wenn die Zellteilung der Substanzvermehrung parallel geht, kann man auch die Teilungsgeschwindigkeit als Maß der Wachstumsgeschwindigkeit benutzen; oder auch, wieder unter der Voraussetzung einer entsprechenden Parallelität, die Zunahme der Stoffwechselintensität. So mißt man oft das Wachstum von Bakterienkulturen durch Bestimmung des Verlaufs der Atmung oder Gärung. Daß diese Verfahren nicht ganz einwandfrei sein können, ergibt sich aus unseren Betrachtungen über die Energetik des Wachstums; wir sahen ja z. B., daß alte Zellen zur Ermöglichung eines bestimmten Zuwachses stärker atmen müssen als junge. Aber für viele Zwecke sind diese einfachen Methoden durchaus nützlich, und man kann sie gelegentlich sogar durch noch einfachere (aber auch mehr Fehlerquellen einschließende) ersetzen, etwa durch die Messung des Anhäufens von Stoffwechselprodukten, oder sogar schon durch die Messung der  $p_H$ -Änderung in der Kulturlösung [BOAS; RIPPEL (2); HARTELIUS].

**Wachstumsverlauf.** Die *Zellteilung* ist zwar oft eng mit dem Wachstum verknüpft, sollte aber doch nicht selber als ein Wachstum, sondern als ein Differenzierungsprozeß bezeichnet werden. — Das eigentliche Wachstum kann, wie erwähnt, eine lediglich unter Wasseraufnahme vollzogene *Streckung* sein, und dann oft mit Verlust an Trockensubstanz parallel gehen; es kann aber im anderen Extrem auch lediglich eine Vermehrung der Trockensubstanz ohne Volumenvergrößerung darstellen, einen sog. *Plasmawuchs*.

Der Verlauf der Längen- und Volumenzunahme ist uns durch Messungen bekannt, die schon in den älteren Lehrbüchern eingehend behandelt sind. Aus diesen Darstellungen ist geläufig, daß die Wachstumsgeschwindigkeit nicht konstant ist; ein junges Organ bzw. eine Keimpflanze, auch eine Bakterien- oder Pilzkultur (Abb. 45) wächst zunächst langsam, dann steigt die Wachstumsgeschwindigkeit zu einem Maximum und wird wieder geringer (SACHS' „große Periode des Wachstums“). Diese große Periode ist im Prinzip so

erklärbar, daß mit zunehmendem Wachstum die Größe der wachsenden Region zunimmt, die Zahl der wachsenden Zellen vermehrt sich; außerdem bilden sich allmählich die Organe der Assimilation und der

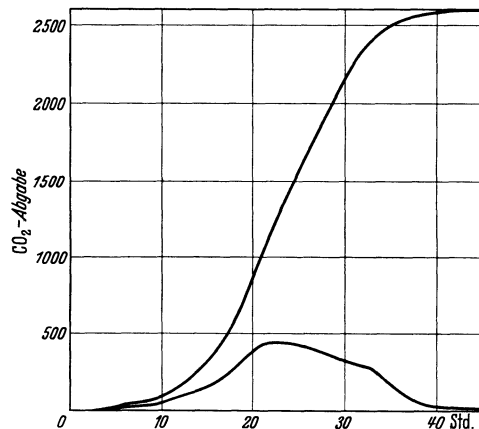


Abb. 45. *Azotobacter chroococcum*. Wachstumsverlauf, gemessen an der  $CO_2$ -Produktion. Die obere Kurve zeigt die Gesamtmenge der nach der betreffenden Kulturdauer abgegebenen  $CO_2$  in g, die untere Kurve die in je 3 Stunden abgegebene  $CO_2$ -Menge. Nach Zahlenangaben von RIPPEL.



Stoffaufnahme aus, so daß die Pflanze in immer günstigere Wachstumsbedingungen kommt, zumal mit dem zunehmendem Stoffwechsel und auch mit dem zunehmenden Wachstum selber immer mehr der für das Wachstum wichtigen Hormone geliefert werden. Hinsichtlich aller dieser Bedingungen stellt sich schließlich ein Optimum ein. Die dann erreichte Wachstumsgeschwindigkeit bleibt aber nicht bestehen, die Wachstumsbedingungen werden vielmehr wieder ungünstiger, weil sich das Volumen der Pflanze oder das des Organs allmählich an den aus inneren Gründen nicht übersteigbaren Endwert annähert; die Versorgung mit Wasser und Nährstoffen kann schwieriger werden, der Vorrat wachstumswichtiger Nährstoffe oder Biokatalysatoren erschöpfen, hemmende Stoffwechselprodukte sich anhäufen usw. Die Mannigfaltigkeit der Faktoren, die auf die Wachstumsgeschwindigkeit einwirken, erklärt es, daß

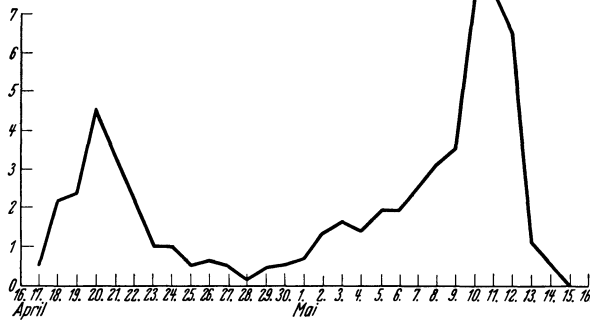


Abb. 46. Wachstum eines Blütenstammes von *Taraxacum* an 29 aufeinanderfolgenden Tagen. Man sieht zwei Gipfel der Wachstumsgeschwindigkeit. Während des Blühens ruht das Wachstum; bei der Fruchtbildung beginnt es erneut. Nach MIJAKE.

auch ein komplizierterer Wachstumsverlauf mit mehreren Gipfeln der Geschwindigkeit möglich ist. So verhalten sich z. B. Blütenstiele, deren Wachstum während der Fruchtbildung, wenn die große Periode bereits abgeschlossen ist, nochmals zu wachsen beginnen können (Abb. 46). Einen analogen Fall stellen die Sporangienträger mancher Pilze, z. B. von *Phycomyces* oder *Pilobolus*

dar. Zunächst strecken sich die Träger schnell, dann wird das Wachstum während der Ausbildung der Sporangien unterdrückt, steigt aber nach deren Fertigstellung erneut an (Abb. 47).

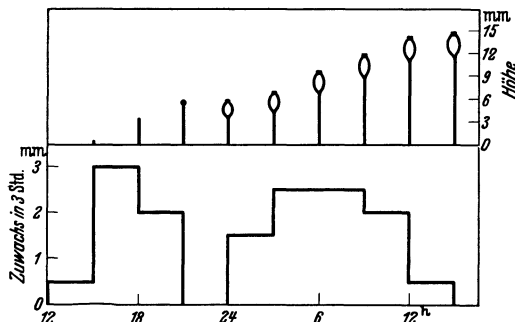


Abb. 47. *Pilobolus Kleinii*, Längenwachstum eines Sporangienträgers. Oben ist die zu den einzelnen Tageszeiten erreichte Höhe der Sporangien dargestellt. Zunächst erfolgt eine schnelle Streckung der Trägerzelle, die mit der Anlage des Sporangiums abschließt; während der dann beginnenden Ausbildung der subsporangialen Blase findet keine Streckung statt, später setzt sie aber wieder ein. Unten ist die Streckungsgeschwindigkeit des Trägers angegeben.

Die Anfänge für eine Analyse solcher Fälle liegen bereits vor. So ist bei den Blütenstämmen von *Papaver* eine enge Beziehung zwischen der Embryosackentwicklung und der Schaftstreckung gefunden worden. Während der Ausbildung der Nucelli bis zur Differenzierung der Embryosackmutterzelle findet im Schaft eine starke Streckung statt. Hören die Teilungen in der Samenanlage dann auf, so ruht auch die Streckung im Schaft; sie beginnt erneut,

sobald Reduktionsteilung und Embryosackentwicklung einsetzen, bei deren vollendeter Ausbildung wird die Streckung abermals unterdrückt. Vielleicht besteht hier eine Korrelation zwischen der Teilungstätigkeit in der Samenanlage und der Auxinproduktion [KATUNSKIJ; SÖDING (1)].

Ähnlich kann der sich entwickelnde Embryo das Wachstum der Frucht regulieren; jedenfalls läßt sich in bestimmten Entwicklungsstadien bei *Prunus cerasus* und *P. persica* die Fruchtentwicklung durch die Zerstörung des Embryos hemmen (TUCKEY).

So wie die Streckung verläuft auch die Substanzvermehrung häufig mit einer großen Periode, die sich wieder aus dem Gegeneinanderwirken von Prozessen erklärt: Die Zuwachsgeschwindigkeit steigt zunächst infolge der exponentiellen Vermehrung der Zellen (aus einer entstehen 2, daraus 4, 8 usw.). Dann nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit wieder ab, weil sich Nahrungsmangel und Anhäufung von Stoffwechselprodukten bemerkbar machen. Namentlich in Pilz- und Bakterienkulturen (Abb. 48) läßt sich auf diese Weise der Wachstumsverlauf meist recht einfach erklären [RIPPEL (1)]. Bei solchen Kulturen scheint übrigens oft außer der Anhäufung von Stoffwechselprodukten und der Erschöpfung der Nahrungsstoffe schon darin ein hemmender Faktor zu liegen, daß es immer schwieriger wird, die zunehmende Zellenzahl mit der nötigen Sauerstoffmenge zu versorgen (HERSEY und BRONFENBRENNER).

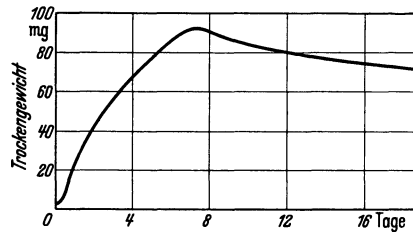


Abb. 48. Hefewachstum in einer synthetischen Nährlösung. (Das Trockengewicht sinkt schließlich wieder, da nach beendetem Wachstum noch ein Substanzverbrauch durch Atmung besteht und außerdem allmählich eine Autolyse eintritt.)

Nach HARTELIUS.

**Lage der Wachstumszonen.** An dem Wachstum einer Pflanze beteiligen sich in der Regel nicht alle Zonen in gleicher Weise; zumeist sind es nur kleine Abschnitte, die ein intensives Wachstum aufweisen, während andere schwächer oder gar nicht wachsen. Ein Wachstum ohne bevorzugte Zonen finden wir nur bei manchen einzelnen, nicht zu Geweben zusammengeschlossenen Zellen, die dann ihre Form beim Wachstum nicht verändern, so z. B. bei kugeligen Einzellern. Eines der ganz seltenen Beispiele, in denen zylindrische Zellen sich überall gleich stark strecken, bietet die Alge *Hydrodictyon*. Sonst aber pflegen ja bei zylindrischen Algenzellen die Seitenwände erheblich stärker zu wachsen als die Querwände.

Überall, wo die Pflanze oder die Zelle allmählich ihre Form ändert, muß die Streckung natürlich in den einzelnen Teilen einer Zelle oder eines Organs verschieden lebhaft sein. Dabei können die verschiedensten Möglichkeiten verwirklicht sein. Das Wachstum der Einzelzelle kann ein Spitzenwachstum (*apikales Wachstum*) sein; so beobachten wir es bei Pilzhypphen, Wurzelhaaren und Pollenschläuchen. Bei vielen Zellen findet sich aber auch ein *interkalares Wachstum*: die Zuwachszone liegt unterhalb der Spitze der Zelle; hierher gehören z. B. die Sporangienträger der Mucorineen, jedenfalls in späteren Entwicklungsstadien. Man darf hier aber überhaupt alle Zellen nennen, die kompliziertere Formen ausbilden und kann dann aus der Art der Formen direkt auf die Lage der wachsenden und nicht (bzw. weniger intensiv) wachsenden Zonen schließen.

Ebenso wie bei der einzelnen Zelle lassen sich auch an der ganzen Pflanze apikales, interkalares und vor allem noch *basales Wachstum* unterscheiden. Die Wurzel hat ihre Streckungszone gewöhnlich wenige Millimeter von der Spitze entfernt, meist ist die Zuwachszone selber hier auch nur wenige Millimeter hoch. Bei Sprossen ist die Streckungszone erheblich länger

als bei Wurzeln; sie beträgt oft mehrere Zentimeter und liegt einige Millimeter oder Zentimeter von der Spitze entfernt. Bei gegliederten Sprossen kann jedes einzelne Internodium eine ausgeprägte Zone interkalaren Wachstums aufweisen (Abb. 49).

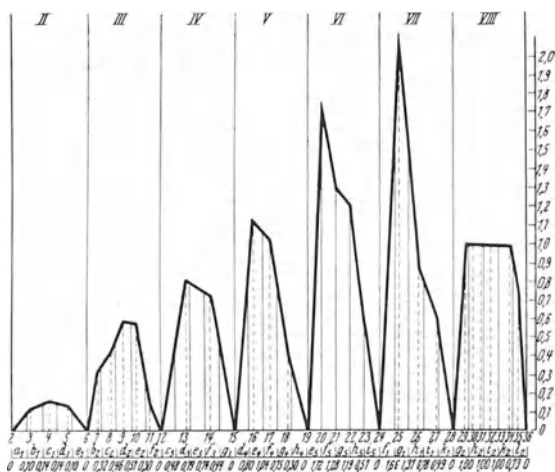


Abb. 49. Wachstum eines Sprosses von *Polygonum sachalinense*; die Internodien, mit II—VIII angedeutet, sind alle auf gleiche Länge umgerechnet; VIII ist das jüngste Internodium. Die Ordinaten geben das Wachstum der einzelnen Zonen in jedem Internodium an. An den Knoten erfolgt kein Wachstum. Nach BURKOM.

Bei Blättern findet sich vorwiegend basales Wachstum.

Es ist nicht leicht, völlig ausreichende Erklärungen für die Beschränkung des Wachstums auf bestimmte Zonen zu geben. Für die Einzelzelle hat man gelegentlich darauf hingewiesen, daß sich die Kerne in der Nähe der wachsenden Region befinden. Das ist aber keine allgemein gültige Regel, der Kern kann sogar sehr weit von den Orten des Wachstums entfernt sein.

Wichtiger ist es, daß bereits an der Einzelzelle zonale Unterschiede der Wanddehnbarkeit bestehen können; und zwar zeichnen

sich die stark wachsenden Regionen durch *erhöhte Wanddehnbarkeit* aus; das läßt sich leicht zeigen, weil sich diese Zonen beim Aufheben des Turgors erheblich stärker verkürzen als die weniger intensiv wachsenden (Abb. 53). Wenn das auch, wie wir sehen werden, zum Verständnis des Streckungsmechanismus wichtig ist, so genügt es doch nicht zur Beantwortung der hier gestellten Frage; man fragt mit Recht nach den Ursachen der zonalen Dehnbarkeitsunterschiede. Wir können nur sagen, daß in der Zelle eine Polarität bestehen muß, ein stoffliches oder energetisches Gefälle, und daß das Wachstum an einen bestimmten intermediären oder aber (bei Spitzenwachstum) extremen Zustand gebunden ist. Daß es solche Gefälle in der Einzelzelle überhaupt gibt, ist sicher. Zum Beispiel kann zwischen den beiden Polen einer Zelle ein elektrisches Gefälle bestehen. Jedenfalls steht also das Problem der Wachstumsverteilung in der Einzelzelle eng mit dem Problem der Polarität im Zusammenhang.

Nicht ganz so schwierig ist es, die zonalen Wachstumsunterschiede an ganzen Pflanzen zu erklären, weil die polaren Verschiedenheiten, die Gradienten, der Untersuchung leichter zugänglich sind. Aber auch hier sind wir über das Stadium der Vorarbeiten nicht hinausgekommen. Die Entdeckung der Zellstreckungshormone (Auxine) brachte die Vorstellung mit sich, die Wachstumsgeschwindigkeit sei jeweils eine *Funktion der Auxinkonzentration*. Zweifellos ist die Auxinmenge nicht selten für die Wachstumsgeschwindigkeit maßgeblich, bei den verschiedensten Stengel- und Blattorganen ist der Zusammenhang zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Auxinmenge beschrieben worden. Aber in vielen Fällen sind auch andere Faktoren entscheidend [POHL (2)].

Es ist verständlich, daß die großen Erfolge der Auxinforschung uns dazu verleitet haben, dem Auxin eine beherrschende Rolle beim ganzen Wachstum zuzuschreiben; und

um ihm diese Rolle weiterhin zuschreiben zu können, pflegt man oft dann, wenn andere Faktoren die Wachstumsgeschwindigkeit begrenzen, von einem geänderten „Reaktionsvermögen auf Auxin“ zu sprechen. Man stellt also terminologisch nur zwei Faktoren, Auxinmenge und Reaktionsvermögen auf Auxin einander gegenüber. Das ist zwar keine falsche, aber doch leicht irreführende Bezeichnung. Es sind eben zahlreiche Faktoren am Wachstum beteiligt und man darf nicht den am besten analysierten — der uns seine Bedeutung darum am deutlichsten zeigen kann, weil er manchmal *fehlt* — als den wichtigsten bezeichnen. Ebenso irreführend und einseitig wäre es ja, wenn man sagen wollte, daß nur Sauerstoff und Reaktionsvermögen auf Sauerstoff die Wachstumsgeschwindigkeit bestimmen, und wenn man dem Wuchsstoff lediglich die Aufgabe zuschreiben wollte, das „Reaktionsvermögen auf Sauerstoff“ zu erhöhen (so wie man oft anderen Faktoren die Aufgabe zugeschrieben hat, das „Reaktionsvermögen auf Auxin“ zu ändern).

Im übrigen scheint es, daß die Auxinanhäufung oft sogar erst eine *Folge* intensiven Wachstums ist [SÖDING (3)]. Die Verteilung dieses Stoffes innerhalb der Pflanze kann uns also die Wachstumsverteilung keinesfalls befriedigend erklären.

Damit ist auch ein anderer Versuch zur Erklärung der Wachstumspolarität gescheitert: Man glaubte, der *Verteilung elektrischer Potentiale* in der Pflanze eine Rolle zuschreiben zu können, und zwar sollten diese vor allem wichtig werden, indem sie den Wuchsstoff zur Kataphorese veranlassen, und so die Verschiedenheit der Wuchsstoffkonzentration in den verschiedenen Zonen einer Pflanze erzeugt werde. Diese Theorie ist aber unhaltbar (HELLINGA). Die wirklichen Verhältnisse entsprechen nicht ihren Annahmen und zudem erklärt sich die Parallelität zwischen Wachstumsverteilung und Potentialverteilung sicher, wie wir schon früher (S. 42) andeuteten, durch eine mehr indirekte Beziehung, nämlich daraus, daß beide von der Atmungsintensität abhängen.

Auch aus der *Verteilung der Atmungsintensität* auf die einzelnen Zonen kann man die Verteilung der Wachstumsgeschwindigkeit nicht restlos erklären; denn wenn hier auch oft eine Parallelität besteht, so gibt es doch Ausnahmen, die uns lehren, daß zur Ermöglichung intensiven Wachstums zwar auch eine intensive Atmung notwendig ist, aber die Intensivierung der Atmung allein noch nicht genügt.

Erwähnung verdienen noch Untersuchungen über die *unterschiedliche Plasmabeschaffenheit* in Zonen verschiedener Wachstumsgeschwindigkeit. Man hat zu derartigen Studien vor allem die der Untersuchung leicht zugänglichen Plasmaeigenschaften herangezogen. Solche Eigenschaften sind Viskosität, Permeabilität und Wasserstoffionenkonzentration. Auf Viskositätsunterschiede zwischen Zellen der Streckungs- und Dauerzone deuten schon Unterschiede in der Plasmolyseform hin. Zellen der Streckungszone haben anscheinend ein zäheres Plasma als die der weniger wachsenden Zonen; denn jene ergeben konkave Plasmolyseform (Abb. 50) und plasmolysieren zudem langsamer (erhöhte „Plasmolysezeit“) als diese. Werden beispielsweise Wurzelepidermiszellen von *Lemna minor* in 0,2 mol  $\text{KNO}_3$ -Lösung übertragen, so erfolgt in der Streckungszone konkave Plasmolyse, in

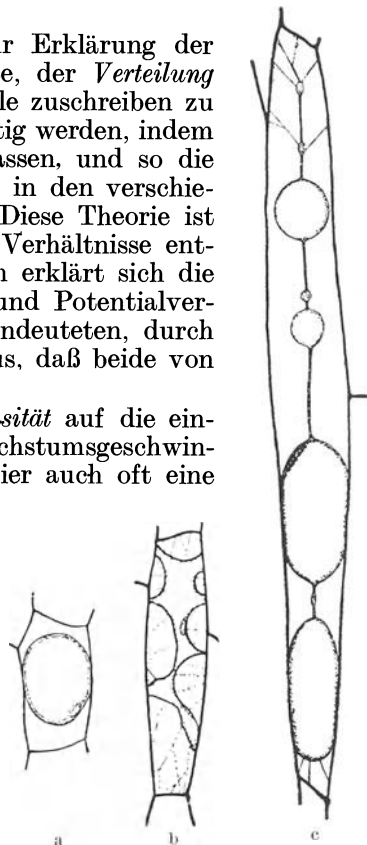


Abb. 50 a—c. Beziehung zwischen Plasmazustand und Wachstum. Epidermiszellen eines Hypokotyls von *Helianthus annuus* in verschiedenen Altersstadien nach 5 Minuten langer Plasmolyse mit 0,6 mol  $\text{KNO}_3$  gezeichnet; a aus dem apikalen Teil des Hypokotyls, b aus der Streckungszone (Konkavplasmolyse!), c aus dem basalen Teil, d. h. der Dauerzone. Nach STRUGGER.

der Dauerzone konvexe Plasmolyse. Die Plasmolysezeit beträgt in der wachsenden Zone 20 Minuten, in der nichtwachsenden weniger als 1 Minute. Innerhalb der Pflanze besteht also ein Longitudinalgefälle der Plasmaeigenschaften. Ob es sich dabei wirklich stets um Unterschiede der Viskosität handelt, ist wohl nicht ganz sicher; denn es gibt noch andere Faktoren, die die Geschwindigkeit des Ablösens von der Wand und die Plasmolyseform bestimmen; vor allem ist die Festigkeit der Verbindung zwischen Plasma und Zellwand ein wichtiger Faktor; und diese Verbindung kann gerade in wachsenden Zellen besonders fest sein [Ausnahmen sind beobachtet worden — RUGE (2)]. Jedenfalls aber ist das Vorhandensein eines Gefälles der Plasmaeigenschaften erwiesen (STRUGGER). Man hat dieses Gefälle seinerseits als Ausdruck eines Gefälles der Wasserstoffionenkonzentration aufgefaßt; denn diese ist ja für die Eigenschaften amphoterer Kolloide sehr wichtig. Je nachdem, wie weit sich der  $p_H$ -Wert vom IEP (isoelektrischen Punkt) der Plasmakolloide entfernt, muß sich auch der Quellungsgrad ändern (ein Minimum der Quellung und Viskosität tritt im isoelektrischen Punkt ein).

Stark wachsende Zellen scheinen sich durch *hohe Azidität* auszuzeichnen, so daß der  $p_H$ -Wert kleiner ist als der dem IEP entsprechende. Man kann auch zeigen, daß sich durch experimentelle Änderung der Wasserstoffionenkonzentration wirklich die Plasmaeigenschaften in der erwarteten Weise ändern. Untersucht man Zellen in hypertonischen Lösungen abgestufter  $p_H$ -Werte, so findet man ganz verschiedene Plasmolysezeiten; bei einem bestimmten mittleren  $p_H$ -Wert, der wahrscheinlich dem IEP entspricht, wird (wenigstens bei manchen Objekten) ein Minimum beobachtet.

Daß den unterschiedlichen  $p_H$ -Werten in der Pflanze eine Bedeutung für die Wachstumsverteilung zukommt, ist sicher; denn auch das Wachstum läßt sich, ebenso wie die Plasmaeigenschaften, durch experimentelle Änderung der Wasserstoffionenkonzentration beeinflussen. Das heißt eine Aziditätszunahme in mäßigen Grenzen fördert in der Regel das Wachstum. Dabei verdient aber doch hervorgehoben zu werden, daß die  $p_H$ -Abhängigkeit des Pflanzenwachstums offenbar durch die Beeinflussung ganz verschiedenartiger Prozesse entstehen kann, und sie daher auch oft recht komplizierter Natur ist. Die einzelnen Pflanzen verhalten sich hierin quantitativ und oft sogar qualitativ verschieden. Selbst das Bestehen zweier  $p_H$ -Optima des Wachstums ist gelegentlich beobachtet worden.

In manchen Fällen läßt sich die günstige Wirkung hoher Wasserstoffionenkonzentration aus der Aktivierung des Zellstreckungshormons (das Säurenatur hat) erklären; die H-Ionen drängen nämlich die Dissoziation dieses Hormons zurück und bringen es so aus der inaktiven Salzform in die aktive Form freier Säure [BONNER (3)] (Abb. 51). Daß aber dieser Vorgang nicht der allein wichtige sein kann, erkennen wir aus der Möglichkeit, das Wachstum auf dem Wege über eine Förderung der Plasmaquellung mit Metallkationen (von Alkalisalzen) zu beschleunigen, während entquellende Kationen (Ca) das Wachstum hemmen.

So dürfte für diese Zusammenhänge wohl wieder vor allem die schon mehrfach betonte Rolle des Kolloidzustandes bei der Regulierung der

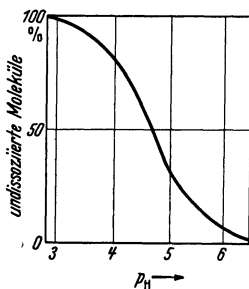


Abb. 51. Dissoziationskurve des Auxins. Zurückdrängung der Dissoziation, d. h. Herstellung des physiologisch aktiven Zustandes bei abnehmendem  $p_H$ -Wert;  $pK = 4,75$ .  
Nach BONNER.

Enzymtätigkeit wichtig sein (BORRIS). Vom Quellungszustand des Plasmas hängt ja (vgl. S. 9) die Lebhaftigkeit der verschiedensten biochemischen Reaktionen (einschließlich der Atmung) ab. Daß aber weder der Quellungszustand noch die Wasserstoffionenkonzentration die physiologisch wichtigsten Faktoren für die Lebhaftigkeit des Wachstums sind, geht eindeutig aus der Unmöglichkeit hervor, jede beliebige nicht-wachsende Zelle durch Übertragung in Lösungen geeigneter Wasserstoffionenkonzentration wieder zum Wachstum zu bringen.

Wir müssen uns vorläufig mit der Feststellung begnügen, daß die Zelle ein bestimmtes Alter erreicht haben muß, bis sie die optimale Wachstumsgeschwindigkeit zeigt, und daß sie schließlich infolge ihrer Alterung nicht mehr so schnell zu wachsen vermag. Alle bisher beobachteten Gefälle in der chemischen Zusammensetzung und im physikalischen Zustand sind, wenn sie auch unmittelbar für die Wachstumsgeschwindigkeit überaus wichtig sind, ihrerseits höchstwahrscheinlich doch erst eine Folge innerer Veränderungen in der Zelle, über deren Natur wir noch nichts wissen.

### 3. Mechanismus des Streckungswachstums.

**Bedingungen der Turgordehnung.** Ogleich die auch für das Streckungswachstum geltende Beziehung zwischen Wachstum und Atmungsintensität auf die Notwendigkeit einer Energiezufuhr hinweist, liegt es doch nahe, den Prozeß der eigentlichen Streckung energetisch auf den Turgordruck zurückzuführen. Wenn trotzdem schon für das Streckungswachstum eine Atmung erforderlich ist, so können wir deren Bedeutung zum Teil darin sehen, daß in der Regel keine reine Zellstreckung stattfindet, sondern gleichzeitig eine Substanzvermehrung, zum mindesten eine Vermehrung der Wandsubstanz, und solche Vorgänge der Substanzvermehrung sind, wie wir sahen, selbst dann, wenn sie exotherm verlaufen, an Bedingungen und Aktivierungen gebunden, die nur durch die Atmungsenergie möglich sind. Aber auch, wenn wir die Fälle betrachten, in denen eine Zellstreckung ohne Vermehrung der Wandsubstanz stattfindet, ist uns die Notwendigkeit intensiver Atmung verständlich. In der sich streckenden Zelle muß ja z. B. eine Osmoregulation stattfinden. Die Wasseraufnahme während der Streckung führt zur Verminderung der Zellsaftkonzentration, wodurch nicht nur die Möglichkeit weiterer Turgorstreckung eingeschränkt wird, sondern auch die allgemeinen Lebensbedingungen der Zelle verschlechtert werden. Die somit notwendige Osmoregulation ist unter anderem an einen bestimmten, nur durch Aufwand von Energie aufrecht zu erhaltenden Plasmazustand gebunden, der die nötigen fermentativen Umwandlungen gewährleistet; oder die Osmoregulation ist an die Neuaufnahme von Stoffen aus anderen Zellen gebunden; auch das ist ein Vorgang, der vielfach unter Energieaufwand stattfindet. Oxydationsprozesse können zudem schon wichtig sein, um die hohe Wasserstoffionenkonzentration herzustellen, die wir als einen wichtigen Faktor der Zellstreckungsgeschwindigkeit erkannt haben.

Es sind also sicher mannigfaltige Vorgänge, die in der Zelle ablaufen müssen, damit die Bedingungen für eine Streckung gegeben sind und wir dürfen uns daher nicht wundern, daß es für die Intensität der Streckung gar nicht so sehr auf die Höhe der Zellsaftkonzentration ankommt. Man findet in der Zone stärkster Streckung im allgemeinen sogar ein Minimum der Zellsaftkonzentration (Abb. 52).

Nun kommt es allerdings für die Saugkraft der Zelle gar nicht allein auf die osmotische Zellsaftkonzentration, sondern ebenfalls auf die Höhe des Wanddrucks an. Die Saugkraft der Zelle läßt sich, wie wir später noch genauer sehen werden, in groben Zügen durch die Formel

$$\text{Saugkraft der Zelle} = \text{Saugkraft des Inhalts} - \text{Wanddruck}$$

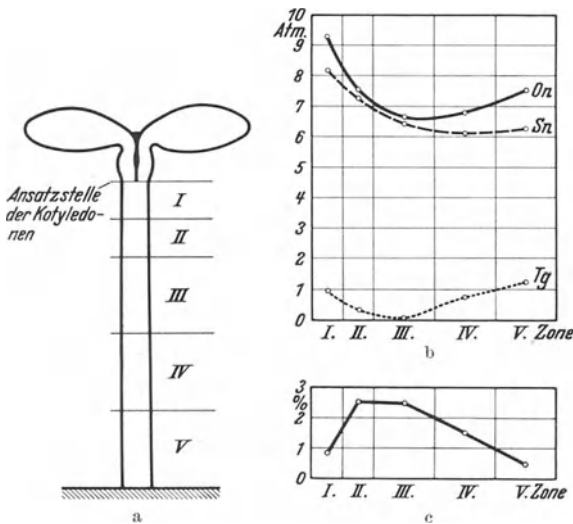


Abb. 52 a—c. Beziehungen zwischen osmotischen Wert, Saugkraft, Turgordruck und Streckungsgeschwindigkeit im Hypokotyl von *Helianthus annuus*; a willkürliche Unterteilung des Hypokotyls in Zonen; b osmotischer Druck ( $O_n$ ), Saugkraft ( $S_n$ ) und Turgordruck ( $T_g$ ) in den einzelnen Zonen; c prozentualer Streckungszuwachs in den einzelnen Zonen. Nach RUGE.

darstellen. Und der Wanddruck ist in der Tat in den Streckungszonen am geringsten. Trotzdem kann auch die Saugkraft in dieser Zone noch niedriger sein als in anderen [RUGE (1)] (Abb. 52). Um dann noch die maximale Wasseraufnahme dieser Zone zu erklären, kann man zunächst nur auf die hohe Wasserpermeabilität ihrer Protoplasten [RUGE (1)] hinweisen, die es den Zellen ermöglicht, das Wasser aus den Gefäßen rascher aufzunehmen als die Zellen anderer Zonen.

Eine Voraussetzung für das Wachstum ist jedenfalls weiterhin, daß nicht durch die Zellsaftverdünnung und die Membranspannung schnell eine Wassersättigung der Zelle eintritt. Es ist also sowohl eine fortgesetzte Osmoregulation als auch eine starke plastische (irreversible Längenzunahme ermöglichende) Dehnbarkeit notwendig. Während einer elastischen Dehnung erhöht sich ja der Wanddruck im Gegensatz zur elastischen (reversiblen) nicht. Tatsächlich zeichnet sich die Hauptstreckungszone der Pflanzen stets durch eine *hohe plastische Dehnbarkeit* aus, wenngleich deren Maximum nicht notwendig in ihr liegen muß [RUGE (1)].

Hohe plastische Dehnbarkeit geht allerdings durchweg mit hoher elastischer Dehnbarkeit parallel, so daß sich stark wachsende Teile durch eine hohe Dehnbarkeit beider Art auszeichnen. Diese schon früher erwähnte Beziehung zwischen hoher Dehnbarkeit und Wachstumsgeschwindigkeit läßt sich am schönsten an Einzelzellen demonstrieren, in denen sich eine Zone der Streckung neben nichtwachsenden Zonen befindet. Hier ist es schon von vornherein sehr unwahrscheinlich, daß eine lokale Erhöhung der Zellsaftkonzentration vorliegt; denn die würde sich schwerlich aufrecht erhalten lassen. Man findet in solchen Zellen, wie z. B. in den Mucorineensporangienträgern, eine Zone starker Wanddehnbarkeit, die mit der Zone intensivsten Wachstums übereinstimmt (S. 52). Durch eine Plasmolyse der Zelle läßt sich nämlich feststellen, daß sich die Wachstumszone am stärksten verkürzt. Bei den Sporangienträgern von *Phycomyces* verkürzt sich die Wachstumszone während der Plasmolyse um 6%, während sich die Wand in den nichtwachsenden Teilen nur ganz unbedeutend verkürzt (LAURENT). Bei *Pilobolus* beträgt diese durch

...

Turgoraufhebung bedingte Verkürzung der Streckungszone sogar 40—50 %, und die nicht mehr wachsenden Zonen verkürzen sich nur um 5—10 % (BÜNNING) (Abb. 53).

**Dehnbarkeit und Bau der Wand.** Die hohe Dehnbarkeit in den Streckungszone ist durch eine besondere physikalische Beschaffenheit oder auch durch chemische Eigentümlichkeiten der Wandsubstanz bedingt. So hat man beispielsweise in der wachsenden Spitze der Wurzelhaare oft statt der gewöhnlichen Zellulose Hemizellulose gefunden. Um den Dehnungsprozeß im einzelnen verstehen zu können, müssen wir den Bau der pflanzlichen Zellwand kennen.

Bei der höheren Pflanze besteht die Zellwand zur Hauptsache aus Zellulose; im jugendlichen Zustand kann die Zellulose allerdings mengenmäßig stark zurücktreten. Die Zellwände der noch wachsenden *Avena*-Koleoptile enthalten 66 Vol.-% Wasser (THIMANN und BONNER) und von der Trockensubstanz entfallen auf

Zellulose . . . . .	42%	Pektin . . . . .	8%
Hemizellulose . . . . .	38%	Eiweißstoffe . . . . .	12%

Neuestens ist gezeigt worden, daß die Primärschubstoffe in den ganz jungen Zellwänden hauptsächlich wachsartiger Natur ist; neben dem Wachs befinden sich aber auch schon schlanke Zellulosekristallite in der Primärschubstoffe (GUNDERMANN, WERGIN und HESS).

Die Zellulose der Wand ist hinsichtlich ihres kolloidchemischen Zustandes als Gel zu bezeichnen. Die Wand ist aus den ein Mizellargerüst bildenden Zellulosekristalliten aufgebaut, zwischen denen sich intermizellare Räume befinden, die entweder Wasser oder auch andere Substanzen (Lignin, Suberin, Kutin, Pektin, anorganische Stoffe) enthalten. Zur Annahme dieser Vorstellung, die, von der Mizellartheorie NÄGELI's ausgehend, in neuerer Zeit vor allem FREY-WYSSLING (1—3) entwickelt hat, zwangen die anisotropen Eigenschaften der Wand. Es besteht eine Quellungsanisotropie; beispielsweise erfahren trockene Flachfasern in Wasser eine Breitenzunahme um 20 %, aber eine Längenzunahme um nur 0,1 %. Ferner besteht auch eine optische Anisotropie: Der Brechungsindex ist in den einzelnen Richtungen sehr verschieden, die Zellwände sind doppelbrechend. Vermöge dieser Eigentümlichkeit konnten polarisationsmikroskopische Untersuchungen wertvolle Aufschlüsse über den Wandbau geben. Die submikroskopischen Anisotropien wurden dann aber vor allem durch die Untersuchung der mit Röntgenstrahlen erzeugten Kristallinterferenzbilder genauer studiert (Abb. 54 und 55). Das Auftreten der Interferenzen bildete den eindeutigen Beweis für die Existenz eines Raumgitters, und damit für das Vorhandensein der kristallinen Bausteine.

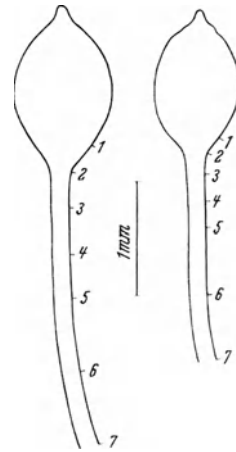


Abb. 53. Sporangienträger von *Pilobolus Kleinii* (das Sporangium wurde vor Versuchsbeginn entfernt). Links in feuchter, rechts in trockener Luft. Verschiedene Verkürzung der markierten Zonen willkürlich ungleicher Höhe. Die stärkste Verkürzung erfolgt in der am stärksten wachsenden Region, d. h. im obersten Abschnitt des zylindrischen Teils; es besteht also eine Parallelität zwischen plastischer Dehnbarkeit und Wachstumsgeschwindigkeit.

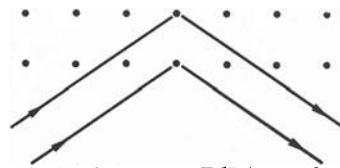
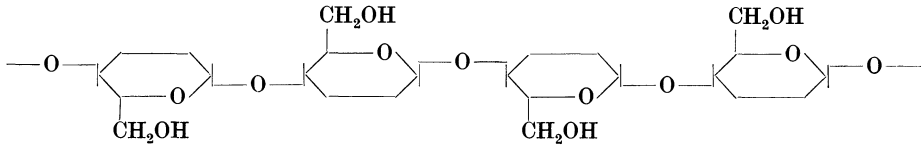


Abb. 54. Schema zur Erläuterung des Auftretens von Interferenzen beim Durchgang von Röntgenstrahlen durch einen Kristall. Dargestellt sind zwei Kristallebenen mit ihren Atomen, an denen die Beugung der eintretenden Röntgenstrahlen erfolgt; der von den beiden abgebildeten Strahlen im Kristall zurückgelegte Weg ist verschieden groß; die Differenz liegt in der Größenordnung der Wellenlänge des Röntgenstrahls, so daß Interferenzen möglich werden, aus denen auf den Bau des Kristalls zurückgeschlossen werden kann.



Den Hauptbestandteil der Zellwände bilden die Zelluloseketten:



Bei diesen Ketten handelt es sich um sog. „Makromoleküle“ mit unbestimmter Länge; man bezeichnet sie als Hauptvalenzketten. Sie setzen sich aus einzelnen Glukoseresten zusammen; je zwei der Glukosereste

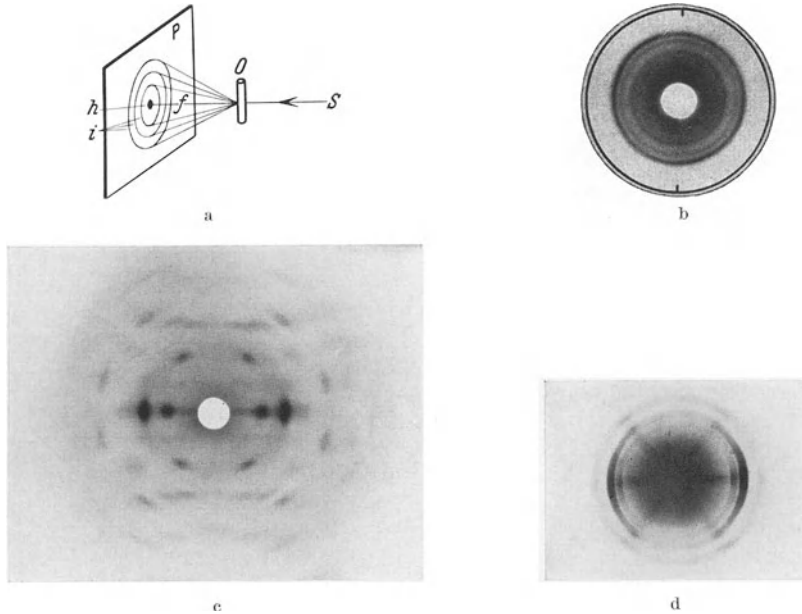


Abb. 55 a—d. Röntgenanalyse der Zellulose. a Schema der Röntgenaufnahme; darin bedeutet *S* monochromatisches Röntgenbündel, *P* photographische Platte, *O* Objekt, *f* Abstand Objekt-Platte, *h* Schwärzungsfleck des ungebeugten Röntgenlichts, *z* Interferenzringe. b Röntgendiagramm des zellulosischen Tunikatenmantels. Submikroskopische Kriställchen liegen regellos im durchleuchteten Präparat (DEBYE-SCHERRER-Diagramm). c Faser- oder 4-Punkt-Diagramm der Ramiefaser; die Kristallite liegen parallel zu einer bestimmten Achse. d Sichel- oder Schraubendiagramm von Baumwollhaaren; schraubige Anordnung der Kristallite. Aufnahmen von H. MARK und vom Kaiser Wilhelm-Institut für Faserstoffchemie. Aus FREY-WYSSLING.

bilden zusammen einen Zellobioserest. Die Hauptvalenzketten treten (Abb. 56) zu den Balken des Mizellagerüstes zusammen, die dann wieder zu den größeren, mikroskopisch sichtbaren Strukturen der Zellwand vereint sein können, zu den Fibrillen, Lamellen (an der Grenze des Auflösungsvermögens der Mikroskope) und den derberen Schichten. Folgende Tabelle gibt einen Überblick der wichtigsten einfacheren und mehr zusammengesetzten Elemente der Zellwand ( $1 \text{ \AA} = 0,1 \text{ nm}$ ).

Größenordnung in der Längsrichtung	Bauelement	Breite	Länge
amikroskopisch 1—100 Å	C-Atom Glukoserest	1,55 Å 7,5 Å	1,55 Å 5,2 Å
submikroskopisch	Hauptvalenzkette Mizellgerüstbalken	7,5 Å 50 Å	unbestimmt > 1000 Å 500—750 Å
mikroskopisch 0,3—100 μ	Fibrille Lamelle	0,4 μ 0,4 μ	unbestimmt unbestimmt
makroskopisch > 0,1 mm	Schicht Faser	0,01 mm 0,01 mm	50 mm 50 mm

Die Anordnung der Zellulosestäbchen innerhalb der Wand kann schon mittels des Polarisationsmikroskops weitgehend ermittelt werden, da der größere Brechungsindex der Stäbchen mit deren Längsachse übereinstimmt. Die Stäbchen liegen stets parallel zur Oberfläche des Protoplasmas, dabei können sie aber in bezug auf die Längsachse der Zelle sehr verschieden orientiert sein.

FREY-WYSSLING unterscheidet eine Faserstruktur, eine faserähnliche Struktur, Ringstruktur und Röhrenstruktur (Abb. 57). Bei anisodiametrischen, sich in

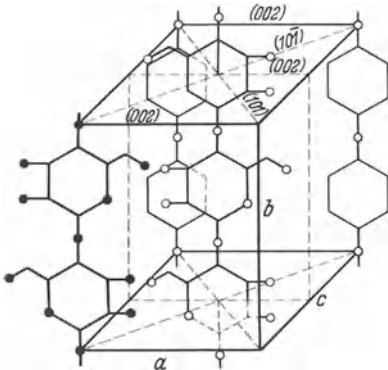


Abb. 56.

Abb. 56. Anordnung der Hauptvalenzketten im Elementarkörper der Zellulose. 002, 101 und 101 sind die wichtigsten Netzebenen. Nach MEYER und MARK.

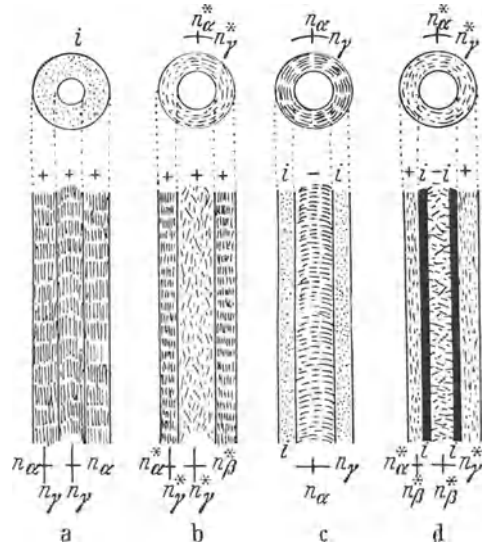
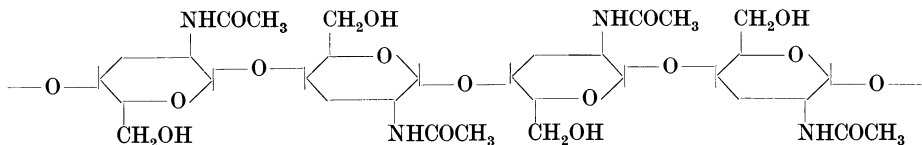


Abb. 57.

Abb. 57 a—d. Mizellarstruktur der Zellwand. Die durch Striche angedeuteten homogenen Gitterbereiche muß man sich alle untereinander verwachsen denken, also nicht als einzelne Mizelle, wie früher angenommen wurde.  $i$  isotrop, + optisch positiv, — optisch negativ,  $n\alpha$  kleinster,  $n\beta$  mittlerer,  $n\gamma$  größter Brechungsindex. a Faserstruktur, b faserähnliche Struktur, c Ringstruktur, d Röhrenstruktur. Nach FREY-WYSSLING.

der Längsrichtung streckenden Zellen ist die Röhrenstruktur wohl die Regel; die Längsachsen der Stäbchen liegen, mit einer im Vergleich zur Ringstruktur ansehnlichen Streuung, quer zur Längsachse der Zellen, also quer zu deren Streckungsrichtung (Abb. 60).

Bei den Pilzen finden sich an Stelle der Zellulosemembranen zumeist Chitinmembranen [es kommt übrigens auch vor, daß ein und dieselbe Pflanze Chitin und Zellulose enthält; so verhält sich eine Rhizidiaceae (HARDER)]. Im physikalischen Prinzip des Wandbaus und auch im Mechanismus des Wachstums ändert sich aber dadurch nichts. Der wesentliche Unterschied besteht nur darin, daß sich statt der Zellulosekette die Chitinkette findet:



Für das Verständnis des Streckungswachstums ist die Kenntnis der Dehnbarkeitseigenschaften der Wände wichtig. Wir unterscheiden eine *elastische* und eine *plastische Dehnbarkeit* der Wand, und dementsprechend zwei verschiedene Arten der Dehnung. Eine Zellwand ist nie ideal elastisch; d. h. nach beendeter Einwirkung einer dehrenden Kraft bestehe

diese nun im osmotischen Druck oder in einer von außen einwirkenden Zugkraft, nimmt die Wand nicht wieder genau ihre Ausgangslänge ein, es bleibt eine Deformation bestehen. Dieser auf der plastischen Dehnbarkeit beruhende irreversible Anteil der Dehnung ist in jüngeren Zellen

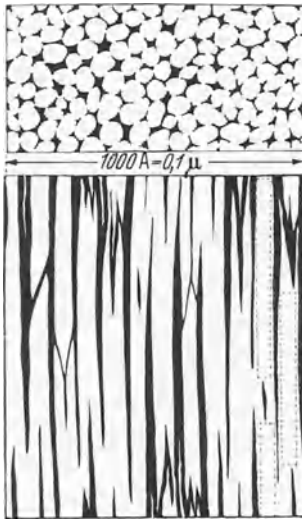


Abb. 58. Mizellengerüst, mizellare und intermizellare Phase durchdringen sich kontinuierlich.  
Nach FREY-WYSSLING.

besonders groß, während er in ausgewachsenen praktisch belanglos sein kann. Die gleiche Regel gilt, wie schon obenerwähnte Versuche zeigen, auch für die elastische (reversible) Dehnbarkeit; für das Wachstum ist jedoch die hohe *plastische* Dehnbarkeit das Entscheidende.

In der Wand liegen wohl zumeist nicht, wie es in der ursprünglichen Mizellartheorie NÄGELIS noch angenommen wurde, einzelne unverbundene Mizellen nebeneinander; sondern wir haben es mit einem zusammenhängenden Mizellengerüst zu tun (Abb. 58), in dem sich höchstens bei starker Quellung die einzelnen Stäbchen isolieren (BREUER, KRATKY und SAITO). Die Zelluloseketten überkreuzen sich und sind an diesen Kreuzungspunkten, den sog. Haftpunkten, durch die Nebervalenzen der freien OH-Gruppen ziemlich fest zusammengefügt. Das ganze Gerüst kann durch angreifende Kräfte auf Kosten der Breite in die Länge gestreckt werden; die Haftpunkte wirken dabei wie Scharniere (Abb. 59). Während dieser Streckung orientieren sich die Zellulosestäbchen also mehr in der Längsrichtung, d. h. in der Dehnungs-

richtung. Das ist der Prozeß der elastischen Dehnung. Ist die dehrende Kraft groß, so kann es je nach der Beschaffenheit des Gerüsts mehr oder weniger leicht zur Sprengung der Bindungen an den Haftpunkten kommen. Darin besteht die plastische Dehnung.

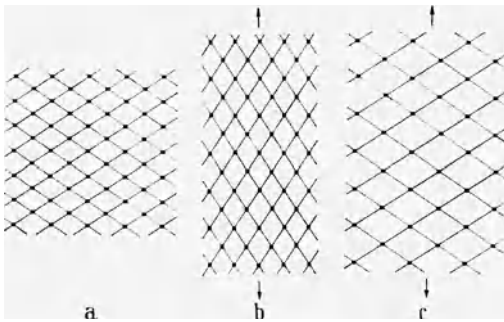


Abb. 59 a—c. Schematische Darstellung der Dehnung in einer meristematischen Zellwand (○ Haftpunkte); a idealisiertes Strukturschema, b Dehnung ohne Lösung der Haftpunkte (Breitenabnahme!), c Dehnung bei vorübergehender Lösung der Haftpunkte (Auflockerung!). Nach FREY-WYSSLING.

**Wandwachstum.** Die Art der Substanzvermehrung der Zellwand hängt weitgehend davon ab, wie leicht sich das Mizellengerüst auflockern läßt. In jugendlichen Zellen gelingt diese Ausweitung noch leicht, so daß dann ohne Schwierigkeit neue Mizellgerüstteile eingelagert werden können („Intussuszeption“); in älteren Zellen kommt aber fast nur noch die Anlagerung neuer Gerüstteile („Apposition“) in Frage.

Nun fragt es sich, ob bei dem Wachstum jugendlicher Zellwände, das ja mit einer fortgesetzten Einlagerung neuer Mizelle in die Wand parallel geht, das Primäre diese Einlagerung ist und das Sekundäre die infolgedessen eintretende Verlängerung der Wand, oder ob primär die Wand durch den Turgordruck gedehnt wird, und dann die Membran-

lücken wieder durch Intussuszeption ausgefüllt werden. Die zweitgenannte Ansicht hat sich als berechtigt erwiesen.

Für eine primäre Streckung ohne Substanzvermehrung sprechen schon manche Beobachtungen über das Auftreten von Verdünnungen der Membran während des Wachstums. Das wurde beispielsweise während der Streckung der Sporogonstiele von *Pellia* gefunden (OVERBECK); außerdem beim Streckungswachstum der *Helianthus*-Hypokotyle [RUGE (1)]. In der Zone stärkster Streckung kann sich die Membran auf die Hälfte verdünnen, während sie ihre Länge verdoppelt. In den älteren, sich langsamer streckenden Zonen hält die Substanzeinlagerung mit der Dehnung Schritt und macht sogar die anfängliche Dickenabnahme wieder wett.

Die genauere Untersuchung über die Beschaffenheit des Mizellgerüsts scheint aber der Theorie einer primären Dehnung durch die osmotische Wasseraufnahme Schwierigkeiten zu bereiten. Bei *Avena*-Koleoptilen wird die Röhrenstruktur während des Wachstums beibehalten, und zwar auch dann, wenn eine Längenzunahme um mehrere 100% stattfindet. Man sollte aber erwarten, daß die Mizellgerüstbalken bei einer passiven Dehnung der Wand ihre Lage so verändern, daß eine mehr faserähnliche Struktur eintritt, wie das in der Tat bei einer künstlichen Dehnung durch eine von außen angreifende Zugkraft schon dann zu beobachten ist, wenn diese Dehnung nur 9% beträgt [BONNER (1)]. Auch entsprechende Versuche an Wurzeln und Hypokotylen haben gelehrt, daß das Wachstum keinesfalls einfach nur eine plastische Dehnung sein kann. Sogar bei den Sporogonstielen von *Pellia epiphylla* ist trotz einer Streckung auf das 20–90fache der ursprünglichen Länge keine Auflockerung der Röhrenstruktur erkennbar (VAN ITERSON).

Trotzdem lassen sich diese Beobachtungen mit den anderen vereinbaren, nach denen der plastischen Dehnung eine Rolle beim Wachstum zukommt. Es kann ja nicht zufällig sein, daß sich das Dehnbarkeitsmaximum mit dem Maximum der Zellstreckung mehr oder weniger deckt, und zudem auch eine experimentelle Verminderung der Dehnbarkeit, wie sie z. B. bei *Raphanus* durch Kultur in trockener Luft erreicht wurde (GORTER und FUNKE), die Wachstumsgeschwindigkeit herabsetzt. Wir müssen annehmen, daß die bei der normalen, d. h. während des Wachstums erfolgenden Dehnung auftretenden Lücken im Mizellgefüge leicht wieder sofort durch Neueinlagerung von Mizellarbalken in der Querrichtung, also parallel zu den vorhandenen, ausgefüllt werden, und diese Einlagerung nur bei einer künstlichen Dehnung ausbleibt.

Wenn wir die hier beschriebene Theorie des Streckungswachstums anerkennen, bleibt noch die zweite Frage bestehen, wie der Prozeß eingeleitet wird, d. h. durch welche Änderungen in der Membranbeschaffenheit sich deren Plastizität erhöht. Betrachtet man sich das Bild der Mizellarstruktur in der jungen Zellwand (Abb. 60), so wird die Annahme von BONNER und FREY-WYSSLING, daß es primär auf eine Lockerung der sog. Haftpunkte ankommt, d. h. der Stellen, an denen sich die

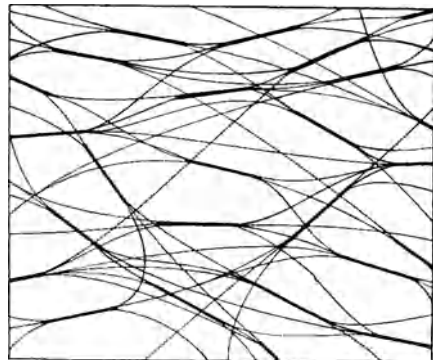


Abb. 60. Mizellarstruktur einer jugendlichen Zellwand. Nach FREY-WYSSLING.

Zellulosestäbchen überkreuzen, verständlich. Nach dieser Erweichung kann dann eine dehnende Kraft ein Übereinandergleiten der Zellulosestäbchen erzwingen, wie es Abb. 59c schematisch zeigt: das Gerüst lockert sich auf und so wird Raum für die Intussuszeption geschaffen. Dabei bleibt es noch ungewiß, welcher Natur diese Kräfte sind, die das Zusammenhaften bedingen; wir wissen daher auch nicht, welcher Art die Prozesse sein müssen, die die Haftpunkte auflockern. Da bei einem durch  $\beta$ -Indolyl-essigsäure katalytisch eingeleiteten Streckungswachstum eine Membransäuerung (Senkung des  $p_H$ -Werts auf 3,0) beobachtet worden ist, wurde die Vermutung ausgesprochen, diese Ansäuerung bedinge eine Quellungssteigerung der Intermizellarsubstanz, genauer: eines besonderen Quellskörpers; diese Quellung sei die treibende Kraft bei der Lockerung der Haftpunkte [RUGE (2)]. Die bisherige Untersuchung des Quellskörpers zeigt, daß er einerseits Pektinen, andererseits Zelluloseschleimen ähnlich ist [RUGE (3)]. Eine solche Beteiligung von Quellungskräften wäre auch dann möglich, wenn man mit einer direkten Einwirkung der Wachshormone auf die Intermizellarsubstanz nicht rechnet.

Jedenfalls scheint es, daß mit der Auffindung der beiden genannten Prozesse: *Ausweitung des Mizellgerüsts bei der Turgordehnung* und (zumeist gleichzeitig damit) *Einlagerung neuer gleichgerichteter Gerüstteile*, der Mechanismus des Streckungswachstums in den Hauptzügen richtig beschrieben worden ist, wenn es auch im einzelnen manche Variation geben mag.

Von der Anordnung der Zellulosestäbe hängt sicher auch die Wachstumsrichtung der Zelle ab. Daß die Zellen mit Röhrenstruktur in die Länge wachsen, erklärt FREY-WYSSLING dadurch, daß die Stäbe in tangentialer Richtung vorwiegend mit ihren Enden aufeinanderstoßen, also durch die Hauptvalenzketten verknüpft sind, während sie senkrecht dazu, also in der Längsrichtung der Zellen, nur durch die leichter überwindbaren Kohäsionskräfte zusammenhängen. Die Ausweitung muß daher parallel zur Längsachse der Zellen leichter erfolgen können.

Man wird nun natürlich weiter nach den Ursachen dieser Orientierung fragen. Einen Hinweis kann uns die Tatsache geben, daß in einem Zylinder, auf dessen Wandung von innen her ein Druck ausgeübt wird, die Spannung in tangentialer Richtung aus physikalischen Gründen doppelt so groß sein muß wie die Spannung in axialer Richtung, durch diesen überwiegenden Querzug, der auch in der lebenden Zelle bestehen muß, könnte die bevorzugte Querorientierung der Zellulosestäbe zustande kommen [CASTLE (3)]. Damit ist natürlich die primäre Frage nach der Entstehung einer zylinderförmigen Zelle noch nicht beantwortet. Auch in einem zunächst komplizierter erscheinenden Fall ist es gelungen, die die Wachstumsrichtung bedingende Mizellanordnung zu erklären. Die Wand des Sporangienträgers von *Phycomyces* zeigt ein Spiralwachstum; d. h. sie streckt sich nicht parallel zur Längsachse der Zelle, sondern in einem bestimmten Winkel zu dieser Achse; dieser Winkel ist — nebenher bemerkt — modifizierbar und hängt z. B. von der Temperatur ab. Das spiralförmige Wachstum erklärt sich aus einer spiralförmigen Struktur der Zellwand, es besteht also ebenso wie in den einfacheren Fällen eine eindeutige Beziehung zwischen Wandstruktur und Wachstumsrichtung. — Die spiralförmige Anordnung glaubte man (ebenso wie übrigens auch in anderen Fällen, z. B. bei der Entstehung von Schraubengefäßen) aus der Richtung der Plasmaströmung erklären zu können. Diese Erklärung versagt aber jedenfalls für *Phycomyces*. Dagegen konnte CASTLE die spiralförmige Struktur aus dem Zusammenwirken des vom Zellsaft auf die Wand ausgeübten Drucks und der elastischen Kraft der Wand erklären [CASTLE (1, 2)]; denn eine entsprechende spiralförmige Drehung ließ sich an einem ähnlich konstruierten mechanischen Modell demonstrieren.

Die Notwendigkeit der Lebensprozesse für das Streckungswachstum haben wir schon hervorgehoben; sie kommt auch in der engen Verbindung zwischen Plasma und Wand sowie im Eiweißvorkommen in der Wand wachsender Zellen zum Ausdruck. Das Plasma hat unter anderem neue Wandbausteine zu liefern und diese in die Wand zu schaffen. Allerdings

ist es unwahrscheinlich, daß im Plasma schon fertige Mizellargerüstbalken entstehen. Die Plasmatätigkeit ist wohl mit dem Aufbau der Hauptvalenzketten abgeschlossen und diese fügen sich dann an der Grenzfläche Plasma-Zellwand zu den größeren Einheiten zusammen.

Ebenso wie für die Einlagerung neuer Gerüstteile ist das Plasma auch für deren Anlagerung beim Dickenwachstum der Wände in älteren Zellen wichtig. Dieser Vorgang löst die Intussuszeption zwangsläufig ab, sobald die Ausweitung des Mizellargerüsts nicht mehr stattfindet, die Einlagerung also nicht mehr möglich ist, die Wandbausteine aber weiterhin gebildet werden. Die Wandauflagerungen können ja sehr mächtig werden; auf die Mittellamelle wird die „primäre Wand“ und auf diese die sekundären Verdickungen aufgelagert, die die größte Dicke erreichen können. Zu diesen Vorgängen der Auflagerung neuer Substanz braucht das Plasma die Wand nicht notwendig zu berühren. In manchen Sporen [*Selaginella* (FITTING), *Isoetes*, *Riccia* und *Anthoceros* (WENTZEL)], sowie auch in Pollenkörnern (BEER; TISCHLER) verdickt sich die Membran sehr erheblich, obwohl das Plasma, das hier also nur das Baumaterial zu liefern hat, sie nicht berührt (Abb. 61). Das vom Plasma gelieferte Material muß in diesen Fällen durch eine Flüssigkeitsschicht zur Membran diffundieren. Es sind sogar Fälle beobachtet worden, in denen das vom Plasma gelieferte Wandmaterial durch die inneren Membranschichten hindurch zu den äußeren noch wachsenden diffundieren muß, so bei den Gallertschichten von Algen; allerdings ist die Diffusion in diesen Fällen auch wesentlich leichter möglich als durch die Wände der Zellen höherer Pflanzen.

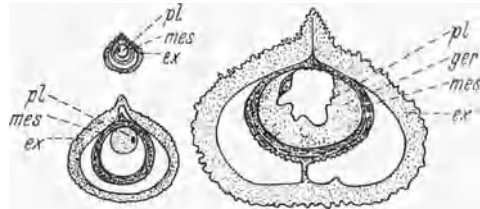


Abb. 61. Makrospore von *Selaginella helvetica*. Wachstum der Membran nach deren Trennung vom Plasma zeigend. *ex* Exospor, *mes* Mesospor, *pl* Protoplasma, *ger* Gerinnel, das in der zwischen Protoplasma und Mesospor liegenden Flüssigkeit zur Ausfüllung gebracht werden kann. Nach FITTING.

#### 4. Mechanismus des Plasmawachstums.

Die Erfolge, die die Untersuchung des pflanzlichen Streckungswachstums bereits erzielt hat, dürfen uns nicht vergessen lassen, daß wir damit über die tieferen Probleme des Zellwachstums noch nicht viel erfahren haben. Auch beim Wandwachstum ist die schwierigste Arbeit, die Schaffung neuer Bausteine, also das Assimilationswachstum, dem Plasma überlassen.

Beim Wachstum des Plasmas selber sind einerseits ähnliche Leistungen zu vollbringen wie beim Wachstum der Wand. Auch das Plasma stellt ein Mizellarsystem dar, das allerdings weniger einfach beschaffen ist als das der Wand. Die Zahl der Substanzen des Plasmas ist größer, ihr chemischer Bau komplizierter. Dadurch wird auch die Art der Haftpunkte mannigfaltiger und die Art der Kräfte, die diese Haftpunkte lockern können, vielseitiger. Zudem aber hat ja das Plasma nicht nur die Bausteine für sein eigenes Wachstum, sondern auch die für das Wandwachstum zu liefern. Dieses Problem der Assimilation der Nahrungsstoffe zu körpereigenen Substanzen begegnet uns bei allen Vorgängen der Vermehrung plasmatischer Substanz im weitesten Sinne; es besteht schon, und zwar besonders deutlich, beim Wachstum der Gene, also der Gebilde, die als die

Erbfaktoren letzten Endes für den artspezifischen Verlauf der Assimulationsleistungen verantwortlich sind: Ein Gen ist (natürlich unter bestimmten Bedingungen des Zellzustandes) fähig, aus der ihm als Nahrung zur Verfügung stehenden Substanz Stoffe zu bilden, die mit denen dieses Gens identisch sind. Und sobald das Gen aus irgendeiner Ursache verändert wird (eine Mutation erleidet), bedingt es auch eine neuartige Assimilation, so daß die neu hinzugefügte Substanz der des mutierten Gens entspricht.

Die Klärung solcher Assimulationsleistungen würde uns dem Verständnis des Lebens erheblich näher führen; vorläufig können wir nur auf einige analoge Fälle außerhalb des Organismus hinweisen, nämlich auf die Vorgänge der Autokatalyse, bei denen ein Stoff seinen eigenen Zuwachs katalysiert.

Als Beispiel kann die Zersetzung von Nickelcarbonyl an metallischem Nickel dienen. In dampfförmigem Zustand ist Nickelcarbonyl unter geeigneten Bedingungen recht beständig, wird aber eine Spur Nickel zugeführt, so erfolgt rasche Zersetzung. Nickel „assimiliert“ also die zersetzte Substanz.

Eine gute Möglichkeit zum Verständnis der organischen, als Wachstum bezeichneten Autokatalyse bietet vielleicht das Studium der Viren. Ein Virus ist nicht imstande, sich außerhalb eines Lebewesens, in dem es parasitiert, zu vermehren, während innerhalb der Wirtspflanze rasche Vermehrung unter Bewahrung des spezifischen Charakters eintritt. Das Virus kann also Stoffe des Wirts assimilieren, und das, obwohl es sich beim Virus nicht um ein organisiertes Lebewesen handelt, sondern um ein relativ einfaches, vielleicht nur aus einer Molekülart, nämlich einer eiweißartigen Substanz zusammengesetztes Gebilde, dessen Kristallisierbarkeit (in der die einfache Zusammensetzung zum Ausdruck kommt) beim Tabakmosaikvirus gelungen zu sein scheint [STANLEY (1, 2)].

Es gibt also immerhin Vorgänge, die die Bearbeitung des Problems der Assimilation als nicht hoffnungslos erscheinen lassen.

## 5. Katalysatoren des Streckungswachstums<sup>1</sup>.

**Die Auxine.** Das normale Hormon der Zellstreckung höherer Pflanzen ist das Auxin, dessen Entdeckung auf Beobachtungen von FITTING, BOYSEN-JENSEN, PAÁL, SÖDING u. a. zurückgeht: in der Koleoptilspitze von *Avena* befindet sich ein wachstumsbeschleunigender Stoff, der zur Basis wandert [BOYSEN-JENSEN (1)]. Vor dem Beginn der Studien an Koleoptilen hatten schon Untersuchungen FITTINGs (2) das Vorkommen von Wachstumshormonen erkennen lassen: In Orchideenpollinien wurde ein Stoff gefunden, der am *Gynostemium* Schwellungen hervorruft. Nach weiteren Untersuchungen (PAÁL, STARK, SÖDING, SNOW, CHOŁODNY u. a.) konnte dann F. W. WENT seine erfolgreiche Arbeit über den Wuchsstoff in der *Avena*-Koleoptile durchführen. Aus abgeschnittenen Koleoptilspitzen kann ein Stoff in Agar diffundieren und nachher auf Koleoptilstümpfe, denen der Wuchsstoffagar aufgesetzt wird, wachstumsbeschleunigend wirken. Die Wachstumsbeschleunigung erkennt man in diesem *Avena*-Test am einfachsten, indem das Agarblöckchen einseitig aufgesetzt wird, denn die Wachstumsbeschleunigung muß dann ja zu einer Krümmung führen (Abb. 62).

<sup>1</sup> Die Literaturhinweise dieses Abschnitts sind im Vergleich zur umfangreichen Literatur spärlich, da zahlreiche Zusammenfassungen vorliegen. Zum Beispiel JOST (1, 2); BOYSEN-JENSEN (2); SCHLENKER; WENT und THIMANN.

*Avena*-Koleoptilstümpfe blieben auch weiterhin das wichtigste Testobjekt, wengleich die Methodik später noch verbessert werden konnte. Die Agarabfangmethode wurde nicht immer beibehalten; an ihre Stelle traten oft einfachere Extraktionsmethoden, die jedoch gewisse Nachteile haben können, so macht sich z. B. beim Extrahieren mit Wasser aus dem zerquetschten Pflanzenmaterial oft das Vorhandensein von Oxydasen, die den Wuchsstoff zerstören, nachteilig bemerkbar. Gut bewährt hat sich in vielen Fällen die Extraktion mit Chloroform, das mit Salzsäure angesäuert wurde. Auch Alkohol und Äther sind als Extraktionsmittel geeignet. Als Testobjekte dienen bei den weiteren Untersuchungen unter anderem isolierte Zylinder aus der *Avena*-Koleoptile, deren Verlängerung beim Aufenthalt in der zu untersuchenden Lösung bestimmt wird. Auch Erbsenepikotyle wurden benutzt. Sie werden der Länge nach teilweise halbiert und dann in die Lösungen übertragen. Bei der Wuchsstoffgegenwart krümmen sich die Hälften so, daß die Epidermisseiten konvex werden. Daneben haben sich noch andere Testobjekte als brauchbar erwiesen, und es hat sich weiterhin bewährt, den zu untersuchenden Stoff in Pastenform (mit Wollfett verrieben) auf die Pflanze einseitig aufzutragen. Es wird ganz von den besonderen Versuchsbedingungen und der Fragestellung abhängen, welches Testverfahren man wählt, und in welcher Form (in Agar, Paste oder Lösung) man die zu untersuchende Substanz bietet.

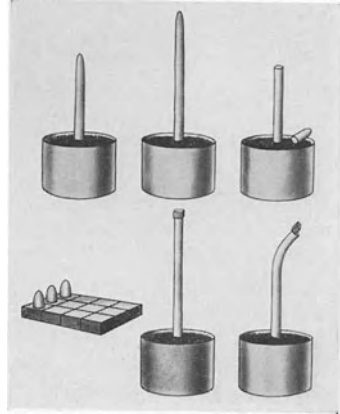
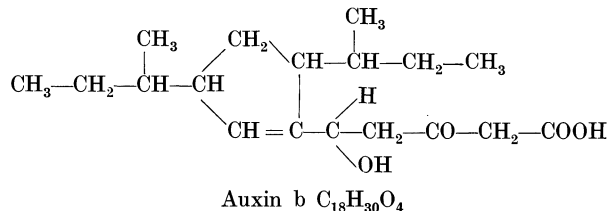
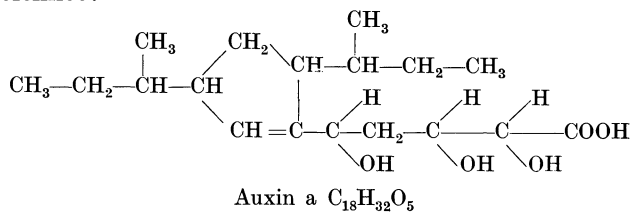


Abb. 62. Wuchsstoff und Wachstum der *Avena*-Koleoptile. Halbschematisch. Links oben Ausgangsgröße der Koleoptile; Mitte oben eine Koleoptile dieser Länge ist normal weitergewachsen; rechts oben eine Koleoptile gleicher Ausgangslänge ist dekapitiert worden; sie ist im Gegensatz zu der in der Mitte dargestellten nicht weitergewachsen. Unten links: drei Koleoptilspitzen auf Agar gesetzt. Unten Mitte: ein wuchsstoffhaltiger Agarwürfel fördert das Wachstum; wird er einseitig aufgesetzt (unten rechts), so führt er zu einer Krümmung. Nach WENT.

Nachdem schon durch die Untersuchungen WENTs und anderer Botaniker die Ätherlöslichkeit, die Säurenatur sowie auch das Molekulargewicht annähernd bekannt waren, gelang KÖGL und seinen Mitarbeitern die genaue chemische Reindarstellung und Analyse. Die erste Reindarstellung ging vom menschlichen Harn aus, der das Auxin aus der pflanzlichen Nahrung reichlich enthält. Dabei wurden zwei Auxine gefunden, die, wie spätere Untersuchungen zeigten, wirklich auch die in den höheren Pflanzen vorkommenden Wuchsstoffe darstellen. Sie wurden als Auxin a und b bezeichnet:



Nach diesen Entdeckungen setzte eine Fülle von Untersuchungen über die Verbreitung des Wuchsstoffes im Pflanzenreich und in den



verschiedensten Organen der Pflanze ein. Der Wuchsstoff ist fast überall in den höheren Pflanzen angetroffen worden, in Sprossen, Blättern, Wurzeln, Hypokotylen, Knospen, Samen usw. Schwieriger war die Feststellung, in welchen Teilen der Pflanze das Auxin gebildet wird und in welche Teile es nur durch Leitung hineingelangt. Das erste sicher nachgewiesene Auxinproduktionszentrum schien die Koleoptilspitze von *Avena* und überhaupt die der Gramineen zu sein. Jedoch hat sich das nicht bestätigt. Wuchsstoff ist überall in der Koleoptile enthalten und in der Spitze jedenfalls nicht in so viel größerer Konzentration wie man zunächst glaubte; vielleicht wird er in der Spitze aktiviert oder umgekehrt in der Basis inaktiviert bzw. gebunden. Jedenfalls stammt das in der Gramineenkoleoptile angetroffene Auxin aus dem Endosperm [POHL (1)], wo es in großer Menge nachweisbar ist; von dort wird es einerseits zur Koleoptile und andererseits (wohl in geringerer Menge) in die Wurzel geleitet. Wird dem Endosperm der Wuchsstoff irgendwie, z. B. durch Wasser oder durch kataphoretische Extraktion entzogen, so unterbleibt das Koleoptilwachstum ebenso wie nach der völligen Entfernung des Endosperms. Durch experimentelle Auxingaben kann das Wachstum dann neu eingeleitet werden.

Für die Wuchsstoffbildung ist offenbar die Einwirkung von Licht notwendig, zum mindesten aber sehr fördernd. Zum Beispiel konnte in jungen Sprossen von *Vicia Faba* nur dann Auxin nachgewiesen werden, wenn die Pflanzen vorher Licht bekommen hatten. Im Dunkeln verschwindet das Auxin sogar nach einiger Zeit aus den Pflanzen (THIMANN und SKOOG; AVERY; VAN OVERBEEK). Schon eine kurzdauernde Beleuchtung genügt dann, um den Wuchsstoffgehalt erneut ansteigen zu lassen. Der junge Keimling ist also, solange er kein Licht bekommt, auf die Auxinreserven aus dem Samen angewiesen, und man kann dann auch zeigen, daß die Konzentration im Samen am höchsten ist und mit zunehmendem Keimlingswachstum immer mehr abnimmt; nach der Blüte findet im Fruchtknoten und übrigens auch im Pollenkorn (Reserve für das Pollenschlauchwachstum!) wieder eine Auxinanhäufung statt (LAIBACH und MEYER). Wichtige Bildungszentren sind die Blätter. Im Gegensatz zu diesen scheinen die Wurzeln mancher Arten auch im Dunkeln Auxin synthetisieren zu können.

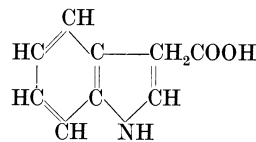
Wir haben schon in einem anderen Zusammenhang hervorgehoben, daß sich, so wichtig das Auxin auch für die Zellstreckung ist, die Verteilung der Wachstumsgeschwindigkeit in den einzelnen Organen doch nicht allein aus der jeweiligen Auxinkonzentration erklärt; zwar besteht oft eine Parallelität zwischen Auxinmenge und Wachstumsgeschwindigkeit

Organ	Alter der Pflanzen, Tage					
	16	21	42	63	77	91
Hypokotyl, unten . . . . .	4,5	6	10,8			0
„ Mitte . . . . .		12	10,3			
„ oben . . . . .		12	9	0,1		
Epikotyl, unten . . . . .	22,4	7,5	11,9	0	7,2	0,4
„ unter der Mitte . . . . .		13,7	7,3	1,1	2,1	0,5
„ über der Mitte . . . . .				8,3	5,7	0,5
„ oben . . . . .		0,3	3,2	30,5	5,3	3,8
Endknospe . . . . .		1,4	4,5	4		
Bemerkungen . . . . .				Blüh- beginn	Pflanzen mit Früchten	

(ZIMMERMANN), aber es sind doch auch sehr viele Ausnahmen bekannt geworden. In einer Tabelle sei gezeigt, wie sich die Wuchsstoffmenge in den einzelnen Teilen einer Pflanze (*Lupinus albus*) im Verlaufe der Entwicklung ändern kann (JAHNEL). Die Wuchsstoffmengen sind durch die beim *Avena*-Test gefundenen Krümmungswinkel bestimmt.

Die Parallelität zwischen Auxinvorkommen und Wachstumsgeschwindigkeit erklärt sich aber zum mindesten teilweise gar nicht durch eine direkte und einfache kausale Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit vom Auxingehalt, sondern dadurch, daß die Organe, die aus anderen Ursachen, über die wir früher gesprochen haben, stärker wachsen, auch die hierfür nötige größere Auxinmenge selber produzieren oder freisetzen.

**Heteroauxin.** Wenngleich die Auxine a und b wohl die einzigen von den höheren Pflanzen benutzten Zellstreckungshormone sind, gibt es doch Substanzen, die die Zellstreckung in ähnlich guter Weise zu katalysieren vermögen. Solche Substanzen wurden zunächst bei Pilzen gefunden; die Myzelextrakte oder die Kulturflüssigkeiten beschleunigen das Streckungswachstum der höheren Pflanzen. Dabei ist man vor allem auf eine als Heteroauxin bezeichnete Substanz gestoßen, die als  $\beta$ -Indolyl-essigsäure identifiziert wurde, ein synthetisch leicht darstellbarer Stoff:



Man fand ihn unter anderem in der Kulturlösung von *Rhizopus stolonatus*, *Absidia ramosa*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Aspergillus niger*, *Phycomyces*. Auch Bakterien bilden die Substanz reichlich; und aus der Bakterientätigkeit im Darm ist das Heteroauxinvorkommen im menschlichen Harn zu erklären.

Für die Pilze ist die  $\beta$ -Indolyl-essigsäure wohl nur ein nicht mehr verwertbares Stoffwechselprodukt, das übrigens je nach den Kulturbedingungen in verschiedener Menge gebildet wird, ohne daß sich dann auch die Lebhaftigkeit des Pilzwachstums unterscheiden muß.

Die Tatsache, daß ein chemisch ganz anderer Stoff das Streckungswachstum ebenso beeinflussen kann wie das Auxin, macht den Einblick in die Wirkungsweise dieser Stoffe schwierig; dies um so mehr, als wir andererseits wissen, daß geringfügige Änderungen im Bau des Auxinmoleküls und auch geringfügige Änderungen im Bau des Heteroauxinmoleküls die physiologische Wirksamkeit aufheben können. Durch Isomerisierung geht die Wirkung des Auxins verloren. Von den Stoffen, die dem Heteroauxin ähnlich gebaut sind, haben sich einige als gut, andere als wenig oder gar nicht wirksam erwiesen, ohne daß es dabei

gelingen wäre, eine Regel aufzufinden, die die Unterschiede verständlich macht. Hier seien willkürlich einige der geprüften Substanzen herausgegriffen und dazu ihre Wirksamkeit am *Avena*-Test in „*Avena*-Einheiten“ angegeben (KÖGL und KOSTERMANS).

Geprüfte Substanz	<i>Avena</i> -Einheiten je g
$\beta$ -Indolyl-essigsäure . . . . .	25 Milliarden
$\beta$ -Indolyl-essigsäure-Äthylester . . . . .	3 „
$\beta$ -Indolyl-essigsäure-Propylester . . . . .	1 „
2,3-Dihydro-Indol-3-Essigsäure-Methylester	34 Millionen
2,3-Dihydro-Indol-3-Essigsäure . . . . .	unwirksam
2-Methyl-Indol-3-Essigsäure . . . . .	125 Millionen
2-Methyl-Indol-3-Essigsäure-Methylester .	unwirksam

Endlich gibt es noch ganz andere Substanzen, die ebenso wie Auxin und Heteroauxin die Zellstreckung zu katalysieren vermögen (AVERY, BURKHOLDER und CREIGHTON).

**Wirkungsweise der Wuchsstoffe.** Bei den Studien über die Wirkungsweise der Auxine und Heteroauxine glaubte man zunächst einen Verbrauch des Wuchsstoffes während des Wachstums annehmen zu müssen, weil das Auxin in der Basis der Haferkoleoptile nicht mehr nachweisbar ist. Dieser Schluß hat sich aber als unbegründet erwiesen, weil der Wuchsstoff in der Basis einerseits inaktiviert sein kann (z. B., wenn er nicht in der Form freier Säure, sondern als Salz vorliegt), und andererseits selbst aktiver Wuchsstoff in der Koleoptilbasis nachweisbar ist [SÖDING (2)].

Ferner nahm man ursprünglich an, das Auxin wirke direkt auf die Zellwände und erhöhe deren Dehnbarkeit, eine Änderung, deren Bedeutung für die Einleitung des Streckungswachstums wir ja schon kennen lernten. Aber es hat sich doch gezeigt, daß die zur Wachstumsförderung notwendigen Auxinkonzentrationen so gering sind, daß das Hormon nur auf dem Wege über die Zwischenschaltung plasmatischer Auslösungsreaktionen auf die Wände wirken kann (THIMANN und BONNER). Für ein Wandgebiet mehrerer hundert Zellulosebalken ist erst ein Auxinmolekül notwendig, wenn eine Wachstumsförderung eintreten soll, und ähnlich steht es beim Heteroauxin, das z. B. schon in Konzentrationen wirkt, die bei weitem nicht ausreichen, um die Plasmaoberfläche monomolekular zu bedecken. Damit wird nicht die heute noch gelegentlich vertretene Ansicht ausgeschlossen, daß einige der Substanzen, die das Streckungswachstum beschleunigen, z. B. das Heteroauxin, auf die Zellwände auch direkt einwirken, indem sie dort etwa die Intermizellarsubstanz zur Quellung veranlassen und so zur Lockerung der früher erwähnten Haftpunkte beitragen; aber solche Wirkungen stehen doch wohl im Hintergrund. Daß der Prozeß der Wachstumsbeeinflussung nicht so sehr einfacher Natur sein kann, geht ja auch aus der Bedeutung eines speziellen Molekülbaus der beschleunigenden Substanzen hervor.

Eine *Dehnbarkeitssteigerung durch Auxin und Heteroauxin* ist mehrfach nachgewiesen worden. Beispielsweise wurde an Wurzeln von *Vicia Faba* mit Heteroauxinkonzentrationen von etwa  $10^{-8}$  mol eine Zunahme der plastischen Dehnbarkeit um mehr als 300 %, eine Zunahme der elastischen Dehnbarkeit um etwa 100 % gefunden [AMLONG (2)]. Für das Wachstum ist hierbei die Zunahme der Plastizität, also die schon erwähnte Lockerung der Haftpunkte, entscheidend. — Wie sehr dieser Prozeß auf einer Anregung des Plasmas durch das Auxin beruht, zeigt die Tatsache, daß erst unphysiologisch hohe Konzentrationen von etwa  $10^{-2}$  mol durch direkte Einwirkung auf die Wände (an toten Zellen) die Dehnbarkeit zu steigern vermögen. Sicher ist jedenfalls, daß das Auxin nur diesen einen Teilvorgang des Streckungswachstums, also die Membrandehnung katalysiert, nicht aber auch die Bildung der einzulagernden Bausteine. Entzieht man nämlich der Pflanze den Wuchsstoff, so hört die Dehnung auf, die Bildung der Membransubstanzen geht aber weiter, und zwar werden diese nunmehr angelagert (Apposition), führen also zur Membranverdickung, da die Einlagerung wegen der fehlenden Ausweitung nicht mehr möglich ist (RUGE).

Es scheint mir hier nicht die geeignete Stelle zu sein, auf die Arbeiten einzugehen, die sich mit dem sog. Reaktionsvermögen der Pflanze auf Wuchsstoff beschäftigen. Wir haben schon früher davon gesprochen, daß eine völlige Parallelität zwischen Auxinmenge und Streckungsgeschwindig-

keit schon darum nicht bestehen kann, weil auch andere Faktoren, wie z. B. die Wasserstoffionenkonzentration, der Plasmazustand und viele andere einen Einfluß auf das Wachstum haben. Nur zum sehr geringen Teil kommt die Wirkung dieser anderen Faktoren dadurch zustande, daß sie das Auxin selber beeinflussen. So etwa gelegentlich die Wasserstoffionen: Bei niedriger Wasserstoffionenkonzentration geht das Auxin aus dem physiologisch wirksamen Zustand, der freien Säure in den unwirksamen des Salzes über. Heteroauxin dringt bei saurer Reaktion leichter in die Zellen ein, weil die Permeationsgeschwindigkeit aller Säuren durch hohe H-Ionenkonzentration, die die Dissoziation der allein permeablen Säuremoleküle zurückdrängt, gefördert wird (vgl. S. 54). Daß es aber im übrigen ganz willkürlich ist, die Wachstumsgeschwindigkeit nur als Resultante von Auxinkonzentration und Reaktionsvermögen auf Auxin zu bezeichnen, haben wir schon gezeigt.

Besonders bemerkenswert ist noch die Abhängigkeit der Auxinwirkung von seiner Konzentration. Auf eine derartige Abhängigkeit ist man durch das Studium der Auxin- und Heteroauxinwirkung auf das Wurzelwachstum gestoßen. Es war schon lange bekannt, daß diese Substanzen in Konzentrationen, die das Sproßwachstum fördern, das Wurzelwachstum hemmen. Dieser zunächst schwer verständliche Antagonismus zwischen Wurzel und Sproß erwies sich als unbedeutender, sobald die Entdeckung gemacht wurde, daß die Zellstreckungshormone in sehr geringen Konzentrationen auch das Wurzelwachstum fördern. Solche Untersuchungen sind zwar immer nur mit dem leichter in reiner Form erhältlichen Heteroauxin durchgeführt worden, ihre Ergebnisse dürfen wir aber nach allen vorliegenden Erfahrungen auf die Wirkung des Auxins übertragen. Wurzeln von *Zea Mays* in sterilen Nährlösungen (mit den nötigen Salzen und mit Zucker) werden durch  $5,72 \cdot 10^{-6}$  mol Heteroauxin noch im Wachstum gehemmt, und zwar um 80 %. Zwischen  $10^{-6}$  und  $10^{-9}$  mol nimmt die Hemmwirkung des Heteroauxins ab, und es fördert in Konzentrationen von  $10^{-10}$ – $10^{-13}$  mol; die Förderung kann optimal, nämlich bei  $3 \cdot 10^{-11}$  mol, 100 % erreichen. Noch geringere Konzentrationen als  $2,86 \cdot 10^{-13}$  mol waren wirkungslos (GEIGER-HUBER und BURLET). Ähnliche Angaben liegen für die Wurzeln anderer Arten vor, wobei die Förderung im allgemeinen an Heteroauxinkonzentrationen bis zu etwa  $10^{-9}$  mol gebunden war [FIEDLER; AMLONG (1)].

Eine im Prinzip gleichartige Konzentrationsabhängigkeit der Hormonwirkung besteht offensichtlich auch für die anderen Organe, nur daß die kritischen Konzentrationen bei diesen anders sind. Sprosse und Koleoptilen werden eben noch durch wesentlich stärkere Heteroauxin- (und Auxin-) Lösungen gefördert; bei sehr hoher Konzentration erfahren aber auch sie eine Hemmung. So läßt sich auch der eigentümliche hemmende Einfluß des Auxins auf das Austreiben der Achselknospen, von dem wir schon früher sprachen, verständlich machen. Als die Rolle der Konzentration für die Auxinwirkung noch unbekannt war, versuchte man gelegentlich, die hemmende Wirkung auf das Austreiben der Achselknospen durch die Annahme zu erklären; das von der Sproßspitze gelieferte Auxin fördere die mehr in seiner Nähe gelegenen Gewebe im Wachstum, so daß diese die zur Verfügung stehenden Nährstoffe an sich ziehen und für die entfernter liegenden Achselknospen nicht mehr genügend übrig bleibt, während sie dann, wenn das Auxinproduktionszentrum entfernt wird, ausreichend Nährstoffe erhalten. Diese Erklärung konnte nicht aufrecht erhalten werden, weil die Hemmwirkung des Auxins wirklich

mit einem verminderten Wachstum der ganzen Pflanze verbunden ist, also nicht mit einem um so stärkeren Wachstum anderer Teile zusammenhängt. Tatsächlich liegen die Verhältnisse bei den Achselknospen ähnlich wie bei den Wurzeln: sie werden nur durch sehr geringe Hormonkonzentrationen im Wachstum gefördert (THIMANN). — Allerdings sind die Meinungen hierüber noch geteilt [SNOW (2)].

Somit läßt sich wohl für alle Organe eine ähnliche Kurve der Abhängigkeit des Wachstums von der Auxinkonzentration konstruieren, nur daß diese Kurven, wie das Schema Abb. 63 zeigt, gegeneinander verschoben sind.

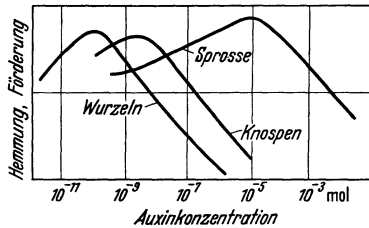


Abb. 63. Hemmende und fördernde Wirkung von Auxin auf verschiedenartige Organe. Das Auxin wirkt in geringen Konzentrationen stets fördernd, in hohen Konzentrationen hemmend. Der Umschlagspunkt liegt jedoch für Knospen bei geringeren Konzentrationen als für Sprosse, für Wurzeln bei noch geringeren Konzentrationen des Auxins.  
Nach THIMANN.

Aus unseren bisherigen Betrachtungen geht schon hervor, daß das Auxin innerhalb der Pflanze oft über größere Strecken geleitet werden muß. Die Transportgeschwindigkeit kann 10–20 mm je Stunde erreichen, gelegentlich, anscheinend wenn ein Transport im Phloem beteiligt ist, sogar einige 100 mm je Stunde [LAIBACH und FISCHNICH (2)]. Oft ist der Transport mehr oder weniger polar, kann also nur in einer Richtung, oder doch in dieser leichter als in entgegengesetzter stattfinden. Als eine einfache Diffusion läßt sich der Wuchsstofftransport nicht verstehen:

anscheinend findet die Leitung vorwiegend, aber bestimmt nicht nur im Leptom statt, das Hadrom jedenfalls ist nicht notwendig. Mehrfach hat man die Plasmaströmung zur Erklärung herangezogen. Elektrische Potentiale, denen man zeitweise eine Bedeutung beimaß, sind, wie wir schon erwähnten, nicht hervorragend wichtig, wengleich sie in Sonderfällen bestimmt beachtet werden müssen.

**Andere Auxinwirkungen.** Die katalytische Wirkung des Auxins zeigt sich auch darin, daß es nicht nur durch andere Stoffe, wie das Heteroauxin, ersetzt werden kann, sondern seinerseits auch andere Prozesse als das Streckungswachstum zu beschleunigen vermag.

Zu diesen anderen von Auxin und Heteroauxin auslösbaren Reaktionen gehört z. B. die *Zellteilung*, die namentlich unter dem Einfluß hoher Heteroauxinkonzentrationen so lebhaft werden kann, daß es zu starken Kalluswucherungen kommt (LAIBACH; ROGENHOFER). Auch die Förderung der Kambiumtätigkeit und, im Zusammenhang damit, die Beeinflussung des Dickenwachstums gehört hierher [SÖDING (3)]. Nun besteht allerdings in solchen Fällen darin eine erhebliche Schwierigkeit, daß hohe Heteroauxinkonzentrationen offensichtlich schädigend wirken. Und da die Beeinflussung der Zellteilungen erst durch hohe Hormonkonzentrationen erzielbar war, besteht der Verdacht, daß es primär nur auf die Schädigung ankommt und dadurch dann Wundhormone freigesetzt werden, von denen wir wissen und später genauer sehen werden, daß sie zellteilungsauslösend wirken. Bei der Beeinflussung der Kambiumtätigkeit allerdings handelt es sich zum Teil um Auxin- und Heteroauxinkonzentrationen, die wir noch als normal bezeichnen dürfen, und auch ihre Wirkung erweckt nicht den Eindruck, daß sie indirekte Folge einer Schädigung ist. In dekapitierten Sprossen und Hypokotylen junger *Helianthus*-Keimpflanzen wird die Kambiumtätigkeit schon durch Konzentrationen von  $1:10^6$  angeregt [SNOW (1)].

Auch die *Ausbildung mehrerer Organe* wird durch Auxin und Heteroauxin gefördert oder ermöglicht. Am meisten wurde die Bildung von Adventivwurzeln an vollständigen Sprossen, sowie die Wurzelbildung an der Basis abgeschnittener Sprosse untersucht [BOUILLENNE und WENT; LAIBACH und FISCHNICH (1)] (Abb. 64). Diese Förderung der Wurzelbildung kann in besonderen Fällen für die Stecklingsvermehrung praktisch auswertbar sein. Man hat hierbei gelegentlich direkt von einer wurzelbildenden Substanz gesprochen. Das ist aber doch irreführend. Alle Sproßteile, an denen sich die Wurzelneubildung durch aufgetragenes Heteroauxin erzielen läßt, zeigen ohnehin ein gewisses Bestreben zur Wurzelbildung. Das Heteroauxin bedingt nur, daß die Wurzeln wesentlich reichlicher und leichter gebildet werden als sonst. Durch das Heteroauxin wird den Zellen nur noch ein Anstoß gegeben, der im Prinzip auch durch ganz andere physikalische und chemische Agentien erreichbar ist. So dürfen wir uns nicht wundern, daß gerade beim Studium dieser Reaktion noch eine ganze Reihe anderer Substanzen gefunden wurden, die ebenfalls als Heteroauxine anzusprechen sind. Nur einige davon seien genannt (ZIMMERMANN, CROCKER, HITCHCOCK, WILCOXON):  $\beta$ -Indolylpropionsäure,  $\beta$ -Indolylbuttersäure, Phenylpropionsäure, Phenyllessigsäure,  $\alpha$ - und  $\beta$ -Naphthalinessigsäure, Fluorenessigsäure, Anthrazenessigsäure, Äthylen, Azetylen, Propylen.

Selbst die *Bildung parthenokarper Früchte* kann durch Heteroauxin veranlaßt werden; diese können dann ungefähr die Größe der normalen erreichen; das ist schon für mehrere Pflanzen, unter anderem für *Gladiolus* beschrieben worden (HAGEMANN; GARDENER und MARTH). Ob man daraus mit Sicherheit schließen darf, daß die Fruchtbildung normalerweise durch das vom heranwachsenden Embryo oder vom Pollen gelieferte Auxin bedingt wird, erscheint zweifelhaft, seitdem wir wissen, daß die verschiedensten Agentien einen solchen „Anstoß“ bedingen können. Immerhin ist es bemerkenswert, daß Parthenokarpie auch durch Chloroformextrakte aus Pollen erzielbar ist (GUSTAFSON).

Manche *Gallbildungen* sind durch die Wuchsstoffe erklärbar, die von den Gallbildung veranlassenden Organismen geliefert werden. Die an *Phaseolus*, *Helianthus* und *Nicotiana* von *Bacterium tumefaciens* hervorgerufenen Gallen ließen sich durch Behandlung mit Heteroauxinen (Indollessigsäure und Indolpropionsäure) nachahmen; und aus dem *Bact. tumefaciens* ließen sich andererseits Stoffe extrahieren, die, zur Paste verarbeitet und auf *Bellis* übertragen, ebenfalls Gallbildung bedingen (BROWN und GARDENER). Auch Zellwucherungen der Art, wie sie in den Gängen

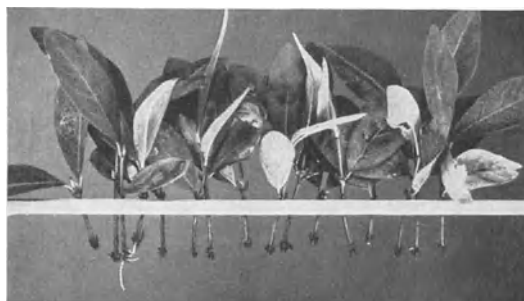


Abb. 64. Wirkung des Heteroauxins auf die Wurzelbildung. Stecklinge von *Lonicera coerulea* oben mit  $\beta$ -Indolyllessigsäure behandelt, unten unbehandelt. Nach FISCHNICH.

der Blattminierlarven entstehen (an solchen Stellen, wo die Fäzes mit den Mesophyllzellen in Berührung kommen) waren durch Behandlung mit Heteroauxin erzielbar (LA RUE). — Wegen der schon erwähnten Fähigkeit der Bakterien zur Heteroauxinbildung ist es auch nicht erstaunlich, daß *Bact. solanacearum* bei Tomaten, Kartoffeln, *Rhizinus* und anderen Pflanzen nach dem Einimpfen ebenso die Adventivwurzelbildung veranlassen kann, wie Heteroauxin (GRIEVE).

Es ist für den Physiologen nicht befremdend, daß ein und dieselbe Leistung, also z. B. Auslösung der Zellstreckung oder der Wurzelbildung, durch ganz verschiedenartige Stoffe bedingt werden kann. Wir finden derartige Erscheinungen oft; sie sind gerade dann verständlich, wenn es sich um katalytische Verursachungen handelt. Man kann eben den Widerstand, der der Potenzentfaltung im Organismus entgegensteht, auf ganz verschiedenartige Weise beseitigen. In der Reizphysiologie stoßen wir fortgesetzt auf solche Fälle. Außerdem besteht aber nicht selten die erwähnte Möglichkeit, daß eine Substanz nur dadurch wirksam wird, daß sie das typische Hormon innerhalb der Zelle freisetzt oder aktiviert. Für die Erklärung des Vorkommens zahlreicher Stoffe mit Auxinwirkung hat namentlich WENT auf diese Möglichkeit hingewiesen. So könnte z. B. die Wirksamkeit des Äthylens verstanden werden; denn es zeigte sich, daß diese Substanz nur dann wachstumsbeschleunigend und Wurzelbildung auslösend wirkt, wenn in der Pflanze Auxin vorhanden ist (MICHENER). Unnötig ist aber die Annahme, daß auch der Einfluß auf das Austreiben der Seitenknospen indirekter Natur sei und zustande komme, weil das Auxin den Transport anderer Substanzen beeinflusse. Auch die Annahme, die Wurzelbildung durch Auxin erkläre sich nur aus der Beeinflussung des Transports eines spezifischen Wurzelbildners, erscheint mir unbegründet. Wir müssen uns stets vor der Gefahr hüten, den Hormonen zu große und zu spezifische Potenzen zuzuschreiben; ihre Bedeutung liegt zumeist darin, daß sie besonders leicht einen Anstoß zu geben vermögen, den andere physikalische und chemische Agentien erst bei kräftigerer Dosierung liefern.

Damit ist eine Regel erkannt, deren Bedeutung weit über das Gebiet der pflanzlichen Wachstumsphysiologie hinausgeht. So haben sich in der tierischen Entwicklungsphysiologie immer wieder die Substanzen, in die man zunächst gleichsam die Potenz zu spezifischen Entwicklungsschritten glaubte hineinlegen zu dürfen, lediglich als Auslöser erwiesen. Die ausgelöste Reaktion ist in ihrer Qualität von der chemischen Natur des Stoffes unabhängig und sie kann zudem auch durch andere Einflüsse bedingt werden. Selbst die von Genen bedingten Wirkungen lassen sich gelegentlich durch andersartige Faktoren ähnlich erzielen.

So erscheint es also gegenwärtig als wenig treffend, eine enge Verknüpfung zwischen *einem* bestimmten Stoff und *einer* bestimmten physiologischen Leistung anzunehmen. Die Biokatalysatoren haben vielmehr die Aufgabe, Reaktionswiderstände an geeigneter Stelle und im geeigneten Ausmaß auszuschalten, zu verringern oder zu erhöhen (vgl. dazu MITTASCH).

## 6. Katalysatoren des Plasmawachstums.

**Nähr- und Wirkstoffe.** Für das Plasmawachstum oder Assimilationswachstum, wie man es auch genannt hat, sind natürlich die verschiedensten Stoffe notwendig. Fehlt einer dieser Stoffe, so wird das Wachstum gehemmt oder verhindert. Das im einzelnen zu untersuchen, ist eine

Aufgabe der Stoffwechselfysiologie, die sich auch bemüht, quantitative Gesetze für die Wachstumsinderung bei der verringerten Gabe bestimmter Stoffe aufzustellen. Zu den notwendigen Stoffen gehören natürlich in erster Linie außer dem Atmungsmaterial die Baustoffe (Nährstoffe), zu denen wir auch solche rechnen, die nur in geringen Mengen zum Einbau in die Zellbestandteile notwendig sind. Wenn das Wachstum durch Zufuhr eines vorher mangelnden Nährstoffes gefördert wird, so sprechen wir nur von der Deckung eines Nährstoffmangels. Wird aber das Wachstum durch Stoffe gefördert, die nicht in das Plasma eingebaut werden, so sprechen wir von einer Katalyse. Allerdings ist, wie KUHN treffend ausführt, diese Trennung von Nährstoffen und „Wirkstoffen“ (Katalysatoren) beim Wachstum praktisch nicht restlos durchführbar; der notwendige Stoff kann für einige Teilreaktionen Nährstoff, für andere Wirkstoff sein. Für die Chlorophyllbildung ist Eisen ein Wirkstoff, Magnesium ein Nährstoff, weil dieses im Gegensatz zu jenem im Chlorophyll enthalten ist. Eisen kann aber für die Bildung eisenhaltiger Fermente (Katalase, Peroxydasen und Zytochrome) Nährstoff sein. Da nun zum gesamten Wachstumsprozeß außer der Bildung des Chlorophylls auch die Bildung jener Enzyme gehört, ist Eisen zugleich Wirkstoff und Nährstoff.

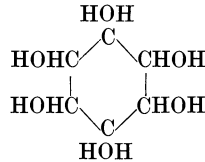
Gerade die Tatsache, daß bestimmte Stoffe nur für die Bildung von Enzymen wichtig sind, macht es verständlich, daß sehr kleine Mengen der „Spurenelemente“ einen großen Erfolg haben. — Wie weit man nun solche Stoffe, wie z. B. Zn, Cu, B, die in geringen Mengen das Wachstum zu katalysieren vermögen, als Wuchsstoffe bezeichnen will, bleibt willkürlich. Man hat tatsächlich schon gelegentlich Metallverbindungen, die in geringen Spuren das Wachstum fördern, als Wuchsstoffe oder doch als Co-Wuchsstoffe bezeichnet [NIELSEN und HARTELIUS (2)]. Uns interessieren hier aber in erster Linie die vom Organismus selber produzierten Stoffe, denen eine besondere Rolle bei der Regulierung des Wachstums zufällt.

**Bios und Vitamin B<sub>1</sub>** [BONNER (5)]. Die Geschichte der Entdeckung dieser Wuchsstoffe, also der Hormone des Plasmawuchses geht auf die Beobachtung von WILDIERS zurück, daß sich Hefe ohne das Vorhandensein kleiner Mengen eines organischen Stoffes, den WILDIERS Bios nannte, nicht entwickelt; die Angabe wurde später für einige, nicht für alle Heferasen bestätigt. Auch bei anderen Pilzen wurden derartige Beobachtungen gemacht. Einige der Versuchsobjekte waren imstande, den notwendigen Ergänzungsstoff selber zu bilden; und seine Notwendigkeit konnte sich also nur bei den anderen zeigen, die ihn nicht selber produzieren, sondern erst wachsen, wenn er ihnen fertig geboten wird. Man hat diese Stoffe dann als B-Wuchsstoffe bezeichnet, während unter den A-Wuchsstoffen, die sich auch durch ihre Löslichkeit von jenen unterscheiden ließen (sie sind im Gegensatz zu den B-Wuchsstoffen ätherlöslich), die das Streckungswachstum höherer Pflanzen beschleunigenden verstanden wurden [NIELSEN und HARTELIUS (1)]. Man muß hier, wenn man der tierphysiologischen Sprache folgt, von Hormonen sprechen, sofern die Pflanze den Stoff selber bildet, aber von Vitaminen, wenn er ihr fertig zugeführt werden muß.

Da manche der Pilze die Fähigkeit zur selbständigen Bildung der Wuchsstoffe nicht besitzen (man darf wohl sagen: verloren haben), konnte man die Bedeutung der Stoffe bei ihnen viel leichter erkennen als bei höheren Pflanzen, die jene Fähigkeit nur selten verloren haben.



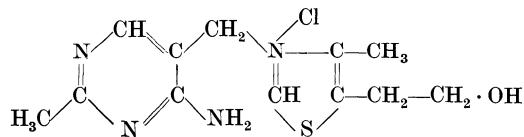
Der Faktor Bios hat sich als ein Komplex von Stoffen herausgestellt, unter denen man zunächst Bios I und Bios II unterschied. Bios I ist identisch mit Meso-Inosit  $C_6H_6(OH)_6$



Er wurde aus Teestaub (EASTCOTT) und dann aus Hefe selber isoliert (KÖGL und HASSELT).

Später wurde dann vom Bios II noch ein Bios III abgetrennt. Man bezeichnete Bios II als Biotin; es wurde von KÖGL in kristallisiertem Zustand gewonnen, und zwar lieferten 5 Zentner Trockeneigelb, das als Ausgangsmaterial diente, 1,1 mg Biotin. Seine Zusammensetzung ist wahrscheinlich  $C_{11}H_{18}O_3N_2S$ . In Hefe ist etwa 1 g Biotin je 360 000 kg enthalten. Es ist noch in Konzentrationen bis herunter zu 1 : 400 000 000 000 physiologisch wirksam. Bei einer Heferasse war in KÖGLs Versuchen Biotin schon für sich wirksam. Dagegen fördert Meso-Inosit das Wachstum nur, wenn außerdem Biotin gegenwärtig ist. — Eine weitere als Pantothen säure bezeichnete wachstumsfördernde Substanz scheint mit Bios II verwandt zu sein.

Ähnlich kann interessanterweise auch Aneurin, also das Vitamin  $B_1$  (beriberiheilend) als biosartiger Wuchsstoff wirken, und ebenso wie die anderen Wuchsstoffe das Wachstum schon für sich oder aber erst in Gemeinschaft mit anderen fördern bzw. auch ermöglichen. Aneurin ist bekanntlich in der Hefe in großen Mengen vorhanden (0,009 %); seine Konstitution ist ermittelt:



Einige Heferassen scheinen das Vermögen zur Bildung von Vitamin  $B_1$  verloren zu haben.

Gerade Vitamin  $B_1$  hat sich auch bei vielen anderen Pilzen als wirksam erwiesen. So bei *Phycomyces*, wo noch 0,02  $\gamma$  je Kubikzentimeter Nährlösung wirksam sind (1  $\gamma$  = 1 Millionstel g) [SCHOPFER (1); WASSINK]. Vitamin  $B_1$  ermöglicht bei *Phycomyces* erst das Wachstum, fördert aber außerdem die Zygotenbildung. Andere Schimmelpilze können ihren Bedarf an Vitamin  $B_1$  ohne weiteres durch eigene Synthese decken, werden also durch weitere Zugaben nicht oder nur wenig gefördert, so z. B. mehrere *Aspergillus*-Arten. Irgendwelche Regeln bezüglich der Fähigkeit der verschiedenen Arten, den einen oder anderen Wuchsstoff zu bilden, bestehen nicht. Zum Beispiel bildet *Polyporus adustus* offenbar Biotin, nicht aber Aneurin, während *Nematospira gossypii*, ein Baumwollparasit, Aneurin, nicht aber Biotin bildet. Weder *Polyporus adustus* noch *Nematospira gossypii* können für sich in synthetischen Nährlösungen (also in Lösungen, die etwa nur anorganische Salze und Zucker enthalten) wachsen, finden sie sich aber beide gemeinsam in einer

Nährlösung, so können sie sich allmählich entwickeln. *Polyporus* liefert in dieser Symbiose Biotin, *Nematospora* Aneurin (KÖGL und FRIES).

In der folgenden Tabelle sind einige für Vitamin B<sub>1</sub> autotrophe und einige heterotrophe Pilze genannt.

Auch Bakterien benötigen oft eine Vitaminzufuhr. *Staphylococcus aureus* braucht Aneurin und Nikotinsäureamid (KNIGHT); durch Biotin wird die Wirkung dieser beiden Stoffe noch erhöht.

Die saprophytischen und parasitischen Pilze werden, soweit sie nicht

selber die für ihr Wachstum (und damit indirekt für ihre Teilung) notwendigen Wuchsstoffe, also die Biosfaktoren und das Vitamin B<sub>1</sub> synthetisieren können, diese Substanzen von den höheren Pflanzen beziehen, die sie in der Regel zu produzieren vermögen. Die Hefe kann ihre Wuchsstoffe z. B. aus der Gerste entnehmen, die ihr zur Lieferung des Kohlehydrats geboten wird. Für den parasitischen Pilz *Phytophthora cactorum* wurde nachgewiesen, daß er auf synthetischen Nährlösungen erst nach dem Zusatz von Teilen höherer Pflanzen wächst; das Wachstum von *Ustilago* wird durch die ihm von der Wirtspflanze gelieferten Biosfaktoren begünstigt. Auch die bekannte günstige Wirkung von Grünalgen auf das Wachstum von *Azotobacter* (eine Wirkung, die schon dem Erdalkgenkohlsaft zukommt) beruht wohl zum großen Teil auf der Lieferung von Biosstoffen (WERNER).

Es liegen auch zahlreiche Angaben über das Vorkommen von Biossubstanzen und noch mehr von Vitamin B<sub>1</sub> bei höheren Pflanzen vor. Für Vitamin B<sub>1</sub> verfügen wir über quantitative Angaben, von denen einige zusammengestellt seien (1  $\gamma$  = 1 Millionstel g).

Die Vitamine bzw. die Biosfaktoren sind nicht in allen Teilen der höheren Pflanze gleichmäßig vorhanden. Bei Gramineen scheinen die Wuchsstoffe, speziell das Vitamin B<sub>1</sub>, vor allem in der Aleuronschicht vorzukommen; wird diese Schicht nämlich teilweise oder ganz entfernt, so geht die Keimungshemmung mit der Menge des hierbei entfernten

Vitamin B<sub>1</sub> parallel (SCHANDER). Auch durch Prüfung der einzelnen Bestandteile an einem Testobjekt, also etwa an Hefe, läßt sich die Verteilung der wachstumsfördernden Stoffe in Pflanzen ermitteln. Bios wurde beim Mais vor allem im Embryo und im Skutellum gefunden, beim Weizen auch im Endosperm. Schon in den trockenen Früchten sind die Substanzen enthalten, werden aber bei der Keimung neu gebildet, zum mindesten aber zunächst einmal aktiviert, also z. B. durch Änderung plasmatischer Strukturen freigesetzt. Daß eine solche Freisetzung für die Aktivierung wichtig werden kann, geht auch schon aus der Möglichkeit

Heterotroph	Autotroph
<i>Phycomyces Blakesleeanus</i>	<i>Mucor spec.</i>
<i>Phycomyces nitens</i>	<i>Zygorhynchus exponens</i>
<i>Chaetocladium macrosporum</i>	<i>Absidia spec.</i>
<i>Parasitella simplex</i>	<i>Rhizopus nigricans</i>
<i>Dicranophora fulva</i>	<i>Thamnidium elegans</i>
<i>Torula</i> (einige Arten)	<i>Chaetostylum Fresenii</i>
<i>Helvella infula</i>	<i>Pilaira anomala</i>
<i>Lophodermium pinastri</i>	<i>Aspergillus niger</i>

Vitamin B<sub>1</sub> in höheren Pflanzen.

Pflanze	Vitamin B <sub>1</sub> , $\gamma$ in 100 g
<i>Lactuca sativa</i> . . . . .	160
<i>Spinacea aleracea</i> . . . . .	125
<i>Daucus carota</i> . . . . .	110
<i>Solanum lycopersicum</i> , Frucht	70
<i>Corylus avellana</i> , Nuß . . . . .	360
<i>Triticum vulgare</i> , Keimling . .	1000—3300
<i>Triticum vulgare</i> , Frucht . . .	400—600

hervor, den Gehalt an aktivem Bios durch Autolyse zu erhöhen (DAGYS). Speziell über die Verteilung des Biotins im Reiskorn kann nebenstehende Tabelle Aufschluß geben:

Biotinverteilung im Reiskorn.	
Untersuchter Bestandteil	Einheiten Biotin je g
Reiskleie (mit Silberhäutchen)	7100
Abfall bei der 1. Politur . . .	5300
Abfall bei der 2. Politur . . .	4350
Poliertes Korn . . . . .	470

Biossubstanzen wurden ferner begreiflicherweise auch im Kamium der höheren Pflanzen reichlich gefunden; hier sind ja Plasmawuchs und Zellteilung am lebhaftesten. Auch das reichliche Vorkommen in Knospen ist verständlich.

Da die Biosfaktoren einschließlich Vitamin B<sub>1</sub> nicht in allen Teilen der höheren Pflanze gleichmäßig verteilt sind, läßt sich auch für diese, obwohl sie die Substanzen selber zu synthetisieren vermögen, die Notwendigkeit jener Hormone beim Wachstumsprozeß demonstrieren. Nimmt man nämlich die Teile fort, die die Substanzen besonders reichlich enthalten, so wird das Wachstum gehemmt (vgl. auch die schon erwähnten Versuche mit Samen, deren Aleuronschicht teilweise entfernt worden ist), beschleunigt sich aber wieder, wenn experimentell neue Biosfaktoren zugeführt werden. So sind z. B. Erbsenkeimlinge für ihr normales Wachstum auf die Kotyledonen angewiesen. Werden die ihrer Kotyledonen beraubten Keimlingen aber unter sterilen Bedingungen kultiviert, und dem Nährboden Biotin zugesetzt, so wachsen sie gut, und zwar auch dann noch, wenn das Biotin in einer Verdünnung 1:125000000 vorliegt. Auch Vitamin B<sub>1</sub> wirkt unter solchen Bedingungen, namentlich zusammen mit Biotin günstig (KÖGL und HAAGENS-MIT). Begreiflicherweise zeigt sich die Bios- und Vitamin B<sub>1</sub>-Notwendigkeit besonders deutlich, wenn isolierte Gewebe kultiviert werden. Einer der Faktoren, die den Erfolg pflanzlicher Organ- und Gewebekulturen verhinderten, war

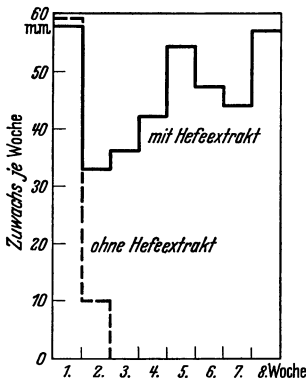


Abb. 65. Isolierte Wurzeln von *Pisum sativum* in einer Nährlösung mit anorganischen Salzen und mit Zucker. Angegeben ist der Zuwachs je Woche. Ohne (gestrichelte Kurve) bzw. mit Hefeextrakt (ausgezogene Kurve); die Wurzel benötigt also zum Wachstum Vitaminzufuhr. Nach Versuchen von BONNER und ADDICOTT.

das Fehlen dieser Stoffe in den benutzten Nährlösungen. Beispielsweise lassen sich isolierte Wurzelspitzen von Erbsen ohne Minderung der Wachstumsgeschwindigkeit dauernd weiter kultivieren, sofern Hefeextrakt hinzugesetzt wird, während das Wachstum bald aufhört, wenn die von der Hefe gebildeten Stoffe fehlen [BONNER (2, 4); ROBBINS und BARTLEY] (Abb. 65). Normalerweise erhalten die Wurzeln ihr Vitamin B<sub>1</sub> aus den Blättern, wo es besonders gut (oder nur?) im Licht synthetisiert wird (BONNER, WENT).

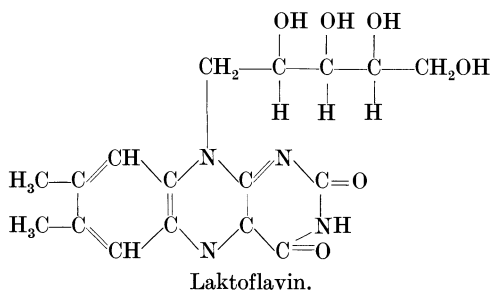
Interessanterweise gibt es auch höhere Pflanzen, denen die Fähigkeit zur Bildung der Biosstoffe nicht nur in einzelnen Teilen, wie etwa den Wurzeln fehlt, sondern die diese Fähigkeit überhaupt verloren haben. Das trifft nach den Untersuchungen BURGEFFS für einige Orchideen der Vandengruppe zu; diese sind auf das Zusammenleben mit Pilzen angewiesen, die ihnen die Wuchsstoffe liefern. Dabei kann an die Stelle des lebenden Pilzes auch ein Extrakt aus diesem treten, und auch Hefe kann den Stoff, der wohl zu den Biosfaktoren gehört, liefern. Wir sehen also, wenn wir uns an vorher genannte Beispiele erinnern, daß bei einem

Zusammenleben parasitischer oder symbiontischer Art zwischen Blütenpflanzen und Pilzen, entweder der Pilz von der höheren Pflanze oder diese von jenem die notwendigen Bioskatalysatoren des Wachstums entnimmt.

Unbekannt ist noch, für welche Teilprozesse des Wachstums die Biosfaktoren und Vitamin B<sub>1</sub> notwendig sind. Es könnte sich dabei um Prozesse handeln, die mit dem eigentlichen Wachstum selber nicht viel zu tun haben, sondern nur die allgemeine Voraussetzung jeder oder doch mancher physiologischen Tätigkeit bilden. Es ist durchaus möglich, daß z. B. Vitamin B<sub>1</sub> im Tier- und Pflanzenkörper für einen gleichartigen physiologischen Prozeß wichtig ist. Nach tierphysiologischen Erfahrungen handelt es sich dabei um eine Ermöglichung oder Beschleunigung des Kohlehydratumsatzes. Der Bedarf ist dementsprechend bei Kohlehydraternahrung größer als z. B. bei Ernährung mit Fett. Andererseits scheinen nach Versuchen an Pilzen aber auch Beziehungen zum N-Stoffwechsel zu bestehen. Wegen des komplizierten Ineinandergreifens der physiologischen Prozesse läßt sich nicht leicht entscheiden, worin die direkte Wirkung des Vitamins B<sub>1</sub> und der Biosfaktoren besteht.

Nicht allen Pflanzen und Pflanzenteilen, die auf die Zufuhr von Vitamin B<sub>1</sub> angewiesen sind, muß das vollständige Molekül geboten werden. Von den beiden Teilen genügt bei Tomatenwurzeln die Zufuhr der Thiazolkomponente. Die Pyrimidinkomponente kann die Wurzel selber bilden und so das Vitamin aufbauen (BARTLEY). Dagegen ist *Rhodotorula rubra* gerade auf die Zufuhr der Pyrimidinkomponente angewiesen [SCHOPFER (2)], und *Phycomyces* benötigt beide Komponenten, die aber nicht zum Vitaminmolekül verbunden zu sein brauchen (SINCLAIR), während der Flagellat *Strigomonas oncopelti* die Komponenten nicht vereinigen kann, also auf das fertige Vitaminmolekül angewiesen ist. — Diese Unterschiede erklären sich daraus, daß den Pflanzen das eine oder andere der für den Aufbau der Komponenten bzw. ihre Vereinigung notwendigen Enzyme fehlen kann.

**Andere Vitamine.** Auch für die physiologische Bedeutung des Vitamin B<sub>2</sub> (Laktoflavin, Formel nebenstehend) liegen einige Angaben vor. Beispielsweise benötigen die stäbchenförmigen Milchsäurebakterien etwa



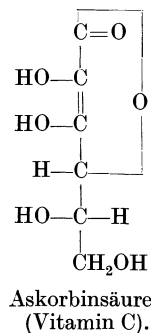
0,5 mg Laktoflavin in 1000 g Kulturflüssigkeit (ORLA-JENSEN); diese Menge ist in der Milch normalerweise vorhanden. — Die Bedeutung des Laktoflavins für die Pflanze läßt sich nicht leicht feststellen, da fast alle Pflanzen es selber produzieren können. Eine seiner Aufgaben liegt darin, daß es in Verbindung mit einem Eiweißkörper das sog. gelbe Atmungsferment darstellt; es ist eine reversibel oxydier- und reduzierbare Verbindung (Redoxsystem) und als solche zum mindesten bei einigen Atmungsprozessen wichtig. — Auch für Laktoflavin liegen quantitative Angaben über das Vorkommen in Pflanzen vor; einige der Zahlen seien hier (s. Tabelle) genannt.

Flavin in Pflanzen.

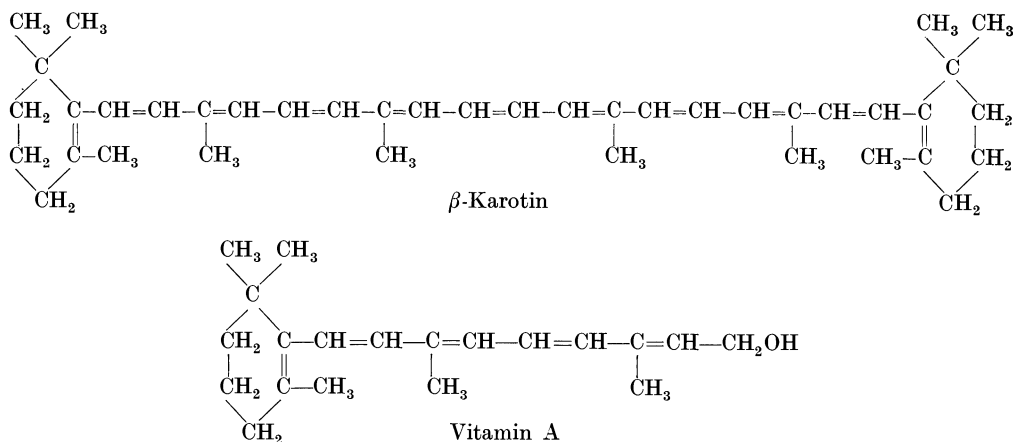
Pflanze	mg Flavin
<i>Bacterium Pasteurianum</i> . . .	15
<i>Saccharomyces cerevisiae</i> . . .	30
<i>Closterium butyricum</i> . . .	136
<i>Daucus carota</i> . . . . .	0,2
<i>Spinacea oleracea</i> . . . . .	0,57
<i>Solanum tuberosum</i> , Knollen	0,075
<i>Apfelsinensaft</i> . . . . .	0,089

in 1000 g Trocken-Substanz  
in 1000 g frischer Substanz

*Vitamin C* ist für das pflanzliche Wachstum ebenfalls notwendig. Mehrfach wurden Wachstumsförderungen durch diesen synthetisch leicht darstellbaren Stoff (= Ascorbinsäure, Formel nebenstehend) beobachtet [HAUSEN; HAVAS; VIRTANEN (2)], besonders dann, wenn die Organe, in denen diese Substanz vornehmlich enthalten ist, zuvor entfernt worden waren. — Nach einigen Angaben scheint es, daß die Ascorbinsäure vor allem in den Zellen vorkommt, die auch Chlorophyll besitzen (CLARK); vielleicht befindet es sich sogar in den Plastiden selber (WEBER), so daß schon vermutet wurde, es sei für die katalytische Umwandlung von Formaldehyd in Zucker notwendig (GLICK). Auf jeden Fall dürfte das starke Reduktionsvermögen dieses Vitamins physiologisch wichtig sein, es spielt also wohl bei Oxydationsreduktionsprozessen eine Rolle. — Über die in den Pflanzen vorhandenen Mengen orientiert folgende Tabelle.



Es fragt sich, ob außer diesen wasserlöslichen Vitaminen auch dem fettlöslichen *Vitamin A* eine Bedeutung für das Pflanzenwachstum überhaupt für die Lebensprozesse der Pflanze zukommt. In Pflanzen ist Vitamin A nie mit Sicherheit nachgewiesen worden, dagegen ist das reichliche Vorkommen des „Provitamin A“ also des *Karotins*, speziell des  $\beta$ -Karotins, aus dem Vitamin A im Tierkörper leicht hervorgeht, bekannt. Gerade das  $\beta$ -Karotin, das das wichtigste als Provitamin A wirkende Karotinoid darstellt, ist überall im Pflanzenreich verbreitet:



Die Vermutung, daß auch das Karotin zu den beim Wachstum wichtigen Stoffen gehört, wird durch einige Angaben über Wachstumsförderungen mit Karotin nahegelegt (LAZAR). Auch scheint das Wachstum, jedenfalls die Substanzvermehrung, um so intensiver zu sein, je mehr Karotin die Pflanze bei den gegebenen Ernährungsverhältnissen bilden konnte. [Siehe folgende Zahlen nach VIRTANEN (1).]

Allzu großer Wert darf auf diese Beziehung aber nicht gelegt werden, weil durch die betreffenden unterschiedlichen Ernährungsbedingungen auch Unterschiede in der Menge anderer Substanzen bedingt worden sind.

Sehr groß ist aber die Bedeutung des Karotins für die Beeinflussung des Wachstums durch Licht; wir werden darauf bei der Untersuchung der Lichtreizerscheinungen eingehen.

**Aminosäuren.** Endlich könnte man auch Aminosäuren zu den Wuchsstoffen rechnen. Bei den höheren Pflanzen sind es wieder die Wurzeln, die sich ähnlich wie hinsichtlich des Vitamins B<sub>1</sub> auch hinsichtlich mancher Aminosäuren als heterotroph erwiesen haben; sie erhalten normalerweise die für das Wachstum erforderlichen Aminosäuren aus den Blättern. Bei Kulturversuchen mit isolierten Wurzeln tritt eine Wachstumshemmung ein, von der wir bereits erwähnten, daß sie durch Zusatz von Hefeextrakt verhindert werden kann. Vitamin B<sub>1</sub> verhindert die Hemmung zwar auch weitgehend, aber doch nicht so vollständig wie Hefeextrakt. Erst ein Gemisch von Vitamin B<sub>1</sub> mit mehreren (gemeinsam gebotenen) Aminosäuren vermag ebenso günstig zu wirken wie der Hefeextrakt (Abb. 66).

Allerdings erscheint es gerade hinsichtlich der Aminosäuren zweifelhaft, ob die Bezeichnung „Wuchsstoff“ noch angebracht ist, oder ob es sich nicht vielmehr um nur in kleinen Mengen benötigte Baustoffe handelt. Dafür spricht, daß gleichzeitig ein Gemisch verschiedener Aminosäuren geboten werden muß (BONNER und ADDICOTT; auch Arbeiten von WHITE). Aber dann handelt es sich doch jedenfalls nur um Stoffe zum Aufbau katalytisch wirkender Verbindungen. Es fördern nämlich, wie Versuche an Hefe zeigten, auch solche Aminosäuren das Wachstum, die nicht zur N-Ernährung dienen können, und zudem schon in sehr geringen Konzentrationen ihre maximale Wirkung entfalten, so z. B. bei der Hefe  $\beta$ -Alanin, das noch in Konzentrationen von 0,00025 mg je 50 ccm Nährlösung fördert [NIELSEN und HARTELIUS (3)].

**Allgemeines.** Wir haben eine ganze Reihe verschiedener Stoffe kennengelernt, die für das Wachstum wichtig sind. Diese Vielheit ist nicht erstaunlich, weil das Wachstum selber schon aus vielen Teilprozessen besteht und zudem bereits die Schaffung der allgemeinen Voraussetzung für alle physiologischen Prozesse bestimmte Katalysatoren erfordert. Wenn also ein Stoff das Wachstum ermöglicht oder beschleunigt, so braucht er mit dem Wachstum selber gar nicht viel zu tun zu haben. Das hat die Vitaminforschung auch in der Tierphysiologie gelehrt. Manche

Substanzproduktion  
und Karotingehalt  
bei Rotklee.

Trocken- gewicht	mg Karotin je 10 g Trockengewicht
23,78	2,068
22,32	1,167
18,00	1,015
31,38	2,524

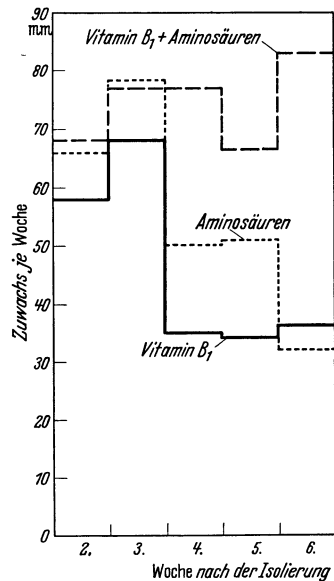


Abb. 66. Isolierte Wurzeln von *Pisum sativum* in einer Nährlösung mit anorganischen Salzen und mit Zucker. Angegeben ist der Zuwachs je Woche. Zusatz von Vitamin B<sub>1</sub> und Aminosäuregemisch wirkt günstiger auf das Wachstum als alleiniger Zusatz von Vitamin B<sub>1</sub> oder vom Aminosäuregemisch. Nach Versuchen von BONNER und ADDICOTT.

Vitamine wurden zunächst als Wachstumsvitamine bezeichnet, während sich nachher zeigte, daß ihnen im Organismus andere, speziellere Aufgaben zufallen, und nur die Durchführung dieser Aufgaben indirekt auch das Wachstum begünstigt. So verstehen wir, warum nie ein einziger der vielen Wuchsstoffe oder Vitamine ausreicht, um das Wachstum zu ermöglichen. Weil die verschiedensten Teilprozesse erforderlich sind, erweckt einer der vielen an ihnen beteiligten Stoffe höchstens dann den Eindruck eines spezifischen Wachstumskatalysators, wenn gerade er allein von dem betreffenden Organismus oder auch dem betreffenden Gewebe *nicht* gebildet werden kann, also der alleinige Zusatz dieses Stoffes zur Auslösung der Wachstumsprozesse ausreicht. Daraus nun zu schließen, das Studium dieses Stoffes und seiner Wirkungsweise sei zum Verständnis des Wachstums aufschlußreicher als das Studium der zahlreichen anderen beteiligten Stoffe und der von ihnen eingeleiteten Prozesse, ist verfehlt.

### Literatur.

- ALGERA: Rec. Trav. bot. néerl. **29**, 47 (1932). — AMLONG: (1) Jb. Bot. **83**, 773 (1936). — (2) Ber. dtsh. bot. Ges. **55**, 183 (1937). — AVERY: Bull. Torrey bot. Club **62**, 313 (1935). — AVERY, BURKHOLDER and CREIGHTON: Amer. J. Bot. **24**, 226 (1937).
- BARTLEY: Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **23**, 385 (1937). — BEER: Ann. of Bot. **25**, 199 (1911). — BOAS: Angew. Bot. **18**, 351 (1936). — BONNER: (1) Jb. Bot. **82**, 377 (1935). — (2) Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **22**, 426 (1936). — (3) J. gen. Physiol. **20**, 1 (1936). — (4) Science (N.Y.) **85**, 183 (1937). — (5) Bot. Rev. **3**, 616 (1937). — BONNER and ADDICOTT: Bot. Gaz. **99**, 144 (1937). — BORRISS: Jb. Bot. **85**, 732 (1937). — BOUILLENNE u. WENT: Ann. Jard. bot. Buitenzorg **43**, 25 (1933). — BOYSEN-JENSEN: (1) Bull. Acad. roy. Sci. Danmark **1911**. — (2) Die Wuchsstofftheorie. Jena 1936. — BREUER, KRATHY u. SAITO: Kolloid-Z. **80**, 139 (1937). — BROWN and GARDNER: Phytopathology **26**, 708 (1936). — BÜNNING: Planta (Berl.) **27**, 583 (1937). — BURGEFF: Ber. dtsh. bot. Ges. **52**, 384 (1934).
- CASTLE: (1) Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **22**, 336 (1936). — (2) J. cellul. a. comp. Physiol. **9**, 477 (1937). — (3) J. cellul. a. comp. Physiol. **10**, 113 (1937). — CHOLODNY: Jb. Bot. **73**, 720 (1930). — CLARK: Bot. Gaz. **99**, 116 (1937). — CROCKER, HITCHCOCK and ZIMMERMANN: Contrib. Boyce Thompson Inst. **7**, 231 (1935).
- DAGYS: Protoplasma (Berl.) **28**, 205 (1937). — DRAWERT: Planta (Berl.) **26**, 391 (1937).
- EASTCOTT: J. physic. Chem. **32**, 1094 (1928).
- FIEDLER: Z. Bot. **30**, 385 (1936). — FITTING: (1) Bot. Ztg **58**, 107 (1900). — (2) Z. Bot. **1**, 1 (1909). — FOTER and RAHN: J. Bacter. **32**, 485 (1936). — FREY-WYSSLING: (1) Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin 1935. — (2) Protoplasma (Berl.) **25**, 261 (1937). — (3) Ber. dtsh. bot. Ges. **55**, 119 (1937).
- GARDENER and MARTH: Bot. Gaz. **99**, 184 (1937). — GEIGER-HUBER u. BURLET: Jb. Bot. **84**, 233 (1936). — GLICK: C. r. Labor. Carlsberg **21**, 203 (1937). — GORTER u. FUNKE: Planta (Berl.) **26**, 532 (1937). — GRIEVE: Nature (Lond.) **1936 I**, 536. — GUNDERMANN, WERGIN u. HESS: Ber. dtsh. chem. Ges. **70**, 517 (1937). — GUSTAFSON: Amer. J. Bot. **24**, 102 (1937).
- HAGEMANN: Gartenbauwiss. **11**, 144 (1937). — HARDER: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl., N. F. **3**, 1 (1937). — HARTELIUS: C. r. Labor. Carlsberg, Sér. Physiol. **22**, No 5 (1937). — HAUSEN: Ann. Acad. Sci. Fenn. A **46**, No 3 (1936). — HAVAS: Nature (Lond.) **1936**, 435. — HELLINGA: Med. Landbouwhoogesch. Wageningen **41**, 1 (1937). — HERSEY and BRONFENBRENNER: Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **36**, 556 (1937).
- ITERSON, VAN: Proc. 6. internat. Bot.-Congr. Amsterd. **2**, 291 (1935).
- JACQUOT: Ann. de Physiol. **13**, 209 (1937). — JAHNEL: Jb. Bot. **85**, 329 (1937). — JOST: (1) Z. Bot. **28**, 260 (1934). — (2) Z. Bot. **31**, 95 (1937).
- KATUNSKIJ: C. r. Acad. Sci. U.R.S.S., N. s. **3**, 347 (1936). — KLUYVER: Arch. Mikrobiol. **1**, 181 (1930). — KNIGHT: Biochemic. J. **31**, 731 (1937). — KOCH: Wschr. Brauerei **1933 I**, 169. — KÖGL: Naturwiss. **25**, 465 (1937). — KÖGL u. FRIES: Hoppe-Seylers Z. **249**, 93 (1937). — KÖGL u. HAAGEN-SMIT: Hoppe-Seylers Z. **243**, 209 (1936). — KÖGL u. HASSELT: Hoppe-Seylers Z. **242**, 74 (1936). — KÖGL u. KOSTERMANS: Hoppe-Seylers Z. **235**, 201 (1935). — KÜHN: Naturwiss. **23**, 1 (1935). — KUHN: Naturwiss. **25**, 225 (1937).
- LAIBACH: Ber. dtsh. bot. Ges. **53**, 359 (1935). — LAIBACH u. FISCHNICH: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. **53**, 528 (1935). — (2) Planta (Berl.) **26**, 81 (1936). — LAIBACH u. MEYER: Senckenbergiana **17**, 73 (1935). — LAURENT: Bull. Acad. roy. Belg. **10**, 57 (1885). —

- LAZAR: C. r. Soc. Biol. Paris **120**, 799, 1374 (1935). — LEHMANN: (1) Jb. Bot. **49**, 61 (1911). — (2) Naturwiss. **24**, 401 (1936). — LIBBRECHT et MASSART: C. r. Soc. Biol. Paris **119**, 1193 (1935). — LWOFF: C. r. Soc. Biol. Paris **126**, 771 (1937). — LWOFF et DUSI: C. r. Acad. Sci. Paris **205**, 882 (1937).
- MEISSNER: Jb. Bot. **76**, 208 (1932). — MICHENER: Science (N. Y.) **82**, 551 (1935). — MITTASCH: Über katalytische Verursachung im biologischen Geschehen. Berlin 1935. — MOLLIARD: C. r. Soc. Biol. Paris **87**, 219 (1922).
- NIELSEN u. HARTELIUS: (1) C. r. Labor. Carlsberg **19**, No 15 (1932). — (2) Biochem. Z. **259**, 340 (1933). — (3) Biochem. Z. **295**, 211 (1938).
- ORLA-JENSEN: Ann. Fermentat. **3**, 1 (1937). — OVERBECK: Z. Bot. **27**, 129 (1933). — VAN OVERBEEK: Rec. Trav. bot. néerl. **30**, 537 (1933).
- POHL: (1) Planta (Berl.) **25**, 720 (1936). — (2) Ber. dtsh. bot. Ges. **55**, 342 (1937). — PRÁT: Protoplasma (Berl.) **21**, 181 (1934).
- RAMSHORN: Planta (Berl.) **22**, 737 (1934). — RIPPEL: (1) Vorlesungen über theoretische Mikrobiologie. Berlin 1927. — (2) Ber. dtsh. bot. Ges. **54**, 487 (1936). — ROBBINS and BARTLEY: Science (N. Y.) **1937 I**, 246. — ROBBINS and KAVANAGH: Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **23**, 499 (1937). — ROGENHOFER: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **145**, 179 (1936). — RUE, LA: Bull. Torrey bot. Club **64**, 97 (1937). — RUGE: (1) Planta (Berl.) **27**, 352 (1937). — (2) Z. Bot. **31**, 1 (1937). — (3) Biochem. Z. **295**, 29 (1937).
- SCHANDER: Z. Bot. **27**, 433 (1934). — SCHLENKER: Die Wuchsstoffe der Pflanzen. München 1937. — SCHOPFER: (1) Ber. dtsh. bot. Ges. **52**, 308, 560 (1934). — (2) C. r. Acad. Sci. Paris **205**, 445 (1937). — SINCLAIR: Nature (Lond.) **1937 II**, 361. — SNOW: (1) New Phytologist **34**, 347 (1935). — (2) New Phytologist **36**, 283 (1937). — SÖDING: (1) Jb. Bot. **65**, 611 (1936). — (2) Ber. dtsh. bot. Ges. **53**, 843 (1936). — (3) Ber. dtsh. bot. Ges. **54**, 291 (1936). — STANLEY: (1) Phytopathology **26**, 305 (1936). — (2) Erg. Physiol. **39**, 294 (1937). — STRUGGER: Jb. Bot. **79**, 406 (1937). — SZILVINYI: Biochem. Z. **291**, 7 (1937).
- TAMIYA: (1) Acta phytochim. (Tokyo) **6**, 1 (1932). — (2) Acta phytochim. (Tokyo) **7**, 27 (1933). — TERROINE et WURMSER: (1) Bull. Soc. Chim. biol. Paris **4**, 519 (1922). — (2) Bull. Soc. Chim. biol. Paris **14**, 1163 (1932). — THIMANN: Amer. J. Bot. **24**, 407 (1937). — THIMANN and BONNER: Proc. roy. Soc. Lond. B **113**, 126 (1933). — THIMANN and SKOOG: Proc. roy. Soc. Lond. B **114**, 317 (1934). — TISCHLER: Arch. Zellforsch. **1**, 33 (1908). — TUCKEY: Bot. Gaz. **98**, 1 (1936).
- UBISCH u. ZACHMANN: Biol. Zbl. **51**, 447 (1931).
- VIRTANEN: (1) Ann. Acad. Sci. Fenn. A **36**, Nr 12 (1933). — (2) Nature (Lond.) **1936 I**, 779.
- WADDINGTON and WOLSKY: J. of exper. Biol. **13**, 92 (1936). — WASSINK: Rec. Trav. bot. néerl. **31**, 583 (1934). — WEBER: Protoplasma (Berl.) **28**, 283 (1937). — WENT: Biol. Zbl. **56**, 449 (1936). — WENT, F. W.: Rec. Trav. bot. néerl. **25**, 1 (1938). — WENT and THIMANN: Phytohormons. New York 1937. — WENTZEL: Die Tetradenbildung bei Riccia usw. Diss. Marburg 1929. — WERNER: C. r. Acad. Sci. URSS., N. s. **4**, 57 (1935). — WHITE: Bot. Rev. **2**, 419 (1936). — WINDISCH: Z. ges. Brauwes. **56**, 73 (1933).
- YAMAMOTO: Acta phytochim. (Tokyo) **7**, 65 (1933).
- ZELTNER: Z. Bot. **25**, 134 (1932). — ZIMMERMANN: Z. Bot. **30**, 209 (1936). — ZIMMERMANN, HITCHCOCK and WILCOXON: Contrib. Boyce Thompson Inst. **8**, 105 (1936). — ZIMMERMANN and WILCOXON: Contrib. Boyce Thompson Inst. **7**, 209 (1935).

## Zweiter Teil.

# Physiologie der Bewegungsmechanismen.

Viele pflanzliche Bewegungen beruhen auf dem Wachstum. Infolge der Wachstumsprozesse verändern die einzelnen Teile der Pflanze fortgesetzt ihre Lage im Raum; häufig bewegen sich die Teile dabei mehr oder weniger in geradliniger Richtung, oft aber auch auf komplizierten Wegen, wobei die Richtungsänderungen aus inneren oder äußeren Ursachen eintreten. So kann es etwa zu Krümmungsbewegungen kommen, indem antagonistische Flanken eines Organs ungleich schnell wachsen. Das Rüstzeug zum Verständnis der Wachstumsbewegungen haben wir schon soweit gewonnen, wie es uns die Betrachtung der allgemeinen Wachstumsphysiologie liefern kann. Bevor wir uns der Betrachtung der



Bewegungen selber zuwenden, wollen wir uns zunächst noch mit den weiteren, also nicht auf Wachstum beruhenden Mitteln der Pflanze zur Ausführung von Bewegungen vertraut machen.

## I. Mechanik der Turgoränderungen und Turgorbewegungen.

### 1. Entstehung und Bedingungen der Turgeszenz.

**Osmotische Zustandsgrößen** (URSPRUNG; RENNER; WALTER). Um die auf den Turgorkräften und Turgoränderungen beruhenden Bewegungen der Pflanze zu verstehen, betrachten wir zunächst kurz die allgemeinen Grundlagen der Entstehung und Änderung des Turgordrucks.

Die Pflanzenzelle nimmt vermöge der Saugfähigkeit ihres Inhalts, die durch den osmotischen Druck des Zellsaftes bzw. den Quellungsdruck des Plasmas bedingt ist, Wasser auf. Ob wir dabei den Quellungsdruck des Plasmas oder den osmotischen Druck des Zellsaftes als die treibende Kraft annehmen, ist insofern gleichgültig, als beide annähernd gleich groß sind; Plasma und Zellsaft grenzen ja in der Zelle unmittelbar aneinander und sind nur durch eine für Wasser gut durchlässige Schicht, den Tonoplasten, voneinander getrennt; daher muß jede Änderung im Wasserzustand des Plasmas oder des Zellsaftes sofort zu einem Wassertransport in der einen oder anderen Richtung erfolgen, bis wieder die Gleichheit des Wasserzustandes hergestellt ist. Wenn die Zelle von außen her Wasser aufnimmt, so erfolgt natürlich primär eine Quellung des Plasmas, also eine gewisse Absättigung dessen Quellungsdrucks. Da das Volumen des Plasm Schlauches sehr gering ist, wäre das Gleichgewicht zwischen seinem Quellungsgrad und der „Saugkraft“ der Umgebung (sei diese nun durch den osmotischen Druck einer Flüssigkeit oder durch das Wasserdampf-Sättigungsdefizit der Luft bedingt) schon durch eine geringe absolute Menge neu aufgenommenen Wassers wiederhergestellt. Aber der Zellsaft entzieht ja dem Plasma wieder einen großen Teil des Wassers, und erst wenn auch der Zellsaft mit der Umgebung (und gleichzeitig mit dem Plasma) im Saugkraftgleichgewicht steht, ist eine weitere Wasseraufnahme nicht mehr möglich. Wenn also auch eine hohe „Saugkraft“ der Zellen ihren Ursprung ebenso sehr im Quellungsdruck des Protoplasmas wie im osmotischen Druck des Zellsaftes haben kann, so wird doch in den meisten Fällen (eine Ausnahme bilden z. B. die plasmareichen Meristemzellen) die aufnehmbare Wassermenge praktisch dadurch bestimmt, wieviel Wasser der *Zellsaft* aufnehmen muß, bis er sich im Saugkraftgleichgewicht mit der Umgebung befindet.

Die vom Zellinhalt auf das die Zellen umgebende Wasser bzw. auf die wasserdampfgesättigte Luft ausgeübte Saugung, oder seine „Saugkraft“, wie der Physiologe in physikalisch nicht korrekter, aber jetzt eingebürgerter und kaum bedenklicher Sprache sagt, läßt sich jedoch, auch wenn wir zunächst von der durch Mitwirkung der Zellwand bedingten Komplikation absehen, nicht schon aus dem osmotischen Druck des Zellsaftes entnehmen, wenn wir diesen Ausdruck im physikalisch-chemisch üblichen Sinn benutzen. Denn unter dem osmotischen Druck einer Lösung versteht der Physiker den Druck, den die Lösung in einem Osmometer mit ideal semipermeablen Membranen entfalten kann. Diese Bedingung kann sowohl im künstlichen Osmometer als auch in der lebenden Zelle praktisch annähernd erreicht werden; vollständig ist die Semipermeabilität aber gerade in der lebenden Zelle nie, weil der Austausch gelöster Substanzen

physiologisch notwendig ist; daher ist auch die Saugkraft des Zellinhalts ( $S_I$ ) stets kleiner als ihr osmotischer Druck ( $D$ ) im physikalisch-chemischen Sinne. Je mehr sich das Verhältnis

$$\frac{\text{Durchlässigkeit für die gelöste Substanz}}{\text{Durchlässigkeit für das Lösungsmittel}}$$

dem Wert 0:1 nähert, um so weniger weicht  $S_I$  von  $D$  ab; und in den meisten Fällen kann die Abweichung praktisch vernachlässigt werden.

Hiermit haben wir aber noch nicht die Saugkraft der Zelle gefunden. Die Zellwand ist ja turgeszent gespannt, sie übt einen Gegendruck aus, der Wasser auszupressen bestrebt ist. Die tatsächliche Saugkraft der Zelle ( $S_Z$ ) ist also richtiger:

$$S_Z = S_I - W,$$

worin  $W$  den Wanddruck bedeutet. Diese Formel ist jedoch — streng genommen — nur anwendbar, wenn sich die Zelle nicht im Gewebeverband befindet. Innerhalb des Gewebes üben die angrenzenden Zellen Zug- oder Druckkräfte auf sie aus, die naturgemäß saugkraftherhöhend oder -vermindernd wirken, indem sie die Wirkung der turgeszent gespannten Wand erniedrigen oder erhöhen. Also ist, wenn wir den zusätzlichen Außendruck (der positives oder negatives Vorzeichen haben kann) als  $A$  bezeichnen,

$$S_Z = S_I - (W + A).$$

Ob nun die Zelle Wasser aufnimmt oder abgibt, das hängt davon ab, ob ihre so definierte Saugkraft größer oder kleiner als die ihrer Umgebung ist. Die Saugkraft der Umgebung läßt sich aus der Konzentration der Lösung bzw. dem Sättigungsdefizit der Luft leicht bestimmen (und etwa in Atmosphären angeben). Die Geschwindigkeit der Aufnahme bzw. Abgabe von Wasser ist der Höhe dieses Saugkraftgefälles und der Wasserpermeabilität direkt proportional.

Damit haben wir die sog. „osmotischen Zustandgrößen“ der Zelle kurz charakterisiert. Eine osmotische Größe im strengen Sinne ist nur die Saugkraft des Zellinhalts. Der Wanddruck und ebenso der zusätzliche Außendruck des umgebenden Gewebes sind mechanischer Natur. Die Saugkraft der Zelle ist also durch ein Zusammenwirken osmotischer und mechanischer Energie bedingt. Wenn man trotzdem einfach von osmotischen Zustandgrößen spricht, so darum, weil man einerseits von jeher gewohnt war, die Wasseraufnahme der Zellen als einen osmotischen Vorgang zu bezeichnen, und weil andererseits jene mechanischen Komponenten der Saugkraft ihre Entstehung unmittelbar osmotischen Kräften verdanken. Diese Terminologie ist höchstens insofern bedenklich, als man durch das Bestreben, die an der Wasseraufnahme beteiligten Kräfte letzten Endes alle auf den osmotischen Druck des Zellsaftes zurückzuführen, in die Gefahr gerät, andere Komponenten zu übersehen.

**Elektrische Kräfte.** Es darf sogar als sicher betrachtet werden, daß es noch andersartige Kräfte gibt, die für die Wasseraufnahme und -abgabe wichtig sind. Vor allem ist mit der Teilnahme elektrischer Kräfte zu rechnen, obwohl deren Bedeutung in quantitativer Hinsicht noch nicht untersucht worden ist. Wir wissen, daß zwischen dem Zellsaft und dem Protoplasma, sowie zwischen diesem und der Zellumgebung ein elektrischer Potentialsprung besteht. Dieser Potentialsprung kann gemessen werden, indem eine Elektrode in das Zellinnere eingeführt wird und sie mit einer zweiten, in der Zellumgebung bleibenden Elektrode unter

Zwischenschaltung eines Galvanometers verbunden wird. Zu solchen Messungen sind natürlich in erster Linie relativ große Zellen, wie wir sie namentlich bei manchen Algen finden, geeignet. Das Zellinnere ist durchweg gegen die Umgebung negativ, die Vakuole der Alge *Halicystis* beispielsweise 70—80 mV [BLINKS (1—3)]. An den Internodialzellen von *Nitella* wurden zwischen Plasma und umgebendem Wasser Potentialdifferenzen bis 170 mV gemessen (UMRATH), bei anderen Zellen von Algen 20—150 mV. Wir werden später auf diese Messungen und auf die Entstehung der elektrischen Potentialdifferenzen zurückkommen. Hier möge der Hinweis auf ihre Existenz genügen, um zu zeigen, daß es in der Zelle noch andere die Wasserbewegung beeinflussende Kräfte gibt als die osmotischen im üblichen Sinne. Das elektrische Potential muß zu elektroosmotischen Vorgängen führen, und es gibt auch experimentelle Befunde, die auf die nicht unbedeutende Rolle solcher elektroosmotischer Vorgänge in der Pflanzenzelle hinweisen. Schon die Erfahrung, daß die Wasseraufnahme von der Atmung abhängig sein kann (REINDERS), deutet in diese Richtung, da die Höhe der elektrischen Potentiale an den Plasmagrenzschichten von der Atmungsintensität abhängt.

Man kann übrigens mit gewissem Recht auch die den Wassertransport und damit die Turgeszenz beeinflussenden elektrischen Potentiale zu den osmotischen Zustandsgrößen rechnen. Einerseits, weil man physikalisch von einer Elektroosmose spricht und andererseits, weil das elektrische Potential durch eine unterschiedliche Ionenkonzentration an den beiden Membranseiten, also durch ein osmotisches Gefälle entsteht.

Eine Änderung des elektrischen Potentials muß naturgemäß ebenso zu Turgoränderungen führen, wie die Änderung der anderen osmotischen Zustandsgrößen. Leider verfügen wir jedoch noch nicht über genügend Erfahrungen, um zu beurteilen, in welchem Umfang elektrische Potentialänderungen tatsächlich Teilursache der pflanzlichen Turgoränderungen werden. So müssen wir uns hier auf die Betrachtung solcher Turgoränderungen beschränken, die durch Änderungen der Permeabilität und der osmotischen Zustandsgrößen im üblicheren Sinne entstehen. Eine Zelle, die eine höhere Saugkraft hat als ihre Umgebung, wird ja durch die notwendig einsetzende Wasseraufnahme immer mehr turgeszent gespannt, also ihr Wanddruck immer höher. Der Vorgang setzt sich solange fort, bis die Saugkraft durch den zunehmenden Wanddruck und die abnehmende Inhaltssaugkraft (Verdünnung des Zellsaftes bei der Wasseraufnahme!) auf den Wert der Umgebungssaugkraft gesunken ist. Soll es zur Turgoränderung kommen, so muß sich also einer der Faktoren, die diese Gleichgewichtslage bestimmen, ändern.

**Volumenänderung.** Die Höhe der Saugkraft erlaubt noch keinen Schluß auf die aufnehmbare Wassermenge. Übertragen wir zwei Zellen gleicher Saugkraft in Wasser, so wird diejenige mit größerer Wanddehnbarkeit eine größere Wassermenge aufnehmen als die andere, bei der ja der Widerstand während der Wasseraufnahme schneller wächst, die Saugkraft also schneller sinkt als bei jener mit größerer Dehnbarkeit. Reversibel sind diese Volumenänderungen natürlich nur, wenn die Dehnbarkeit elastisch ist; denn sonst entspräche die Dehnung ja der beim Streckungswachstum stattfindenden. Allerdings erfolgt während jeder Turgordehnung immer eine, wenn auch oft kaum merkbare, plastische (irreversible) Dehnung, so daß eine völlige Reversibilität nicht erreichbar ist. Daher kann es zwischen Variationsbewegungen (d. h. durch Turgorschwankungen bedingten) und Nutationsbewegungen (durch Wachstumsschwankungen bedingten) alle Übergänge geben, die man namentlich dann beobachtet, wenn ein zunächst

noch wachsendes Organ allmählich die Plastizität seiner Zellwände verliert und seine Bewegungen dann immer mehr zu Turgorbewegungen werden läßt.

## 2. Turgoränderungen und Turgorbewegungen.

**Statisches Gleichgewicht.** Wir gehen bei unserer Betrachtung von solchen Zellen aus, die nicht, wie normalerweise die Zellen der höheren Pflanze in ein Saugkraftgefälle, nämlich in das Gefälle zwischen dem Erdboden (bzw. den Wasserleitungsbahnen) mit geringer Saugkraft und der umgebenden Luft mit hoher Saugkraft eingeschaltet sind und sich daher nur im *dynamischen* Gleichgewicht mit ihrer Umgebung befinden. Nur eine experimentell isolierte Zelle, die auf allen Seiten von einem Medium gleicher Saugkraft umgeben ist, kann sich hinsichtlich ihres Wasserzustandes mit ihrer Umgebung im *statischen* Gleichgewicht befinden. Die Herstellung dieses statischen Gleichgewichtes erfolgt unter solchen Bedingungen im allgemeinen ziemlich schnell, da das Plasma für Wasser gut durchlässig ist. Selbst wenn das Saugkraftgefälle zwischen der Zelle und ihrer Umgebung ursprünglich hoch ist, stellt sich doch nach wenigen Minuten, spätestens nach einer halben oder einer vollen Stunde das Gleichgewicht ein. Wir erkennen das daran, daß das Volumen der Zelle nach dieser Zeit des Aufenthalts in der Lösung konstant bleibt. Nach der Erreichung des Gleichgewichts kann die Zelle ihr Volumen nur ändern, sofern sich die Saugkraft der Umgebung ändert; je nach dem Sinn dieser Änderung wird die Zelle Wasser aufnehmen oder abgeben. Die so bedingten Wasserverschiebungen und Turgoränderungen spielen im normalen Wasserhaushalt der Zelle eine große Rolle. Sie können auch zu Bewegungen führen, und zwar dann, wenn antagonistische Seiten eines Organs wegen anatomischer Verschiedenheiten der Zellen, namentlich wegen unterschiedlicher elastischer Dehnbarkeit der Membranen, eine verschieden starke Verlängerung oder Verkürzung benötigen, um sich wieder mit der Umgebung ins Gleichgewicht zu setzen. Viel wichtiger sind aber für die Entstehung der Turgorbewegungen solche Turgoränderungen, die ihren Ursprung in Veränderungen der lebenden Zelle selber haben und die — bei der Entstehung der Krümmungsbewegungen — auf eine Flanke beschränkt bleiben oder doch nicht auf beiden Flanken gleich stark bzw. gleichsinnig verlaufen.

**Chemische Umwandlungen.** Solche von der Zelle ausgehenden Veränderungen beruhen im einfachsten Fall auf der Neubildung osmotisch wirksamer Substanz aus unwirksamer bzw. auf dem gegenläufigen Prozeß. Das ist schon durch die Umwandlung von Stärke oder Glykogen in Zucker bzw. den entgegengesetzten Vorgang möglich. Solche Umwandlungen lassen sich beispielsweise in den Schließzellen der Spaltöffnungen beobachten (Abb. 68); sie stellen dort zwar nicht den primären und einzigen Faktor der Turgoränderung dar, dienen aber jedenfalls zur Verstärkung der Bewegungen. Auch bei der Herstellung turgorbedingter Gewebespannungen — deren Ausgleich zu Bewegungsprozessen führen kann — spielt, wie wir sehen werden, die Bildung löslicher Kohlehydrate aus unlöslichen eine große Rolle.

Die Ursache derartiger Umwandlungen liegt in erster Linie in einer geänderten Wirksamkeit der diastatischen Fermente, also der Fermente, die Abbau und Synthese der Stärke regulieren. Neubildungen und Zerstörungen der Fermente scheinen viel weniger beteiligt zu sein als ihre

Aktivitätsänderung. Wir sahen schon früher, unter welchen physiologischen Voraussetzungen Änderungen der Fermentaktivität entstehen können. Namentlich auf die Rolle des Plasmazustandes haben wir hingewiesen. Es können Inaktivierungen und Aktivierungen durch Bildung und Auflösung physikalischer Bindungen oder durch Schaffung und Zerstörung intraplasmatischer semipermeabler Wände entstehen. So verstehen wir, daß sich Abbau und Synthese der Stärke leicht durch Ionen beeinflussen lassen, die den Plasmazustand ändern. Beispielsweise kann durch eine erhöhte Wasserstoffionenkonzentration die Bildung, durch verminderte Wasserstoffionenkonzentration die Auflösung der Stärke eingeleitet werden, ein Prozeß, der sowohl aus der *in vitro* bestehenden  $p_H$ -Abhängigkeit der Diastasewirksamkeit als auch noch mehr aus der Beeinflussung der Plasmakolloide erklärbar ist. Auch bei der Wirkung der Metallionen (z. B. Förderung der Stärkehydrolyse durch KCl- und NaCl-Lösungen; Hemmung oder doch jedenfalls keine Förderung durch  $CaCl_2$ -Lösungen an Spaltöffnungsschließzellen) wurde gelegentlich eine direkte Wirkung der Salze auf das hydrolysierende und eventuell auch auf das synthetisierende Ferment (wenn es ein solches besonders gibt) angenommen. Jedoch ist, wie wir aus *in vitro* durchgeführten Versuchen wissen, die unterschiedliche Beeinflussung der Amylase durch verschiedene Kationen viel zu gering, um die Salzwirkung auf die Stärkehydrolyse in den lebenden Zellen zu erklären (TONIOKA). Auch eine direkte Wirkung der Salze auf den Stärkeabbau, also eine ohne Beeinflussung und ohne Teilnahme der stärkelösenden Fermente entstehende Hydrolyse ist nach Modellversuchen nicht anzunehmen (MALYSCHEW).

So wird in den meisten Fällen ebenso wie bei den Schließzellen der Spaltöffnungen für den Einfluß von Ionen auf die Stärke-Zuckerumwandlung die Abhängigkeit der Fermentaktivität vom Plasmazustand das Entscheidende sein. — Andere zur Bildung osmotisch wirksamer Substanzen führende Prozesse sind weniger gut bekannt als die Stärke-Zuckerumwandlung, können aber ebenfalls wichtig sein.

**Kolloidale Umwandlungen.** Wir sahen, daß für das Wasseranziehungsvermögen der Zelle nicht nur der osmotische Druck der echt-gelösten Substanzen, sondern auch der Quellungsdruck der Kolloide wichtig ist. Im allgemeinen führt ein geänderter Quellungsdruck nicht zu großen Änderungen des Zellvolumens, weil die Kolloide mengenmäßig in den Hintergrund treten und das Gleichgewicht wieder hergestellt ist, wenn die Kolloidanteile der Zelle eine geringe Wassermenge aus dem Zellsaft aufnehmen bzw. an ihn abgeben. Es gibt aber doch manche nicht unwichtige Ausnahmen.

Die Quellbarkeit der Kolloide kann durch die verschiedensten Faktoren beeinflußt werden, sehr leicht z. B. durch Wasserstoffionen. Die Quellbarkeit amphoterer Kolloide erreicht bekanntlich im isoelektrischen Punkt, also bei einer Gleichheit der positiven und negativen Ladungen, ihr Minimum, während sie bei mehr alkalischer oder saurer Reaktion zunimmt. Auch der Einfluß von Metallionen auf die Quellbarkeit ist bekannt. Die Ionen haben eine verschiedene Hydratationskraft und müssen demgemäß (wenn sie in das Kolloid einzudringen vermögen) die Quellung ihrer Hydratationskraft entsprechend fördern oder (wenn sie nicht einzudringen vermögen) hemmen.

Aber auch aus physikalisch komplizierteren Ursachen heraus kann sich die Quellbarkeit der Kolloide ändern, so daß zur Wiederherstellung des Gleichgewichts Quellungswasser abgestoßen oder neu aufgenommen

werden muß. Besonders dann, wenn der Zellsaft größere Menge Kolloide enthält, was nicht selten der Fall ist und sich schon an einer relativ hohen Viskosität kund tut, können solche Vorgänge eine quantitativ durchaus beachtenswerte Rolle spielen. Manche Erscheinungen der sog. Vakuolenkontraktion, einem durch schädigende Einwirkungen bei vielen Objekten leicht erzielbaren Phänomen, erklären sich offensichtlich durch das Freiwerden von Quellungswasser. Zum Beispiel ist beobachtet worden, daß sich die Vakuole in einen Sol- und Gelanteil sondert, und der Gelanteil sich dann unter Abgabe von Wasser, also durch Entquellung verkleinert [WEBER (2); KEIL]. Dabei findet man zwar im allgemeinen keinen Austritt des freiwerdenden Wassers aus der Zelle, sondern nur einen Übertritt in das Plasma bzw. eine Ansammlung zwischen Protoplasma und entquollenem Zellsaftgel. Aber es darf wohl als sicher gelten, daß das freigewordene, nicht mehr durch osmotische oder Quellungskräfte festgehaltene Wasser bei ausreichender Wandspannung auch ausgepreßt werden kann und dann eine Volumenverminderung der Zelle zustande kommt.

Solche durch kolloide Umwandlungen bedingte Änderungen der Wasserkapazität sind tatsächlich als Ursachen normaler Turgorbewegungen erkannt worden. Namentlich bei den Spaltöffnungs-bewegungen scheinen

sie neben den genannten Kohlehydratumwandlungen wichtig zu sein. Im Zusammenhang mit den Öffnungs- und Schließbewegungen dieser Zellen finden sowohl im Plasma als auch im Zellsaft kolloidale Umwandlungen statt. Auf Umwandlungen im Plasma deutet das geänderte Plasmolyseverhalten: Schließzellen offener Spalten zeigen Krampfplasmolyse, die der geschlossenen Spalten dagegen Konvexplasmolyse (Abb. 67). Offenbar erfolgen also Viskositätsänderungen. Ferner ist der Kern in den Schließzellen geöffneter Spalten anders geformt als in denen der geschlossenen Spalten [WEBER (1)] (Abb. 68). Noch auffälliger sind aber die Veränderungen im Zellsaft. Bei beginnender Turgorabnahme beobachtet man bei vielen Arten eine Tropfenbildung, die Ausdruck kolloidaler Umwandlungen ist und wohl eine der geschilderten Trennungen von Sol- und Gelanteil darstellt (BEYER). Die kolloidalen Umwandlungen scheinen in diesem Fall übrigens Folge einer geänderten intrazellulären Wasserstoffionenkonzentration zu sein; denn im Zusammenhang mit den Bewegungen konnten einerseits  $p_H$ -Änderungen festgestellt werden, und andererseits lassen sich durch Übertragung der Zellen in Lösungen entsprechender  $p_H$ -Werte auch experimentell solche Umwandlungen hervorrufen. Bei abnehmendem  $p_H$ -Wert wurde (wohl infolge einer Annäherung an den isoelektrischen Punkt) eine Quellungsverminderung (dementsprechend Turgorsenkung und Spaltöffnungsver-

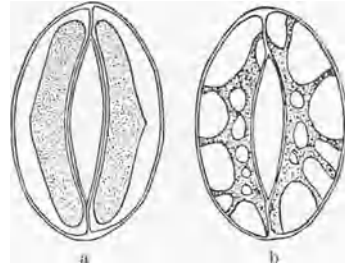


Abb. 67 a und b. Spaltöffnung von *Vicia Faba*, Änderung des Kolloidzustandes bei der Bewegung; a konvexe Plasmolyse in Rohrzuckerlösung; der Spalt war schon vor der Einwirkung des Plasmolytikums geschlossen, d. h., der Turgor war niedrig (der Zentralspalt ist nicht mitgezeichnet); b Krampfplasmolyse, der Spalt war vor Eintritt der Plasmolyse weit geöffnet, d. h., der Turgor war hoch. Nach WEBER.

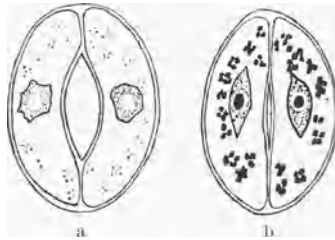


Abb. 68 a und b. Kernformwechsel (kolloidale Umwandlungen!) in den Schließzellen von *Dahlia variabilis* im Zusammenhang mit den Bewegungen; a Spalt geöffnet, Zellkern abgerundet oder amöboid; in der Mitte die Vakuole; b Spalt geschlossen, viel Stärke, Zellkern spindelförmig mit großem Nukleolus. Die Abbildung demonstriert auch die Unterstützung der Turgorsenkung durch Bildung von Stärke aus Zucker. Nach WEBER.

beobachtet man bei vielen Arten eine Tropfenbildung, die Ausdruck kolloidaler Umwandlungen ist und wohl eine der geschilderten Trennungen von Sol- und Gelanteil darstellt (BEYER). Die kolloidalen Umwandlungen scheinen in diesem Fall übrigens Folge einer geänderten intrazellulären Wasserstoffionenkonzentration zu sein; denn im Zusammenhang mit den Bewegungen konnten einerseits  $p_H$ -Änderungen festgestellt werden, und andererseits lassen sich durch Übertragung der Zellen in Lösungen entsprechender  $p_H$ -Werte auch experimentell solche Umwandlungen hervorrufen. Bei abnehmendem  $p_H$ -Wert wurde (wohl infolge einer Annäherung an den isoelektrischen Punkt) eine Quellungsverminderung (dementsprechend Turgorsenkung und Spaltöffnungsver-

schluß); bei sehr hoher Azidität (Überschreitung des IEP!) aber wieder eine Quellungszunahme gefunden (SAYRE; SCARTH; PEKAREK).

Wir haben dieses Beispiel nur herausgegriffen, weil es am besten untersucht ist. Es wird noch zahlreiche andere Fälle geben, in denen Quellbarkeit und Quellbarkeitsänderung der Plasma- und Zellsaftkolloide für Herstellung und Änderung des Turgordrucks wichtig sind. Hingewiesen sei hier nur noch auf die Asci der Ascomyceten; sie sind, wie wir sehen werden, für die Ausspritzung der Sporen auf die turgeszente Spannung der Ascuswände angewiesen; bei manchen Arten jedenfalls wird die starke Spannung durch ein Aufquellen von Kolloiden erreicht.

**Semipermeabilitätsänderungen.** Unsere einleitende Betrachtung über die für die Turgorbildung wichtigen Faktoren läßt schon vermuten, daß neben Änderungen der Inhaltssaugkraft (seien diese nun mehr osmotisch oder mehr durch Quellungskräfte bedingt) auch Änderungen im Semipermeabilitätsgrad Ursache von Turgoränderungen werden können. Dabei müßte es sich naturgemäß in erster Linie oder jedenfalls doch auch um Änderungen im Semipermeabilitätsgrad des Tonoplasten handeln. Eine Abnahme der Semipermeabilität dieser zwischen Vakuole und Plasma liegenden Grenzschicht, d. h. eine Zunahme der Durchlässigkeit für gelöste Substanzen wird naturgemäß zur Flüssigkeitsabgabe führen (LEPESCHKIN). Dabei kann es im Prinzip zu einer völligen Entspannung kommen, wenn die Semipermeabilitätsherabsetzung lange genug andauert und hinreichend stark ist; in anderen Fällen erfolgt nur ein partieller Verlust der Turgeszenz. Da es bei normalphysiologischen Prozessen im allgemeinen nicht einmal vorübergehend zur völligen Aufhebung der Semipermeabilität kommt, wird die abgeschiedene Flüssigkeit stets weniger konzentriert sein als der Zellsaft; wahrscheinlich handelt es sich oft sogar um recht verdünnte Lösungen, so daß zum Wiederanstieg der Turgeszenz nach Regeneration der normalen Semipermeabilität nicht einmal erst die Fortschaffung oder chemische Umwandlung der eine osmotische Gegenwirkung ausübenden abgeschiedenen Stoffe aus der Zellumgebung erforderlich ist.

Eine partielle Zerstörung der Semipermeabilität stellt gewissermaßen einen kurz dauernden pathologischen Zustand dar, ist doch auch das Absterben einer Zelle am Verlust der Semipermeabilität erkennbar. So dürfen wir jedenfalls in manchen Fällen die zum Verlust der Semipermeabilität führenden Zellvorgänge mit Absterbeprozessen vergleichen, etwa dann, wenn die Änderung durch schädigende hohe Temperatur oder durch Gifte erreicht wird. Der Semipermeabilitätsverlust kann aber auch harmloserer Natur sein.

Als Beispiel für Turgorbewegungen, die durch einen Semipermeabilitätsverlust einzelner Gewebe entstehen, können vor allem viele seismostatische Reaktionen (etwa die der Mimose) genannt werden. Der Semipermeabilitätsverlust ist hier nur so kurzdauernd, daß es normalerweise nicht zur völligen Entspannung kommt; die gegenläufigen Prozesse greifen also schnell genug ein, um diese zu verhindern.

Im Gegensatz zu der großen Bedeutung des Semipermeabilitätsgrades für die Turgeszenz der Zellen hat die Wasserpermeabilität natürlich keinerlei Einfluß auf den Turgor, wenn wirklich ein statisches Gleichgewicht zwischen der Zelle und ihrer Umgebung herrscht. Die Höhe der Wasserpermeabilität kann ja nur die Geschwindigkeit der Herstellung des Gleichgewichts, nicht aber dessen Lage beeinflussen.

**Änderung der Wandbeschaffenheit.** Es wäre denkbar, daß auch Änderungen der Wandbeschaffenheit zu Volumenänderungen der Zelle führen. So müßte durch eine Verminderung der elastischen Dehnbarkeit, da sie ja bei unverändertem Volumen eine Erhöhung der Wandspannung bedeutet, Wasser ausgepreßt werden, damit die alte Saugkraft, die mit der der Umgebung im Gleichgewicht stand, wieder hergestellt werden kann. Erhöhung der elastischen Dehnbarkeit muß entgegengesetzt wirken, also Volumenzunahme bedingen. Solche durch Änderung der Wandbeschaffenheit bedingten Turgoränderungen sind jedoch bei der Entstehung der Turgorbewegungen erfahrungsgemäß wenig wichtig.

**Außendruckänderungen.** Notwendig ist aber noch ein Hinweis auf die Volumenänderungen, die eintreten, wenn der für die Saugkraft mit als wichtig erkannte zusätzliche positive oder negative, vom angrenzenden Gewebe ausgeübte Außendruck sich ändert. Das läßt sich namentlich an Pflanzen mit Bewegungsgelenken beobachten. Ober- und Unterseite eines solchen Gelenks sind turgeszent gespannt. Wenn sich eine Seite auszudehnen bestrebt, so erstrebt sie damit eine Krümmung, da die Ausdehnung im Innern des Gelenks durch die nach dorthin verlagerten mechanischen Gewebe (Gefäßbündel) verhindert wird. Diese Krümmung jedoch, und damit die Ausdehnung, wird durch die turgeszent gespannte andere Seite verhindert. So hindern sich beide Seiten gegenseitig an der Ausdehnung, d. h., jede Seite wirkt auf die andere als ein deren Saugkraft verminderner zusätzlicher Außendruck gemäß der Formel

$$S_Z = S_I - (W + A).$$

Wird nun aber eine Seite entfernt, so fällt dieser Außendruck für die verbleibende Seite fort und diese dehnt sich unter Krümmung aus, wobei die Geschwindigkeit der Dehnung von der Leichtigkeit der Wasserzufuhr abhängt (Abb. 69). Ein im Prinzip gleicher Effekt ist normalphysiologisch möglich, wenn der von der einen Seite ausgeübte Druck nicht durch deren Entfernung, sondern durch ihre Entspannung beseitigt wird. So verhält es sich beispielsweise bei der seimonastischen Reaktion der Mimose: der Reiz bedingt (durch Semipermeabilitätsverlust) einen Turgorverlust der unteren Gelenkhälfte und die damit automatisch verbundene Saugkraftherhöhung der oberen Hälfte führt hier zur Wasseraufnahme und somit zur ansehnlichen Verstärkung der durch jenen Turgorverlust auch schon direkt eingeleiteten Reaktion.

**Dynamisches Gleichgewicht.** Komplizierter werden die Verhältnisse, wenn wir noch einen für die im Gewebe der höheren Pflanze liegenden Zellen wesentlichen Faktor berücksichtigen. Die Zellen befinden sich ja in der Regel nicht, wie wir es bisher zur Vereinfachung des Überblicks angenommen haben, mit ihrer Umgebung im statischen Gleichgewicht des Wasserzustandes, sondern in einem dynamischen Gleichgewicht.



Abb. 69. *Phaseolus multiflorus*. Die Blattspreiten wurden zum größten Teil entfernt, um die Sichtbarkeit der Gelenke zu ermöglichen. Vom rechten Laminargelenk wurde die Unterseite, vom linken die Oberseite entfernt und die Pflanze dann in Wasser gelegt. Bei diesem Fortfall des Gegendrucks zeigt sich das Vermögen der Gelenkhälften, sich durch Wasseraufnahme stark zu verlängern. Besonders stark ist diese Verlängerung in der oberen Gelenkhälfte (Bau des Bewegungsgewebes siehe Abb. 118).



Die Pflanzenzelle ist in das große Saugkraftgefälle zwischen Boden und Luft eingeschaltet. Dieses meist einige hundert Atmosphären betragende Saugkraftgefälle bedingt, daß ein dauernder Wasserstrom durch die Pflanze fließt; sie nimmt Wasser aus dem Boden auf und gibt es durch Transpiration an die Luft ab. Nur eine ungestörte Wasserbilanz, also gleiche und konstante Höhe der Zufuhr und Abgabe ermöglichen einen konstanten Wasserzustand der Zelle und damit den Zustand der Scheinruhe, des dynamischen Gleichgewichts.

Eine solche in das große Saugkraftgefälle eingeschaltete Zelle hat natürlich zunächst einmal alle die Möglichkeiten zur Turgoränderung und überhaupt zur reversiblen Volumenänderung wie die im statischen Gleichgewicht mit ihrer Umgebung befindliche. Sie hat jedoch noch eine weitere Möglichkeit: Die Geschwindigkeit der Zufuhr und Abgabe von Wasser kann beschleunigt oder verzögert werden. Das führt dann, aber natürlich auch nur dann, zur Turgor- und Volumenänderung, wenn beide Prozesse nicht gleich stark geändert werden. Die Zelle selber kann die Geschwindigkeit dieser Flüssigkeitsströme einerseits durch Änderung ihrer Saugkraft, d. h. durch Änderung eines der die Saugkraft determinierenden Faktoren beeinflussen. Diese Möglichkeit bietet uns hier nichts prinzipiell Neues. Interessanter ist die Beeinflussung der Flüssigkeitsströme durch die Wasserpermeabilität. Auf den ersten Anblick scheint es, daß eine Änderung der Wasserpermeabilität ebensowenig eine Turgoränderung nach sich ziehen kann wie bei einer Zelle, die sich mit der Umgebung im statischen Gleichgewicht des Wasserzustandes befindet. Muß doch, so sollte man meinen, eine Änderung der Durchlässigkeit für Wasser die Geschwindigkeit der Aufnahme ebenso stark beeinflussen wie die Geschwindigkeit der Abgabe. Das trifft aber nicht zu. Selbst wenn wir von komplizierteren Fällen absehen, muß berücksichtigt werden, daß der Wasserpermeabilität ein verschieden großer Anteil am Gesamtwiderstand für Aufnahme und Abgabe zukommt. Normalerweise ist im Parenchym der Saugkraftsprung gegen die Gefäßbündel viel kleiner als gegen die Umgebung. Daß sich trotzdem ein Gleichgewicht erhält, ist verständlich, weil auch die Wassertransportwiderstände zwischen Gefäßbündel und Parenchym kleiner sind als zwischen Parenchym und Umgebung. Der erstgenannte Widerstand ist hauptsächlich durch das Plasma bedingt, er ist daher in erster Linie von der Wasserpermeabilität abhängig. Beim zweitgenannten kommt aber noch die Kutikula hinzu. Ändert sich nun die Wasserpermeabilität der Parenchymzelle auf allen Seiten gleich stark, so ist damit der Gesamtwiderstand gegen die Wasseraufnahme aus dem Gefäßbündel erheblich, der Gesamtwiderstand gegen die Abgabe an die umgebende Luft aber nur unerheblich geändert. Dem entspricht die Erfahrung, daß die Höhe der Wasserpermeabilität für die Transpiration ziemlich belanglos ist. Die Folge ist natürlich, daß bei einer Erhöhung der Wasserpermeabilität die Turgeszenz der Zellen zunimmt, bei einer Verminderung aber abnimmt. Volumenänderungen, die auf diesem Wege bedingt sind, spielen bei den Turgorbewegungen der Gelenke oft eine wichtige Rolle. Nur so können wir, nebenher bemerkt, auch die starke Wasseraufnahme in die Zellen der Hauptzuwachszone erklären, wenn in dieser Zone nicht das Saugkraftmaximum liegt (vgl. S. 56).

**Schleuderbewegungen.** Mit Hilfe der Turgorkraft kann die Pflanze aber auch Bewegungen vollführen, die nicht an Volumenschwankungen, sondern an Formänderungen der Zelle gebunden sind. Das gilt für manche

der sog. Turgorschleuderbewegungen. Dabei handelt es sich um explosionsartig erfolgende Bewegungen, die wir an recht verschiedenen Organen beobachten können. Die Zellen der daran beteiligten Gewebe werden turgeszent gespannt, können sich aber in der Richtung, in der die Wand auf Grund ihrer physikalischen Beschaffenheit den geringsten Dehnungswiderstand ausübt, nicht dehnen, da ein äußerer Widerstand, ein anderes Gewebe vorhanden ist, und somit eine Dehnung in anderer Richtung erzwungen wird. Fällt jener Widerstand dann später fort, so ändert die Zelle natürlich plötzlich die ihr aufgezwungene Form, so daß es zu einer Schnellbewegung ohne Volumenänderung der Zelle kommt.

Solche Spannungen entwickeln sich überall im Gewebe; das ist leicht zu erkennen, wenn wir ein Gewebe zerschneiden, so daß die die Spannung bedingenden Widerstände beseitigt werden. Allgemein bekannt ist das bei Sprossen und Blattstielen, die durch einige Schnitte längs geteilt werden; die Teile krümmen sich sofort nach außen, weil die innen liegenden Zellen sich turgeszent zu verlängern streben, aber durch die äußeren Gewebe daran gehindert worden sind (Abb. 70). Die Abb. 71 und 72



Abb. 70. Blattstiel von *Ranunculus Ficaria*, über Kreuz längsgespalten und in Wasser gelegt. Man sieht das Anfangsstadium der Einrollung infolge überwiegender Wasseraufnahme durch das Mark.

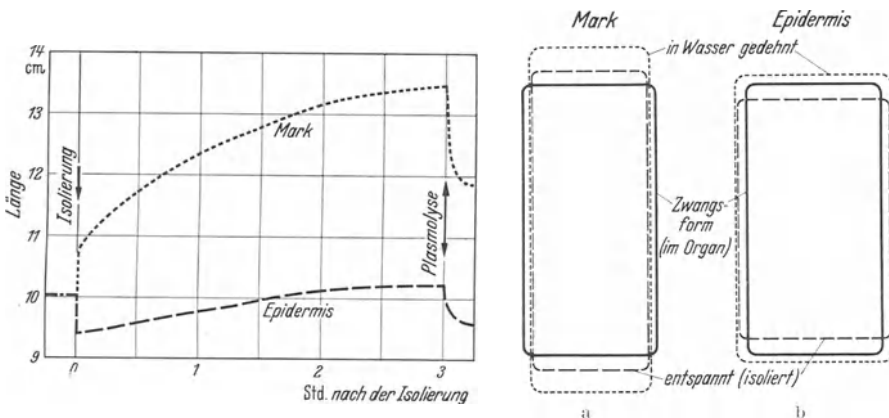


Abb. 71. Längenänderungen eines Epidermis- und eines Markgewebestreifens aus dem Blattstiel von *Begonia Rex* nach dem Herauslösen aus dem Blattstiel und dem Übertragen in Wasser. Zunächst macht sich eine sofortige Verlängerung des Marks und eine Verkürzung der Epidermis bemerkbar, da sich die gegenseitig aufgezwungenen Formspannungen nunmehr ausgleichen müssen. Ursache dieser Formspannungen war die unterschiedliche Dehnbarkeit der Membranen; auch bei gleichen osmotischen Werten des Zellsaftes streben sich die Markzellen stärker zu dehnen als die Epidermiszellen, die Epidermis befindet sich daher in der Pflanze unter Zug, das Mark unter Druck. Nach dem Ausgleich dieser Formspannungen (vgl. Abb. 72) macht sich weiterhin die stärkere Dehnbarkeit des Marks bemerkbar, es verlängert sich im Wasser stärker als die Epidermis. Die Dehnungen sind (wie der Plasmolyseversuch bei Versuchsende zeigt) bei beiden Geweben zum Teil reversibel (elastisch), zum Teil irreversibel (plastisch).

Abb. 72 a und b. Schema zur Erläuterung des Versuchs Abb. 71. Form- und Volumenänderungen einer Markzelle (a) und einer Epidermiszelle (b) beim Isolieren aus dem Gewebeverband und Übertragen in Wasser. Ausgezogen ist der Umriß der Zelle gezeichnet, wie er innerhalb des Gewebezusammenhangs aussieht; diese Formen sind aber Zwangsformen (s. Erklärung zu Abb. 71), die sich beim Isolieren ohne Volumenänderung ausgleichen, wobei sich die Markzelle verlängert (und verschmälert), die Epidermiszelle verkürzt (und verbreitert). Die so entstehenden spannungsfreien neuen Formen sind durch die lang-gestrichelten Linien wiedergegeben. Im Wasser verlängern sich weiterhin beide Zellen (kurz-gestrichelt), die Markzelle aber stärker als die Epidermiszelle; der Verlängerung geht eine unbedeutende Breitenzunahme parallel.

zeigen den Verlauf der nach der Isolierung eintretenden Formänderungen und erklären die Art dieser Formänderungen.

Auch dieses Prinzip, also der *Ausgleich aufgezwungen gewesener Formen*, wird von der Pflanze bei mehreren Bewegungsreaktionen ausgenutzt.

Ein bekanntes Beispiel bietet die Samenabschleuderung bei *Impatiens*, z. B. bei *I. parviflora* (OVERBECK) (Abb. 73). In der fünffächerigen Frucht hängen an einer zentralen Plazenta die anatropen Samenanlagen. Die Fruchtwand schwillt an der Stelle (oben), wo sich die Samenanlagen

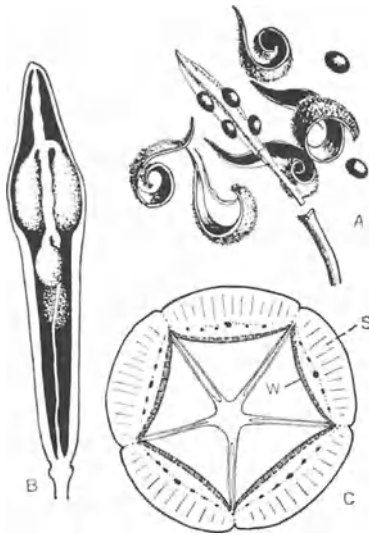


Abb. 73. Frucht von *Impatiens parviflora*. A aufspringend, B im Längsschnitt und C im Querschnitt. S Schwell-, W Widerstandsgewebe. Nach OVERBECK.

entwickeln. Im unteren Teil der Fruchtwand streben sich die Außenschichten auszudehnen, finden aber an den inneren Schichten einen Widerstand. Schließlich trennen sich die Fruchtblätter voneinander, da die Längsverbindungen nur schwach sind (rundliche, sich leicht voneinander lösende Zellen). Die Fruchtblätter rollen sich plötzlich ein und schleudern dabei die Samen, auf die sie stoßen, fort. Die hohe Spannung wird durch reichliche Zuckerbildung im Schwellgewebe ermöglicht, in dem sich ein osmotischer Druck von etwa 25 Atm. entwickelt. Daß sich die Zellen vornehmlich in ihrer Längsrichtung auszudehnen bestrebt sind, ergibt sich aus ihrer in radialer Richtung gestreckten Form, die sich bei einer Turgorzunahme, durch die ein Abrundungsbestreben eintritt, zu ändern sucht. Das Widerstandsgewebe besteht aus Kollenchym. Das Schwellgewebe verlängert sich bei der Ausdehnung um 32%.

Außer zahlreichen anderen Früchten zeigen auch manche Staubblätter solche Schnellbewegungen, so z. B. die mehrerer Urticaceen (Abb. 74 und 75). An den Filamenten wächst zunächst die Unterseite stärker.

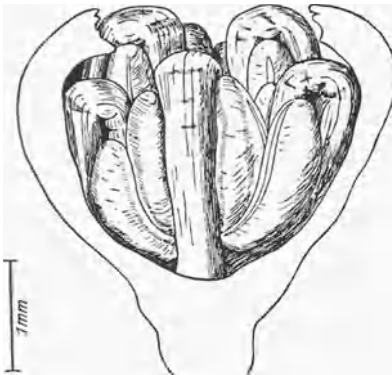


Abb. 74. Geschlossene männliche Blüte von *Pellionia Daveauana*, Perigonblätter zum Teil entfernt. Stamina in Zwangslage. Nach MOSEBACH.

Erst nachher beginnt ein verstärktes Wachstum der Oberseite, wobei diese sich außerdem stark turgeszent spannt, und zwar zumeist unter Mitwirkung einer Stärke-Zuckerumwandlung. Die durch das vorhergehende starke Unterseitenwachstum entstandene Krümmung kann sich jetzt aber doch noch nicht ausgleichen, da sich die Staubfäden in einer Zwangslage befinden; die Antherè ist an der Filamentbasis angeheftet. Erst wenn sich dieser Klebverband lockert, kommt es zur plötzlichen Explosionsbewegung, indem sich die in der Oberseite entstandenen Zugspannungen ausgleichen. Stets zeichnen sich die Membranen durch eine

hohe elastische Dehnbarkeit aus, die oft erreicht wird, weil sie außer Zellulose auch Hemizellulose und Pektin enthalten.

Solche Bewegungen sind natürlich an dem betreffenden Organ nur einmalig. Sie können von selber durch allmähliche Lockerung des Widerstandes oder auch durch äußere Eingriffe ausgelöst werden, die den Widerstand auf irgendeine Weise, z. B. rein mechanisch, beseitigen.

**Spritzbewegungen.** Ebenso wie ein plötzlicher Ausgleich der durch Turgorspannung und Widerstand bedingten Zwangsformen in der Membran kann auch eine plötzliche, vorher durch einen Widerstand aufgehaltene Entspannung zu biologisch wichtigen Bewegungsvorgängen führen. Das finden wir bei den durch die Turgorkraft bedingten Spritzbewegungen, für die hier ebenfalls einige Beispiele genannt seien. Bei der Spritzgurke (*Ecballium elaterium*), die etwa 4–5 cm lang ist, findet sich eine kräftige Fruchtwandung und im Innern, in wasserreiches Parenchym eingebettet, etwa 50 Samen (Abb. 76). Das Innengewebe entfaltet einen hohen osmotischen Druck und spannt die Wandung. Diese Spannung erstreckt sich vor allem auf die Zellen einer 2,5 mm starken weißen Schicht der Fruchtwandung, und zwar handelt es sich dabei um quertangential gestreckte Zellen mit dicken Wänden, die sich nur mit kleinen Teilen ihrer Oberflächen berühren. Die Membranen enthalten Pektin und wohl auch Amyloid, sie erteilen den Zellen eine große Zugfestigkeit und Elastizität.

An der Ansatzstelle des Fruchtsstiels befindet sich ein Trennungsgewebe, das sich bei der Fruchtreife auf leichte Berührung hin löst. Dabei muß sich natürlich die elastische Spannung der Fruchtwandung sofort ausgleichen; hierbei werden die Samen ausgespritzt, und zwar auf Entfernungen bis zu 12,7 m.

Ein im Prinzip gleicher Mechanismus findet sich beim Sporenfortspritzen mancher Pilze; nur wird hier unmittelbar die Energie der *einzelnen* gespannten Zellmembran ausgenutzt, indem die Membran an einer Stelle durchlöchert wird und sich somit plötzlich entspannen muß. Wir können hier vor allem die Sporenausspritzung aus den Asci der Ascomyceten nennen. Im Ascus bilden sich Vakuolen, die allmählich ihr Volumen vergrößern und so die turgeszente Spannung der Ascusmembran bedingen. Übrigens scheint es, daß diese Spannung nicht immer nur durch den osmotischen Druck echter Lösungen, sondern auch durch den Quellungsdruck von Kolloiden des Ascusinhalts bedingt sein kann, so vielleicht bei *Thelebolus steroreus*. Bei einigen Arten aber zeigt sich deutlich die Auflösung von Glykogen während des Reifens der Asci. Am Scheitel des Ascus befindet sich eine leicht verquellbare, vielleicht aus Amyloid bestehende, jedenfalls sich mit Jod direkt bläuende Stelle. Die Sporen

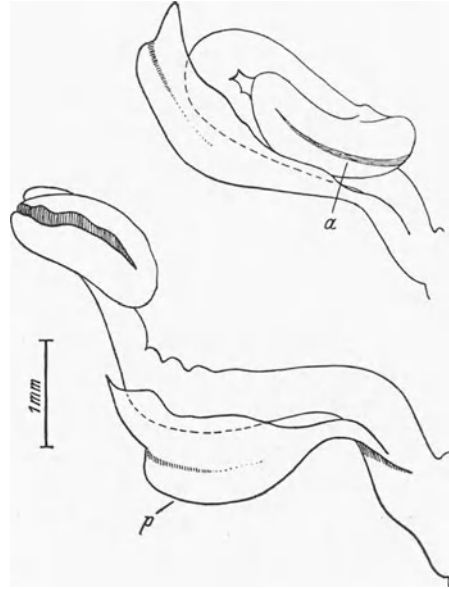


Abb. 75. Isoliertes Stamen von *Pellionia Daveauana*, oben in Zwangslage, unten in Schnelllage. *a* Rißlinie, *p* Perigonblatt. Nach MOSEBACH.

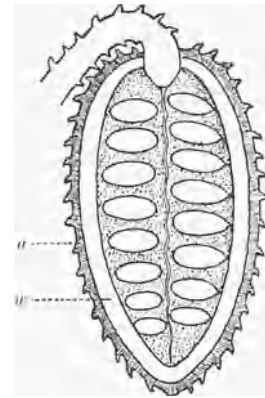


Abb. 76. Frucht von *Ecballium elaterium*. *w* weiße Schicht, *a* Außenschicht. Nach OVERBECK.

sind im reifen Ascus schon immer am apikalen Ascusende angesammelt (Abb. 155). Oft ist am Scheitel auch eine Rißstelle präformiert. Jedenfalls kommt es schließlich bei zunehmender Turgeszenz zur Öffnung am Scheitel und die Sporen werden durch die sich ausgleichende Wandspannung ausgespritzt; oft alle zugleich, in manchen Fällen aber auch mit größeren Zeitabständen nacheinander, indem sich die Öffnung nach dem

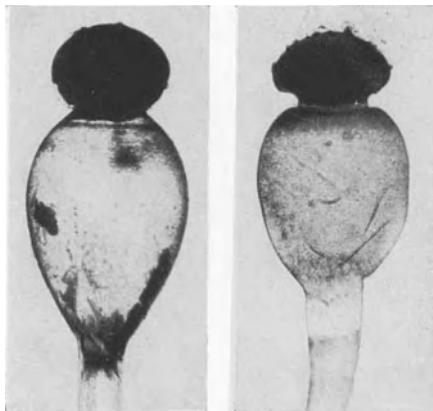


Abb. 77. Sporangienträger von *Pilobolus*; links turgeszent, rechts entspannt. Unmittelbar unterhalb des Sporangiums befindet sich ein stark dehnbarer Ring, dessen Dehnung im Sporangienträger normalerweise dazu führt, daß eine Spannung eintritt, die ein Aufreißen an der Grenze Ring/Columella bedingt (die Columella ist vom Sporangium verdeckt).

Auch bei den Basidiomyceten werden die Sporen abgeschossen, jedoch entfernen sie sich dabei nur um 0,1–0,2 mm von den Sterigmen. Der

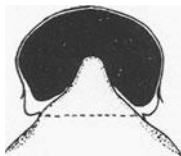


Abb. 78. *Pilobolus Kleinii*, oberer Teil des Sporangienträgers. Oben das schwarz gezeichnete Sporangium. Die gestrichelte Linie zwischen Columella und blasenförmigem Teil der Trägerzelle entspricht der Aufreißstelle, dort befindet sich eine ringförmige dünne Membranpartie. Die Zone dicht unterhalb dieser Partie ist stark dehnbar, so daß es zur Spannung zwischen ihr und der wenig dehnbaren Columella kommt. Nach BULLER.

Austritt einer Spore durch das Vorücken der nächsten wieder schließt, die nicht mehr herausgepreßt wird, weil sich ja inzwischen der Turgor gesenkt hat, (auch an der Verkürzung des Ascus erkennbar). Erst wenn der Turgor wieder genügend gestiegen ist, wird die nächste und nach entsprechenden Prozessen die weiteren Sporen ausgepreßt. In dieser speziellen Weise findet der Vorgang bei *Sphaeria*, *Claviceps* und *Cordiceps* statt. — *Ascobolus immersus* hat den Mechanismus der Sporenausspritzung insofern am meisten vollendet, als hier ein Fortschießen bis auf 35 cm Entfernung stattfindet, während die anderen Ascomyceten nur geringere Entfernungen erreichen. Bei dieser Spezies kleben übrigens alle abgeschossenen Sporen zusammen [BULLER (1)].

Mechanismus ist nicht geklärt. Bemerkenswert ist, daß wenige Sekunden vor dem Sporenabschuß aus dem unteren Sporenteil ein Flüssigkeitstropfen abgeschieden wird. Die Basidie verkürzt sich bei der Sporenabstoßung nicht, auch die Sterigmen kollabieren nicht sofort; es dürfte also kaum ein Turgormechanismus von der Art, wie ihn die Ascomyceten anwenden, vorliegen [BULLER (2)].

Dagegen ist das von den Ascomyceten angewandte Prinzip von dem Phycomyceten (*Mucorineae*) *Pilobolus* zur höchsten Vollendung gebracht worden [BULLER (3); BÜNNING (2)] (Abb. 77 und 78). Die zahlreiche Sporen enthaltenden Sporangien werden hier als Ganzes fortgeschossen. Das Sporangium sitzt auf einem einige Millimeter hohen, aus einer Zelle bestehenden Träger, dessen oberer Teil blasenförmig angeschwollen ist. Die Wandung der Trägerzelle ist stark elastisch gedehnt.

Zwar ist der osmotische Druck nicht extrem hoch, er beträgt nämlich etwa 5,5 Atm.; aber die Wand ist, namentlich im blasenförmigen Teil, so stark elastisch dehnbar, daß sie schon durch diesen nicht besonders hohen osmotischen Druck um 100 % (flächenmäßig) gedehnt wird, sich also bei einer Entspannung um die Hälfte verkleinert. Durch noch größere elastische Dehnbarkeit zeichnet sich eine ringförmige Zone dicht unterhalb des Sporangiums aus; die Fläche dieses Ringes kann bei der normalen Turgor-

spannung um 150—200 % gedehnt sein. Zwischen diesem Ring und der wenig dehnbaren Columella befindet sich eine präformierte Risstelle. Mit zunehmender Reifung nimmt die Dehnung des Ringes zu; nicht durch einen erhhten osmotischen Druck, sondern durch zunehmende Dehnbarkeit. Da die Columella der Dehnung nicht folgen kann, kommt es schlielich zum Aufreien an der Risstelle, damit zum pltzlichen Ausgleich der Spannung des blasenfrmigen Teils und zum Abschieen des Sporangiums sowie der Columella. Wird die starke Dehnung des Ringes durch bertragung der Trger in weniger feuchte Luft oder in eine Lsung verhindert, so tritt das Abschieen des Sporangiums nicht ein, whrend es umgekehrt durch bertragung in Wasser naturgem gefrdert wird. Das Abschieen kann begreiflicherweise nicht nur infolge allmhlicher Dehnungszunahme des Ringes eintreten, sondern auch bei einer mechanisch, also durch Berhrung bedingten Zerrung an der Risstelle. — Durch eine Beleuchtung werden im Plasma Reizprozesse ausgelst, die die Dehnbarkeitszunahme des Ringes und damit das Eintreten des Abschusses beschleunigen. Das abgeschossene Sporangium hat eine Anfangsgeschwindigkeit von 14 m/Sek. und kann etwa 2 m weit fliegen (PRINGSHEIM und CZURDA). — Die Turgorspannung ist brigens auch in diesem Fall wohl nicht nur rein osmotisch bedingt; der Zellsaft enthlt auer den gelsten anorganischen und organischen Substanzen (darunter als Kohlehydrat anscheinend Trehalose) auch ansehnliche Mengen kolloider Substanzen. hnlich wie die Ascomyceten und *Pilobolus* verhlt sich auch *Empusa muscae* (Abb. 79).

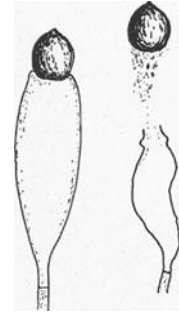


Abb. 79. *Empusa muscae*; Konidienablsung.

**Weitere Turgorbewegungen.** Eine interessante andere Art der Sporenbewegung findet sich bei einigen Entomophthorineen, so bei *Empusa Grylli*. Hier ist ein Prinzip angewandt, da insofern mit dem der Turgeszenzexplosionsbewegungen der hheren Pflanzen bereinstimmt, als Zugspannungen innerhalb der Membran, also Deformationen und ihr Ausgleich, ausgenutzt werden. Die Konidien sind durch eine doppelte Wand vom Konidientrger abgegrenzt. Die beiden Teile dieser Zwischenwand streben sich durch den Turgor abzurunden, und zwar in entgegengesetzter Richtung, da ja die eine zur Konidie, die andere zum Trger gehrt. Das Aneinanderkleben verhindert aber zunchst die Abrundung. Schlielich fhrt jedoch die zunehmende Spannung zur Auflsung des Klebeverbandes und die Abrundung erfolgt so pltzlich, da die freiwerdende Energie zum Fortschieen der Konidien ausreicht. Auch *Conidiobolus*-Arten zeigen einen hnlichen Mechanismus (vgl. INGOLD) (Abb. 80).

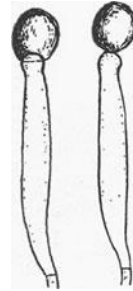


Abb. 80. *Conidiobolus spec.*; Konidienablsung. Die Energie fr den Abschub wird gewonnen, indem sich die in einer Zwangslage befindliche Membran der Konidie (vergleichbar der eingedellten Wandung eines Gummiballs) pltzlich (wenn der Klebeverband zwischen dieser Membran und der der Trgerzelle nicht mehr ausreicht) entspannt.

Zu den Turgorbewegungen, jedenfalls zu den unter reversiblen Volumenschwankungen der Zellen vollzogenen Bewegungen gehrt auch das Kriechen der Beggiatoaceen und Oscillatoriaceen (ULLRICH). Diese Bewegungen beruhen auf rhythmischen Gestaltsnderungen der Zellen, wobei sich benachbarte Zellen in der Bewegungsphase unterscheiden. Bei *Oscillatoria sancta* umfat eine Welle durchschnittlich 6,5 Zellen

(= 25  $\mu$ ) und die mittlere Schwingungsdauer einer Welle beträgt bei 20° 1,9 Sekunden, d. h. in dieser Zeit haben 6—7 Zellen gemeinsam einmal die volle Gestaltänderung vollführt. Die Gestaltsänderung selber beruht auf einer Verkürzung der Zellen, die sich vor allem in einer rhythmischen Verkleinerung der Querwandabstände äußert, außerdem mit Schwankungen des Fadendurchmessers verknüpft ist, und zwar entspricht der Verminderung der Querwandabstände auch eine Verminderung des Fadendurchmessers; die Bewegung beruht also nicht einfach auf einer Form-, sondern auf einer Volumenänderung der Zellen. Die Schwankungen des Fadendurchmessers sind allerdings so gering, daß sie nur mit besonderen Hilfsmitteln feststellbar waren.

### Literatur.

- BEYER: Bot. Arch. **26**, 224 (1929). — BLINKS: (1) J. gen. Physiol. **13**, 223 (1930). — (2) J. gen. Physiol. **16**, 147 (1933). — (3) J. gen. Physiol. **19**, 633 (1936). — BÜNNING: (1) Erg. Biol. **13**, 235 (1936). — (2) Planta (Berl.) **27**, 583 (1937). — BULLER: (1) Researches on Fungi, Vol. I. London 1920. — (2) Researches on Fungi, Vol. II. London 1922. — (3) Researches on Fungi, Vol. VI. London 1934.
- INGOLD: New. Phytologist **33**, 274 (1934).
- KEIL: Protoplasma (Berl.) **10**, 568 (1930).
- LEPESCHKIN: Ber. dtsch. bot. Ges. **52**, 475 (1934).
- MALYSCHEW: Biochem. Z. **206**, 401 (1929). — MOSEBACH: Planta (Berl.) **16**, 70 (1932).
- OVERBECK: Jb. Bot. **63**, 467 (1924).
- PEKAREK: Planta (Berl.) **21**, 419 (1934). — PRINGSHEIM u. CZURDA: Jb. Bot. **66**, 863 (1927).
- REINDERS: Proc. Nat. Acad. Wet. Amst. **41**, 820 (1938). — RENNER: Planta (Berl.) **18**, 215 (1932).
- SAYRE: Plant Physiol. **4**, 323 (1929). — SCARTH: Plant Physiol. **7**, 481 (1932).
- TONIOKA: Jap. J. Gastroenterol. **1**, 208 (1929).
- ULLRICH: Planta (Berl.) **9**, 144 (1929). — UMRATH: Protoplasma (Berl.) **21**, 329 (1934). —
- URSPRUNG: ABDERHALDEN'S Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden 1937.
- WALTER: Die Hydratur der Pflanze. Jena 1931. — WEBER: (1) Jb. Bot. **64**, 687 (1925). — (2) Protoplasma (Berl.) **22**, 4 (1934).

## II. Mechanismus der Geißelbewegung.

Viele Bakterien, Flagellaten, Volvocales, sowie die Schwärmer von Myxomyceten, Pilzen und Algen, die Spermatozoiden von Moosen und Farnen zeigen die Fähigkeit zur freien Ortsbewegung mit Hilfe von Geißeln (Flagellen), die sich zumeist in geringer Zahl an der Zelle befinden und dann ziemlich lang sind. Es gibt aber auch Formen, z. B. die *Vaucheria*-Zoosporen, mit zahlreichen kurzen „Wimpern“ (Zilien), wie sie sich häufiger bei Tieren, namentlich auch an Epithelzellen des Metazoenkörpers vorfinden.

**Untersuchungsmethodik.** Die Geißeln gehen, in vielen Fällen deutlich, in anderen weniger deutlich und vielleicht auch gar nicht, von einem Basalkörper, dem Blepharoplasten aus. Über die inneren Vorgänge, die zu den raschen Bewegungen führen, wissen wir kaum etwas, dagegen sind die Bewegungen selber, und ihre physikalische Wirkung auf die Fortbewegung des Körpers, also die „äußere Mechanik“ der Geißeltätigkeit in mehreren Fällen, mit denen wohl alle vorkommenden Typen erfaßt sind, gut untersucht worden. Ein wesentliches Hilfsmittel bot hierbei die von METZNER eingeführte und später auch von anderen Autoren angewandte stroboskopische Untersuchung der Geißelbewegung und der Rotation des geißeltragenden Individuums. Diese Bewegungen verlaufen nämlich zumeist so rasch, daß sie bei direkter mikroskopischer Betrachtung nicht mehr

verfolgt werden können; man sieht dann (besonders gut bei Dunkelfeldbeleuchtung) vielmehr nur den von der sich bewegenden Geißel bzw. dem rotierenden Körper durchschwungenen Raum (Abb. 84, links). Bei der stroboskopischen Untersuchung wird das Licht, das dann sehr hell sein muß (Bogenlampe!), durch eine rotierende Schlitzscheibe rhythmisch abgeblendet, so daß also das Präparat mit Lichtblitzen beleuchtet wird, deren zeitliche Aufeinanderfolge durch Änderung der Scheibenrotationsgeschwindigkeit variiert werden kann. Stimmt der Zeitabstand der Lichtblitze mit der Zeit zwischen zwei gleichen Lagen der sich bewegenden Geißel überein, so ruht diese scheinbar. So läßt sich durch jenes Variieren der Scheibenrotationsgeschwindigkeit die Geschwindigkeit der Geißelbewegung und gegebenenfalls auch die der Körperrotation genau bestimmen. — Ein wichtiges Hilfsmittel beim Studium der Wirkung dieser Geißeltätigkeit besteht in der Untersuchung der bei ihr erzeugten Flüssigkeitsströmungen; im Wasser suspendierte feine Teilchen, etwa Tusche, können hierüber Aufschluß geben.

**Äußere Mechanik.** Zur Erklärung der Geißelarbeit dachte man ursprünglich (namentlich BÜTSCHLI) vor allem an eine Wirkung, die der der Schiffsschraube entspricht. Dieser Fall ist auch gelegentlich verwirklicht, so bei Vibrionen und bei *Chromatium*, wo sich am Hinterende der Zellen ein schraubiger, aus zahlreichen verklebten Geißeln gebildeter „Geißelschopf“ befindet, der einen glockenförmigen, im Querschnitt kreisförmigen Raum durchschwingt, wobei in einer Sekunde 40–60 Umdrehungen vollführt werden (Abb. 81). In anderen Fällen, so bei vielen Flagellaten und bei Algenschwärmern, schwimmt der Organismus mit der Geißel voran, deren Wirkung dann etwa der eines Propellers entspricht (Abb. 82) oder (wenn die Schwingung in einer Ebene erfolgt) der eines Ruders (Abb. 83). Besonders interessant sind die von METZNER untersuchten Spirillen, deren schraubiger Körper an beiden Polen je einen, aus 20–25 einzelnen Geißeln zusammengesetzten, Geißelschopf tragen (Abb. 84). Der Schwingungsraum des vorderen Geißelschopfes ist nach hinten breit glockenförmig geöffnet, der hintere, ebenfalls nach hinten gerichtete, ist kelchförmig. In diesem Fall beruht die Vorwärtsbewegung durch die Geißeln nur auf einer indirekten Wirkung. Die Geißelschöpfe erteilen nämlich vermöge ihrer Bewegung dem Körper eine, zu ihrer Bewegung entgegengesetzte, Drehung; mittels dieser Drehung schraubt sich der Körper durch das Wasser hindurch. Bei *Spirillum volutans* vollführen die Geißelschöpfe etwa 37–40 Umdrehungen je Sekunde, und sie veranlassen den Körper dadurch, sich etwa 13mal je Sekunde zu umdrehen. Das *Spirillum* schwimmt dabei mehr als 100  $\mu$  je Sekunde

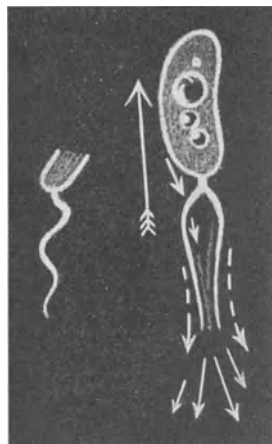


Abb. 81. *Chromatium Okenii* bei Dunkelfeldbeleuchtung. Die kleinen Pfeile geben die Richtung der Flüssigkeitsströmungen an, der große die des Schwimmers an. Nach METZNER.

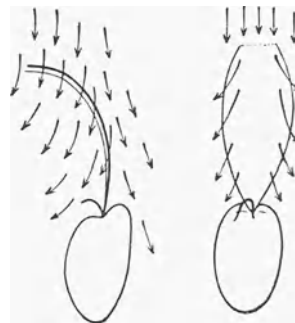


Abb. 82. Geißelbewegung von *Monas vulgaris*. Die Pfeile geben die Richtung der Flüssigkeitsströmungen an, Schwimmrichtung (im Bild) nach oben. Nach METZNER.



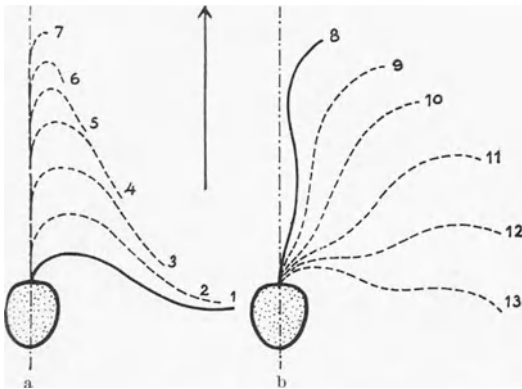


Abb. 83 a und b. *Monas spec.* a das Zurückziehen der Geißel, b der aktive Schlag (Ruderwirkung). Nach KRIJGSMAN.

vorwärts. Schon hier sei nebenher erwähnt, daß sich bei *Spirillum* die Schwingungsweise der Geißelschöpfe unter dem Einfluß von Reizen ändern kann. Der vordere Geißelschopf nimmt dann die Bewegungsweise des hinteren ein und dieser die des vorderen, so daß das *Spirillum* jetzt in entgegengesetzter Richtung als bisher schwimmt. Für diese Umschaltung braucht der Reiz nur an der Basis eines der Geißelschöpfe anzugreifen, der am anderen Pol liegende wird

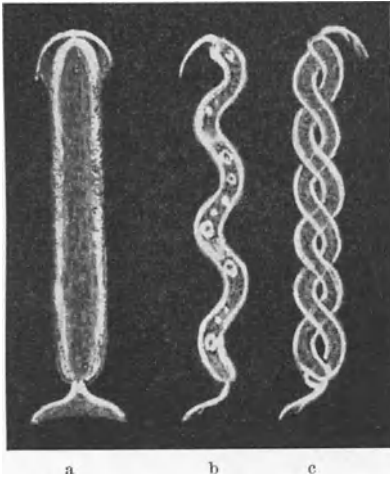


Abb. 84 a—c. *Spirillum volutans* bei Dunkelbeleuchtung a, und c während des Schwimmens, b ruhend. Nach METZNER.

dann durch die sehr schnelle Erregungsübertragung entlang der Zelle ebenfalls veranlaßt, die Umschaltung der Bewegungsweise fast im gleichen Augenblick zu vollziehen [METZNER (1)].

Eine weitere interessante Bewegungsart finden wir bei den ebenfalls vor allem von METZNER (2) sowie von PETERS untersuchten Peridineen (Abb. 85). Diese Organismen beschreiben bei ihrer Fortbewegung langgestreckte Schraubenbahnen; dabei legt beispielsweise *Peridinium cinctum* etwa 200  $\mu$  je Sekunde zurück (das sind 4,35 Körperlängen). Für eine Körperumdrehung werden durchschnittlich 1,2 Sekunden benötigt. Die Peridineen führen zwei Geißeln, eine Längs- und eine Quergeißel. Die beim Schwimmen nach hinten gerichtete Längsgeißel beschreibt einen schlanken abgeflachten Schwingungsraum und erzeugt dadurch vom Körper weggerichtete, ihn also vorwärtstreibende Wasserströmungen. Die Längsgeißel kann außerdem durch Änderung ihrer Lage als Steuer wirken. Die Bewegung der Längsgeißel ist ein Schlängeln oder, anders ausgedrückt, jeder beliebige Geißelabschnitt zeigt gegenüber dem mehr

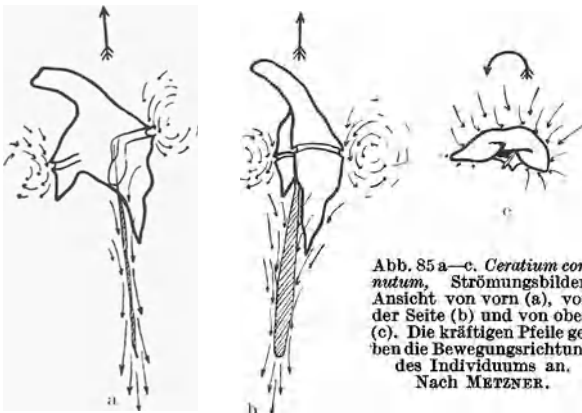


Abb. 85 a—c. *Ceratium cornutum*. Strömungsbilder. Ansicht von vorn (a), von der Seite (b) und von oben (c). Die kräftigen Pfeile geben die Bewegungsrichtung des Individuums an. Nach METZNER.

basalen, der basalste gegenüber dem Körper eine Pendelbewegung. So pendeln gleichzeitig alle Geißelabschnitte, jedoch sind die Bewegungs-

phasen der einzelnen Geißelabschnitte zeitlich gegeneinander verschoben. Wir werden darauf bei der Besprechung der inneren Mechanik noch zurückkommen.

Die Quergeißel der Peridineen liegt, zu einer engen Spirale aufgewunden, in der Geißelfurche; sie dreht sich um ihre Achse und erzeugt dabei Strömungen, die ebenfalls zur Vorwärtsbewegung beitragen, zugleich aber, da sie etwas schräg auf den Körper zulaufen, dessen Rotation verursachen. Die Geißeln unterstützen sich also in ihrer Wirkung, während die Bewegung im Prinzip, wenn auch weniger gut, schon von einer Geißel allein hervorgerufen werden kann (LINDEMANN).

Jetzt noch einige Worte über die rudierenden Zilien, deren Bewegungsweise ganz ähnlich derjenigen von Zilien auf Metazoepithelien ist. Wenn die Zilien mit gleicher Geschwindigkeit und in gleicher Bewegungsweise hin- und herschlagen würden, könnte

natürlich eine nutzbare Arbeitsleistung, also — in den uns interessierenden Fällen — eine Fortbewegung der Zelle nicht zustande kommen. Die rückläufige Bewegung unterscheidet sich in der Tat erheblich von der ersten Bewegungsphase, vor allem dadurch, daß bei ihr die Wimper nicht ausgestreckt bleibt, sondern sich so einkrümmt, daß sie im Wasser einen erheblich geringeren Widerstand findet als bei der ersten Bewegungsphase (Abb. 86). Es kann aber noch hinzukommen, daß der Rückschlag langsamer erfolgt, so verhalten sich jedenfalls die Zilien der Muschel *Mya*; der Rückschlag erfordert hier eine 3—4fach längere Zeit (JENNISON und BUNKER).

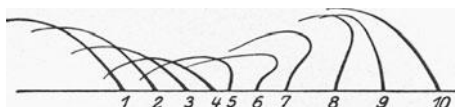


Abb. 86. Ruderwirkung einer Zilie des Spermatozoids von *Adiantum cuneatum*. 1—4 Vorschlag, 5—10 Rückschlag. Nach METZNER.

**Innere Mechanik.** Wesentlich schwieriger ist, wie schon gesagt, das Studium der inneren Mechanik der Geißelbewegung. Es leuchtet ein, daß die Bewegung auf antagonistisch ungleichen Längenänderungen der sich jeweils einkrümmenden Geißelabschnitte beruhen muß, wobei diese Veränderungen entweder in allen Teilen der Geißel oder — bei einfacheren Bewegungsarten — nur in der Geißelbasis ablaufen.

Zur Erklärung der Geißelbewegung nimmt man an, daß die Geißel aus einem axialen elastischen Faden und einer flüssigen protoplasmatischen Hülle besteht. Diese Annahme hat sich auch durch die mikroskopische Untersuchung des Geißelbaues als berechtigt erwiesen (Abb. 87). Die Bewegung selber, d. h. die wechselnden antagonistischen Längenänderungen einzelner Geißelpartien, werden durch die Annahme von Kontraktionsvorgängen im flüssig-protoplasmatischen Teil der Geißeln erklärt. Die Voraussetzung zu solchen Kontraktionen besteht darin, daß bei physikalisch-chemischen Zustandsänderungen, etwa bei Quellungsänderungen des Plasmas, eine ungleiche Beeinflussung in der zur Geißellängsachse parallelen und senkrechten Richtung stattfindet. Die Geißel muß also einen anisotropen Feinbau haben. Diese Anisotropie ist tatsächlich an der Doppelbrechung der Geißel erkennbar, und zwar konnte sowohl eine Formdoppelbrechung nachgewiesen werden, die sich durch den Aufbau der Geißel aus achsenparallelen Submikronen (Mizellar-

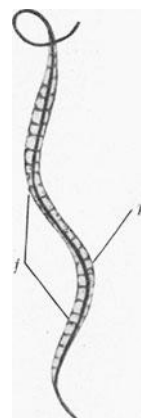


Abb. 87. Isolierte Geißel von *Euglena*; *f* elastische Achsenfibrille, *p* Plasma. Nach BÜTSCHLI.

gerüstbalken) erklärt, als auch eine Eigendoppelbrechung infolge der Molekülanordnung in den einzelnen Submikronen [SCHMIDT (2, 3)]. Diese Untersuchungen beziehen sich auf Wimpern an tierischen Zellen, speziell auf Muschelwimpern; jedoch ist nicht anzunehmen, daß die pflanzlichen Wimpern und Geißeln prinzipiell anders strukturiert sind.

Mit unterschiedlichen Kontraktionen antagonistischer Seiten einer Geißel braucht nicht gerechnet zu werden, wenn die Bewegung von einem ganzen Geißelschopf vollführt wird. Es genügt dann, daß sich einzelne Geißeln allseitig gleich, aber eben nicht alle Geißeln gleichzeitig kontrahieren, sondern die einzelnen Geißeln einander nach einer festen Regel in der Kontraktion ablösen. Solche Geißelschöpfe sind bei Bakterien mehrfach festgestellt worden, z. B. bei *Chromatium Okenii* ein Schopf aus etwa 40 Einzelgeißeln, die vielleicht durch Schleim zusammengehalten werden (KOLKWITZ).

In dem genannten Fall der Peridineengeißel muß naturgemäß auch die Kontraktion der übereinanderliegenden Geißelabschnitte regelmäßig aufeinander folgen; d. h., es müssen Kontraktionswellen von der Basis zur Spitze der Geißel laufen, deren Geschwindigkeit METZNER zu 3 bis 5 mm je Sekunde angibt; das stimmt mit den Angaben LOWNDES überein, der mikrokinematographische Zeitlupenaufnahmen der Geißelbewegung von *Peranema* und *Euglena* machte.

Zur Ausführung der Plasmakontraktionen innerhalb der Geißel ist diese nicht auf die Verbindung mit dem übrigen Körper angewiesen. Isolierte Geißeln können sich noch vorübergehend bewegen; der Mechanismus muß sich also aus Eigenschaften der Geißel selber erklären.

Für den inneren Mechanismus sind mehrere Erklärungen versucht worden, die jedoch alle noch nicht befriedigen und vor allem der experimentellen Prüfung entbehren. Wenn man sich an die vorsichtige Formulierung hält, daß Oberflächenspannungen, sowie Quellungs- und Entquellungsprozesse beteiligt sind, wird man ungefähr das bisher Wahrscheinliche gesagt haben. Die Tätigkeit des Geißelplasmas ist als eine Art amöboider, aber durch das Vorhandensein der elastischen Achse entsprechend gerichteter Bewegung betrachtet worden. Auch zu den Kontraktionsbewegungen der glatten Muskelfaser bestehen Analogien. — Es spricht jedenfalls viel dafür, daß wir die Geißelkontraktionen als einen Sonderfall der plasmatischen Kontraktionen betrachten dürfen, die im Tierreich von den kontraktilen Fibrillen der Infusorien bis zu den Muskelfasern weit verbreitet sind.

Die physikalisch-chemische Möglichkeit solcher Kontraktionen wird uns gegenwärtig schon recht gut verständlich. Nicht nur im Geißelplasma, sondern überall im Plasma tierischer und pflanzlicher Zellen finden sich Fibrillen, „Fadenmoleküle“, deren Vorhandensein sich vor allem in der optischen Anisotropie (Doppelbrechung) des Plasmas äußert, sofern diese fädigen Gebilde mehr oder weniger parallel zueinander liegen. Das Vorhandensein fädiger Gebilde im Plasma ist aber auch mit ganz anderen Methoden nachgewiesen worden, beispielsweise dadurch, daß Myxomycetenplasma sehr feinporige Filter (Porenweite  $5 \cdot 10^{-5}$  mm) passieren kann, ohne abzusterben, daß dieses Absterben jedoch schon bei der Benutzung von Filtern mit einer Porenweite von etwa 0,25 mm eintritt, sofern beim Filtrieren Druck angewandt wird, so daß die fädigen Gebilde sich während des Passierens nicht parallel zur Durchtrittsrichtung orientieren können und infolgedessen zerbrechen.

Während diese Fibrillen nun im gewöhnlichen Plasma oft (aber keineswegs immer) regellos verteilt liegen, zeigen sie in Geißeln, in den Filipodien der Protisten und in Muskelfasern stets jene Parallelorientierung,

die eine starke Doppelbrechung ermöglicht. Die Fadenmoleküle können sich unter bestimmten Bedingungen einrollen, fälteln oder knicken, dadurch kommt dann die Verkürzung der kontraktilen Organellen zustande. Diese Formänderung der Fäden tritt speziell bei ihrer Entladung, d. h. bei einer Annäherung an den isoelektrischen Punkt ein, während bei erneuter Ladung wieder eine Streckung erfolgt. Schon eine periodische Schwankung der  $H^+$ -Konzentration könnte also für die periodische Formänderung der Fäden und damit für die periodischen Geißelkontraktionen entscheidend sein. Daher ist es bemerkenswert, daß sich die Geißeltätigkeit durch Ionen ( $H^+$ -Ionen und Metallionen) stark beeinflussen oder aufheben läßt.

Wenn auch, wie wir sagten, die Geißel ihre Tätigkeit unabhängig vom Zusammenhang mit der übrigen Zelle durchführen kann, so muß doch berücksichtigt werden, daß diese Unabhängigkeit nur vorübergehend besteht, nämlich solange die Geißel noch einen Energievorrat zur Durchführung der Kontraktionen und Wiederausdehnungen (also etwa zur Erzeugung periodischer Ionenkonzentrationsschwankungen) hat. Nehmen wir der Geißel den Energievorrat bzw. die Möglichkeit zur Durchführung der energieliefernden Reaktionen, also der Kohlehydratverbrennung, so wird die Bewegung unterbunden. Das zeigen z. B. Versuche an *Pecten yessoensis*: unter anaeroben Bedingungen vermindert sich allmählich das Redoxpotential der Muschel, d. h., die Oxydationskraft der Zellen wird kleiner. Schließlich hört die Geißelbewegung auf. In diesem Augenblick hat das intrazelluläre Redoxpotential den Wert  $r_H < 8,9$  und  $> 5,1$  erreicht; denn die Zellen sind in diesen Zeitpunkt noch imstande, Nilblau ( $r_H 8,9$ ) zu reduzieren, während sie Janusgrün ( $r_H 5,1$ ) nicht mehr zu reduzieren vermögen (NOMURA). Wir wissen aber, daß in diesem Bereich des Redoxpotentials die Möglichkeit zur Zuckeroxydation aufhört.

Auch eine Beobachtung METZNERs kann in diesem Zusammenhang genannt werden: photodynamisch wirksame Stoffe hemmen bei einer Belichtung die Geißeltätigkeit. Das läßt sich durch die Annahme einer photooxydativen Zerstörung der Rohstoffe für die energieliefernden Prozesse erklären. Die Beobachtung desselben Autors, daß bei stärkerer Erwärmung eine Lähmung eintritt, weist in die gleiche Richtung: das Atmungsmaterial wird schneller verbraucht und steht bald nicht mehr in ausreichendem Maß zur Verfügung.

Die geißeltragende Zelle enthält oft recht große Reserven von Atmungsmaterial; so wurden bei *Actinia equina* (Seerose) auffällig große Glykogenmengen gefunden (BEUTLER).

### Literatur.

- BEUTLER: Z. vergl. Physiol. **10**, 440 (1929).  
 JENNISON and BUNKER: J. cellul. a. comp. Physiol. **5**, 189 (1934).  
 KOLKWITZ: Ber. deutsch. bot. Ges. **45**, 30 (1927). — KRIJGSMAN: Arch. Protistenkde **52**, 478 (1925).  
 LINDEMANN: Arch. Protistenkde **64**, 507 (1928). — LOWNDES: Nature (Lond.) **1936 II**, 210.  
 METZNER: (1) Jb. Bot. **59**, 325 (1920). — (2) Z. Bot. **22**, 225 (1929). — MOORE: Sci. Rep. Tôhoku Univ. **8**, 189 (1933).  
 NOMURA: Protoplasma (Berl.) **20**, 85 (1933).  
 PETERS: Arch. Protistenkde **67**, 291 (1929).  
 SCHMIDT: (1) Protoplasma (Berl.) **27**, 587 (1937). — (2) Die Doppelbrechung von Karyoplasma, Cytoplasma und Metaplasma. Berlin 1937. — (3) Protoplasma (Berl.) **28**, 18 (1937).

### III. Bewegungen durch Ausnutzung von Oberflächenenergie.

**Modellversuche.** Oberflächenspannungsenergien können bei den verschiedensten Bewegungsvorgängen der Pflanze beteiligt sein; schon bei den Kontraktionsbewegungen der Geißeln spielen sie wahrscheinlich eine Rolle, und vor allem bei den Plasmaströmungen hat man an ihre Mitwirkung gedacht. Es gibt aber eine Reihe von Bewegungserscheinungen, bei denen ihre Wichtigkeit besonders stark in den Vordergrund tritt; namentlich manche Formen der Ortsbewegung von Einzellern und die Bewegungserscheinungen an Zellinhaltsbestandteilen sind hier zu nennen. In welcher Weise Oberflächenkräfte zu Bewegungen führen können, das zeigen uns am besten zunächst einige Modellversuche an leblosen Systemen.

Bringt man einen Öltropfen in eine andere Flüssigkeit und setzt eine die Oberflächenspannung vermindern Substanz hinzu, beispielsweise etwas 96%igen Alkohol zu einem in Glycerin befindlichen Öltropfen, so beobachtet man Erscheinungen, die an amöboide Bewegungen erinnern. Im genannten speziellen Fall dringt etwas Alkohol in den Öltropfen und etwas Öl in Alkohol, wobei das Glycerin als neutrales Medium dient, das eine zu schnelle Mischung von Öl und Alkohol verhindert. Bei dieser langsamen Mischung beobachtet man am Öltropfen Formänderungen, die Bildung von „Pseudopodien“; ferner sieht man im Öltropfen Strömungen, die an Plasmaströmungen erinnern. Auch eine Teilung der Tropfen kann auftreten (JENNINGS). Wird der Alkohol nicht der Flüssigkeit zugesetzt, in der sich der Öltropfen befindet, sondern diesem Tropfen selber eingeführt, und zwar einseitig injiziert, so bilden sich an dieser Seite „Pseudopodien“ und der Tropfen bewegt sich außerdem in dieser Richtung fort.

Ähnliche Modelle sind mehrfach, z. B. von BÜTSCHLI, beschrieben worden (SPEK). Wir erwähnen noch ein Beispiel: Einem in Wasser schwebenden Tropfen von Chloroform mit darin gelöstem Öl wird einseitig ein  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Kristall genähert. Die Soda diffundiert, während sie sich löst, zum Tropfen, verseift die Ölsäure, und die entstehende Seife vermindert an dieser Seite die Oberflächenspannung des Tropfens. Damit ist ein energetisches Ungleichgewicht hergestellt; die unterschiedliche Oberflächenspannung der beiden Seiten des Tropfens stellt ein thermodynamisches Potential dar, das sich gemäß der Forderung des 2. Hauptsatzes auszugleichen strebt. Die Teilchen im Öltropfen wandern infolgedessen vom Ort geringerer Oberflächenspannung zu dem größerer Oberflächenspannung. Dabei wandert, wie STERN sich anschaulich ausdrückt, der Öltropfen „wie ein Ruderboot nach dem Prinzip der Actio und Reactio in entgegengesetzter Richtung“, also auf den Sodakristall zu. Wird der Sodakristall bewegt, die Oberflächenspannungsdifferenz auf den beiden Seiten des Öltropfens also dauernd aufrecht erhalten, so wird auch die Bewegung des Tropfens dauernd fortgesetzt. Außerdem zeigt der Tropfen aber eine Formänderung, die der unterschiedlichen Oberflächenspannung seiner beiden Seiten entspricht.

Auch Beobachtungen an ölhaltigen Blatteilchen können als Modellversuche dienen. Werden solche Blattstückchen auf Wasser gelegt, so erniedrigt das aus der Schnittfläche austretende Öl die Oberflächenspannung auf der Wasseroberfläche. Das Blatt bewegt sich in entgegengesetzter Richtung. Der Vorgang läßt sich aber nicht nur als das Bestreben zum Ausgleich der unterschiedlichen Oberflächenspannung an

den beiden Seiten des Blattstückes darstellen; auch eine Art Druckwirkung des sich ausbreitenden Ölfilms ist möglicherweise beteiligt und endlich ist mit der Rückstoßwirkung des austretenden Öls zu rechnen (LIÉGEOIS; STERN).

Mit diesen Beispielen sind sicher einige der Wirkungsweisen von Oberflächenspannungen charakterisiert, die an amöboiden Bewegungen und an Bewegungen von Zellinhaltsbestandteilen beteiligt sind. Wir dürfen aber nicht annehmen, daß die Bedingungen in der organischen Natur ganz so einfach sind.

**Amöboide Bewegungen.** Betrachten wir zunächst die amöboide Bewegung. Wir finden sie ja im Pflanzenreich relativ selten; am ausgeprägtesten bei den Amöben der Myxomyceten, die später zu den Plasmodien, den Vegetationskörpern zusammentreten. Eingehend studiert wurde die amöboide Bewegung an den zu den Protisten gehörenden Amöben, also an tierischen Objekten; jedoch liegen die Verhältnisse bei pflanzlichen amöboiden Bewegungen sicher nicht viel anders. Bei der amöboiden Bewegung beobachtet man eine Strömung im Endoplasma, wobei in der Mitte des Zellkörpers der Hauptstrom in der Richtung der Eigenbewegung der Amöbe fließt, während an der Peripherie ein langsamerer Rückstrom erfolgt. Ist die Strömung an einzelnen Stellen der Plasmaoberfläche besonders stark, so entstehen Pseudopodien (SCHAEFFER). Diese amöboide Bewegung scheint nach den oben beschriebenen Modellversuchen leicht verständlich zu sein. Man braucht sich die Rolle der zugesetzten oberflächenspannungsvermindernden Substanz nur durch die lokale Produktion einer solchen Substanz bei der Stoffwechsellätigkeit der Zelle ersetzt zu denken, um die Bewegung auf Grund von Oberflächenspannungsdifferenzen verstehen zu können. Aber es sind anscheinend auch Quellungs- und Entquellungs Vorgänge beteiligt.

Die Beziehung zwischen dem Kolloidzustand des Plasmas und der *Lebhaftigkeit* der amöboiden Bewegung ist nicht geklärt. Es kommt jedenfalls nicht einfach auf die Höhe der Viskosität an. Unter dem Einfluß verflüssigender KCl-Lösungen erfolgt eine Verminderung der Bewegungstätigkeit und diese Hemmung bleibt aus, wenn die Verflüssigung durch hohe Wasserstoffionenkonzentration der KCl-Lösung verhindert wird (HEILBRUNN und DAUGHERTY); jedoch erscheinen die Dinge sofort komplizierter, wenn wir die Beobachtung berücksichtigen, daß in Gemischen von K und Ca bzw. Na und Ca bei verschiedenen  $p_H$ -Werten aber unveränderter Menge der anderen genannten Ionen zwei Maxima für die Bewegungsgeschwindigkeit bestehen, nämlich bei  $p_H$  6,2 und 7,5. Dazwischen, bei neutraler Reaktion, liegt ein Minimum. Dabei besteht aber nicht etwa auch eine zweigipflige Kurve im Kolloidzustand des Plasmas; der Solanteil wird vielmehr mit zunehmender Wasserstoffionenkonzentration immer größer, der Gelanteil immer kleiner. Die Wasserstoffionen wirken demnach in komplizierterer Weise auf die Bewegung ein.

Wenn also auch einerseits der Kolloidzustand des Plasmas für die Beweglichkeit und andererseits Oberflächenspannungen an der Entstehung der Bewegungen beteiligt sind, so müssen wir doch schließen, daß selbst bei diesen scheinbar so einfachen Bewegungen schon unübersichtliche physiologische Prozesse beteiligt sind.

**Kern- und Plastidenbewegungen.** Auch die Ortsbewegung und Formänderung von Kernen und Plastiden läßt sich nach den erwähnten Modellversuchen teilweise durch die Annahme von Oberflächenspannungsdifferenzen, die infolge der aus inneren Ursachen oder durch Reize bedingten Stoffwechselprozesse entstehen, verständlich machen.

Am häufigsten findet man *Formänderungen* der genannten Gebilde. Die nach einer Pilzinfektion eintretende lebhafte Stoffwechsellätigkeit kann zu Kernformänderungen führen. Auch die vielen tropistischen und nastischen Bewegungsvorgängen zugrunde liegenden Änderungen der Stoffwechsellätigkeit können solche Formänderungen bedingen. Beispielsweise

treten sie bei manchen Schließzellen im Zusammenhang mit den Spaltöffnungsbewegungen auf (Abb. 68). Ebenso in elektrisch oder mechanisch gereizten Zellen. In den epidermalen Blasenzellen von *Mesembryanthemum*

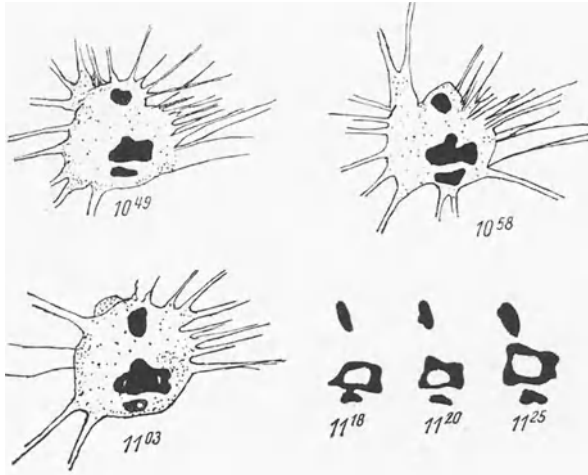


Abb. 88. Änderung der Form von Kern und Nukleolus in den Blasen-  
zellen der Epidermis von *Mesembryanthemum crystallinum*.  
Nach LINSBAUER.

*crystallinum* zeigen die Nukleoli solche amöboiden Gestaltsänderungen, die sogar bis zur Durchschnürung führen können (Abb. 88).

Entsprechende Formänderungen lassen sich an den Chloroplasten beobachten; diese sind bei den für die Assimilation optimalen Beleuchtungsverhältnissen zu meist flach scheibenförmig, unter ungünstigeren Bedingungen aber kugelig. Die großen Chromatophoren der Epidermis von *Selaginella serpens* liegen morgens napfförmig am

Grunde der Zelle, abends liegen sie kugelig der äußeren Zellmembran an (SUESSENGUTH; Abb. 89). Die Annahme eines Zusammenhangs mit geänderten Stoffwechselfähigkeiten und dementsprechend geänderten Oberflächenspannungen liegt ja in allen diesen Fällen nahe.

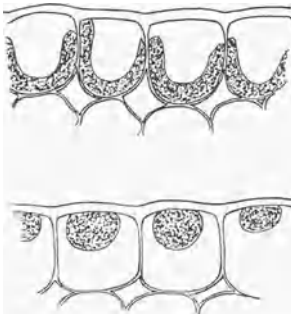


Abb. 89. Blattquerschnitt von *Selaginella serpens*. Oben morgens, unten abends. Phototaktische Verlagerung und Formänderung der Chromatophoren.

Kernwanderungen kommen in den Pflanzenzellen normalerweise etwa dann vor, wenn der Kern — wie schon früher erwähnt — sich zu den Orten besonders intensiver Lebenstätigkeit, etwa zu den Orten stärksten Zellwachstums begibt. Auch bei der Sporenbildung der Basidiomyceten finden Kernwanderungen statt; die Kerne wandern aus den Basidien durch die engen Sterigmen in die Sporen. Ferner treten Kernwanderungen als Reizwirkungen auf; dabei kann die Wanderung entweder innerhalb der Zelle (oft zur Wundseite hin) stattfinden oder sogar von einer Zelle zur anderen (MIEHE; LOOS).

Eine Chromatophorenwanderung erwähnten wir eben schon für *Selaginella*; sie kann aber bei anderen Pflanzen noch viel ausgeprägter sein. Beim Studium dieser Wanderungen hat man bisher das Hauptaugenmerk auf die auslösenden Reize und die Art der Reaktionen gerichtet, mit denen wir uns später befassen werden; hinsichtlich der Bewegungsmechanik sind wir aber über Vermutungen kaum hinausgekommen. Die Bewegungen können natürlich, ebenso wie übrigens auch die der Kerne, in vielen Fällen rein passiv sein, nämlich dann, wenn ein Mitreißen vom strömenden Plasma erfolgt. In anderen Fällen, und zwar namentlich bei den reizbedingten Bewegungen läßt sich aber deutlich beobachten, daß sich der in der Nähe der Chromatophoren bzw. des Zellkerns befind-

liche Zellinhalt nicht mitbewegt. Von den verschiedenen zur Erklärung der Bewegungsmechanik entwickelten Theorien ist keine experimentell gesichert worden. Am meisten hat wieder die Annahme für sich, daß Änderungen der Oberflächenspannung an der Grenzfläche zwischen sich bewegendem Kern bzw. Plastid und Plasma entscheidend sind. Wenn z. B. die Chromatophoren zur Lichtquelle wandern, so wäre das (nach den genannten Modellversuchen) möglich, indem die Chromatophoren unter dem Einfluß des Lichtes und demgemäß vorzugsweise an der dem Licht zugewandten Seite einen oberflächenaktiven, die Grenzflächenspannung Plastid/Plasma erniedrigenden Stoff bilden. Übrigens sind die hierbei beteiligten Prozesse an die Sauerstoffgegenwart gebunden (VOERKEL).

Noch größere Schwierigkeiten bereitet uns die Erklärung der im nächsten Abschnitt zu besprechenden Plasmaströmung in behäuteten Zellen. Daß Oberflächenspannungskräfte beteiligt sind, ist oft vermutet worden; und dafür spricht das Vorkommen aller Übergänge von der erwähnten amöboiden Bewegung bis zur Strömung in behäuteten Zellen. Als einen solchen Übergang darf man vielleicht schon die Strömung des Plasmas in den Plasmodien der Myxomyceten, also in dem durch Verschmelzung der Amöben entstandenen Vegetationskörper sehen. Das Binnenplasma strömt hierbei hin und her, bewegt sich dabei aber im ganzen allmählich zum Vorderende des Plasmodiums. Die Geschwindigkeit kann Bruchteile eines Millimeters, aber auch mehrere Millimeter je Minute erreichen; in den dickeren Strängen ist sie größer als in den zarteren.

### Literatur.

- BÜTSCHLI: Untersuchungen über mikroskopische Schäume. Leipzig 1892.  
 HEILBRUNN and DAUGHERTY: J. cellul. a. comp. Physiol. **4**, 505 (1934).  
 JENNINGS: J. of Mikrosk. **5**, 1597 (1932).  
 LIÉGEOIS: Arch. de Physiol. (I) **35**, 236 (1868). — LINSBAUER: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **141**, 1 (1932). — LOOS: Protoplasma (Berl.) **14**, 331 (1931).  
 MIEHE: Flora (Jena) **88**, 105 (1900).  
 PITTS and MAST: J. cellul. a. comp. Physiol. **4**, 435 (1934).  
 SCHAEFFER: Ameboid movement, 1920. — SPEK: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 8, S. 1. Berlin 1925. — STERN: Pflanzenthermodynamik. Berlin 1933. — SUESSENGUTH: Biol. Zbl. **43**, 123 (1923).  
 VOERKEL: Planta (Berl.) **21**, 156 (1934).

## IV. Mechanik der Plasmaströmung.

Das Plasma kann schon unter konstanten Außenbedingungen strömen; in vielen Fällen wird die Strömung aber erst durch Außenreize, namentlich durch chemische und Lichtreize ausgelöst; und die Wirkung dieser Reize, über die wir später zu sprechen haben werden, ist begreiflicherweise auch mit gutem Erfolg untersucht worden. Über die Mechanik der Strömung sind dabei kaum Anhaltspunkte gewonnen worden. Man darf auch wohl bezweifeln, daß sich alle Fälle strömenden Plasmas auf ein Schema zurückführen lassen, dazu ist schon das äußere Bild der Strömung viel zu mannigfaltig. Wir erwähnten bereits die Strömung in den Plasmodien der Myxomyceten. Weiterhin kennen wir zahlreiche Fälle strömenden Plasmas in behäuteten Zellen, von den Pilzen und Algen angefangen bis zu den Blütenpflanzen. Bei der Plasmaströmung in behäuteten Zellen unterscheiden wir, vielleicht zu einfach sehend, zwischen der Rotation des Plasmas, d. h. der Bewegung, die das Plasma mit



konstanter Geschwindigkeit in der Zelle herumführt, und der Zirkulation, bei der sich Richtung und Geschwindigkeit fortgesetzt ändern.

In den Plasmodien der Myxomyceten strömt ein körnerreiches Plasma innerhalb der Adern; die Richtung kann dabei oft wechseln. Die Bewegung spielt hier eine große Rolle für den Stofftransport innerhalb des Organismus. — Bei der Plasmaströmung in Pilzhypen liegen die Verhältnisse insofern noch ähnlich, als die Plasmaströmung oft von den älteren zu den jüngeren Teilen führt; denn die Querwände der Hypen haben in ihrer Mitte oft ein ziemlich weites Loch, durch das das Plasma und selbst Vakuolen leicht hindurchströmen können. Die Strömungsgeschwindigkeit beträgt bei den Pilzen etwa zwischen 10 und 50  $\mu$  je Sekunde (BULLER).

Bei der Strömung innerhalb einer Zelle der höheren Pflanzen ist es nicht sicher, ob sich wirklich in allen Fällen das ganze Plasma in Bewegung befindet, oder nur die mikroskopisch wahrnehmbaren Körnchen, aus deren Lageänderung wir ja überhaupt erst das Stattfinden einer Strömung des mikroskopisch homogenen Plasmas erschließen. Zu einem solchen Zweifel kann man beispielsweise beim Studium der Körnchenströmung in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* gelangen, weil sich hier einzelne Grana innerhalb ein und desselben Plasmastranges gegen den Strom der anderen bewegen können, oder sie sich gegenseitig überholen, ohne daß es immer möglich ist, in solchen Fällen eine Erklärung durch die Annahme der Zusammensetzung des Stranges aus feinen Teilsträngen mit verschiedener Strömungsrichtung vorzunehmen (BÜNNING). Auch die Beobachtung, daß Farbstoffausbreitungen innerhalb der Zelle oft gar nicht durch die Plasmaströmung beeinflußt werden (SCHUMACHER), spricht dafür, daß sich die Grundmasse des Plasmas in Ruhe befinden kann, während die Grana lebhaft Bewegung zeigen.

In solchen Fällen könnte man daran denken, daß die Bewegung auf einer Art Kataphorese der elektrisch geladenen Grana beruht. Elektrophoretische Umlagerungen von Plasmabestandteilen können auch experimentell leicht hervorgerufen werden; wir wissen zudem, daß selbst an der Einzelzelle polare elektrische Potentialdifferenzen bestehen können; und wenn sie in anderen Fällen durch die Ableitung mit zwei außen angelegten Elektroden nicht nachweisbar sind, so besagt das nichts über ihr Fehlen. Übrigens sprechen auch Beobachtungen an Myxomyceten für eine Beteiligung elektrischer Kräfte. In den Plasmodiensträngen von *Didymium nigripes* var. *xanthopus* ließen sich durch eingeführte Mikroelektroden Potentialdifferenzen nachweisen, deren Größe und Richtung der jeweiligen Größe und Richtung des Strömens entspricht; sie scheinen Ursache dieser Strömung zu sein, weil sich die Potentiale anscheinend vor der Plasmaströmung ändern. Die Strömung geht immer zur positiven Elektrode; und dem Vorwiegen der zur Front gerichteten Bewegung entspricht auch eine Positivität der Front (WATANABE).

Im Zusammenhang mit dieser Vorstellung ist es interessant, daß die Rotationsströmung in *Elodea*-Blattzellen, bei der sich eine innere Schicht des Plasmas gegen die ruhende äußere bewegt, durch ein homogenes Magnetfeld beeinflußt wird, und daher die Plasmabewegung möglicherweise als das Fließen eines Kreisstroms aufgefaßt werden kann (SSAWOSTIN). — Aber das sind vorläufig alles nur bescheidene Anknüpfungspunkte für die weitere Forschung.

Die Auffassung, daß die Plasmaströmung nicht auf einer Bewegung der Gesamtmasse des Plasmas beruht, läßt sich auch noch mit einer anderen hypothetischen Anschauung vereinbaren: Die Oberflächenspannung wird in kleinen Teilchen einseitig herabgesetzt

und dadurch eine Bewegung in der Richtung zur verminderten Spannung hervorgerufen. Die umgebende Flüssigkeit kann dabei mitgerissen werden [EWART; TIEGS; jedoch LINSBAUER (2)].

Bei *Chara* hat LINSBAUER die Strömungserscheinungen eingehend studiert. Das Außenplasma besitzt hier eine Schraubenstruktur, die sich in der Anordnung der Plastiden und gelegentlich auch in einer Membranstreifung äußert. Das Binnenplasma folgt in seiner Strömungsrichtung diesen Strukturen. LINSBAUER meint, die Wechselwirkung von Außen- und Binnenplasma sei für die Verursachung der Bewegungen entscheidend [LINSBAUER (1)]; das stimmt mit einer Beobachtung NÄGELIS überein: die Rotationsgeschwindigkeit nimmt gegen die Vakuole zu ab.

Es sei noch erwähnt, daß auch durch Plasmolyse isolierte Protoplasten, sowie kernlose Teile des Plasmas strömen können.

Unabhängig von der Frage nach den Ursachen der Plasmabewegung dürfte für deren Geschwindigkeit die Viskosität wichtig sein; denn die Strömung kann um so schwerer stattfinden, je zäher das Plasma ist, einerlei, ob sich die Grundmasse des Plasmas selber oder nur die Grana in ihr bewegen. Aber die Beeinflussung der Plasmaströmung durch äußere Faktoren, etwa die Beschleunigung durch hohe Temperatur, läßt sich doch nicht so einfach, wie man oft annahm, aus der Beeinflussung der Viskosität erklären (HILLE RIS LAMBERS). Bei *Nitella flexilis* (Internodialzellen) erreicht das Plasma ein Viskositätsmaximum, wenn die Temperatur 20—22° beträgt, dagegen nimmt die Strömungsgeschwindigkeit mit zunehmender Temperatur immer mehr zu.

Wenn auch die Mechanik der Strömungserscheinungen im Plasma ungeklärt ist, so steht es doch fest, daß die Strömung irgendwie an den energieliefernden Stoffwechsel der Zellen gebunden ist. Bei Sauerstoffmangel, z. B. in sauerstoffarmem Wasser, wird die Strömung (untersucht bei *Avena*-Koleoptilen) eingestellt, durch Neuzufuhr von Sauerstoff wieder eingeleitet (ROMIJN). So kann auch die Temperaturabhängigkeit der Strömungsgeschwindigkeit besser verstanden werden als etwa durch die Annahme eines Einflusses auf dem Wege über die Viskositätsänderung; die Temperatur beschleunigt die für die Ermöglichung der Plasmaströmung notwendigen Stoffwechselprozesse. Ob diese Vorgänge in der Atmung selber bestehen, läßt sich noch nicht sicher sagen, jedoch ist das sehr wahrscheinlich, da für die Strömung auch Zucker notwendig ist (SWEENEY und THIMANN).

Übrigens wird die Strömungsgeschwindigkeit in der *Avena*-Koleoptile bei hoher Temperatur offenbar durch die Sauerstoffzufuhr, also durch einen Diffusionsprozeß begrenzt, so daß dann der für Diffusionsvorgänge charakteristische niedrige Temperaturkoeffizient ( $Q_5$  etwa 1,05) gültig ist; während bei niedriger Temperatur, bei der die Sauerstoffzufuhr wegen des dann langsameren Stoffwechsels noch nicht zum begrenzenden Faktor geworden ist, eine starke Temperaturabhängigkeit besteht, so wie sie für chemische Reaktionen, also etwa für Atmungsvorgänge charakteristisch ist ( $Q_5 = 1,33$ ) (BOTTELLIER; EYMERS und BOTTELLIER). Eine solche Temperaturabhängigkeit der physiologischen Temperaturkoeffizienten ist auch sonst oft gefunden worden; sehr häufig wird oberhalb einer kritischen Temperatur ein Diffusionsprozeß (Zuleitung der reagierenden Stoffe oder auch Ableitung der Reaktionsprodukte) zum begrenzenden Faktor, während diese Prozesse im Vergleich zu den chemischen Reaktionen selber bei niedriger Temperatur noch so schnell verlaufen, daß hier die chemische Reaktion begrenzend wirkt.

Anhangsweise sei hier noch kurz auf einige Bewegungsweisen niederer Algen hingewiesen. Die Kriechbewegungen der Diatomeen hängen wohl mit Plasmaströmungen zusammen. Das Plasma kommuniziert durch die Raphe mit dem umgebenden Medium, und erzeugt durch seine Strömung in diesem Medium Flüssigkeitsströme, die mit suspendierten Tusche- partikelchen nachweisbar sind, und die Zelle vorantreiben. — Viel einfacher ist die manchen Desmidiaceen zukommende Bewegungsart: Durch Poren wird Schleim abgesondert und so ein Fortstoßen von der

Unterlage, an der der Schleim haftet, erreicht. Die abgeschiedene Gallerte läßt sich durch Tuscheaufschwemmungen nachweisen.

### Literatur.

- BOTTELLIER: Rec. Trav. bot. néerl. **32**, 287 (1935). — BÜNNING: Z. Mikroskop. **52**, 166 (1935). — BULLER: Researches on Fungi, Vol. V. London 1933.  
 EWART: On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants. Oxford 1903. — EYMERS en BOTTELLIER: Proc. Akad. Wetensch. Amsterd. **40**, 589 (1937).  
 HILLE RIS LAMBERS: Temperatuur en Protoplasmastrooming. Utrecht 1926.  
 LINSBAUER: (1) Protoplasma (Berl.) **5**, 563 (1929). — (2) Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **141**, 1 (1932).  
 ROMIJN: Proc. Akad. Wetensch. Amsterd. **34**, 289 (1931).  
 SCHUMACHER: Jb. Bot. **82**, 507 (1936). — SSAWOSTIN: Planta (Berl.) **11**, 683 (1930). —  
 SWEENEY and THIMANN: J. gen. Physiol. **21**, 439 (1938).  
 TIEGS: Protoplasma (Berl.) **4**, 88 (1928).  
 WATANABE: Bot. Mag. (Tokyo) **51**, 337 (1937).

## V. Bewegungen durch negative Wandspannungen.

**Vorkommen und Entstehung.** Die große Rolle der pflanzlichen Zellwand und ihrer Fähigkeit, sich elastisch spannen zu lassen, lernten wir schon bei den Turgorbewegungen kennen, bei denen die Energie der

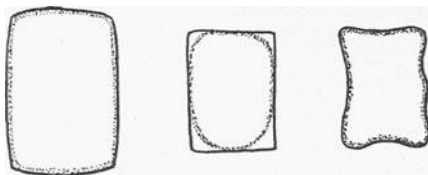


Abb. 90. Schema. Links eine turgeszente Zelle („positiv gespannte“ Wand); in der Mitte eine Zelle mit (z. B. infolge Plasmolyse) entspannter Zellwand; rechts eine Zelle mit nach innen gespannter Zellwand („negative Spannung“), z. B. erreichbar beim Welken der lebenden Zelle, durch aktive Wasserausscheidung seitens der lebenden Zelle aber auch durch Verdunstung von Wasser aus einer toten Zelle, solange die Kohäsion im Wassertropfen bzw. seine Adhäsion an der Wand nicht überwunden werden.

elastisch gespannten Wand ausgenutzt wird. Während es sich hierbei um den Ausgleich „positiver“ Wandspannungen handelt, gibt es andere Bewegungstypen, bei denen gerade „negativ“ gespannte, d. h. über die elastische Gleichgewichtslage hinaus nach innen, zum Zentrum der Zelle hinein elastisch gespannte bzw. deformierte Wände wichtig sind (Abb. 90). Dabei kann sowohl das negative *Spannen* selber (analog zur Bewegung durch positives Spannen, also durch Turgorerhöhung), als auch der Ausgleich der entstandenen Spannungen (analog zur Bewegung durch Entspannung positiv gespannter Wände) zu Bewegungen führen. Ganz entsprechend den Bewegungen durch positives Spannen und Entspannen verlaufen die Bewegungen stets langsam, wenn sie auf dem Spannvorgang, dagegen in einigen Fällen schnell, wenn sie auf dem Ausgleich der Spannungen beruhen. — Einen Übergang zwischen den Bewegungen durch positive und negative Wandspannung stellen eigentlich die S. 91 besprochenen durch Deformierung der Zellen (bzw. durch Deformationsausgleich) entstehenden Bewegungen dar; denn hierbei sind ja Zellen wichtig, deren Wände in einzelnen Teilen positiv, in anderen Teilen negativ gespannt sind.

Das Auftreten negativer Wandspannungen ist keine Seltenheit; es bedarf nur ebenso wie bei den vorher besprochenen Turgorbewegungen besonderer anatomischer Voraussetzungen, wenn auch Bewegungen möglich sein sollen. — Schon Untersuchungen über die osmotischen Zustandsgrößen deuten auf das Vorkommen negativer Spannungen. Mißt man die Saugkraft einer Zelle durch Vergleichung mit einer bekannten Saugkraft (also durch Übertragung in eine bekannte Lösung bzw. in Luft

bekannter Feuchtigkeit), so erhält man sehr häufig größere Beträge als nach den kryoskopisch gemessenen osmotischen Werten zu erwarten ist, obwohl doch gemäß der Gleichung  $S_z = S_I - W S_z$  in der Regel kleiner sein sollte als  $S_I$ , da man durchweg mit positiven Wandspannungen rechnet. Die Differenzen erklären sich zum Teil aus methodischen Schwierigkeiten, die namentlich die Genauigkeit der Saugkraftmessungen beeinträchtigen. Zum Teil können sich die Abweichungen auch aus der Mitwirkung anderer Kräfte als der osmotischen im engeren Sinne erklären (z. B. aus der Teilnahme elektrischer Kräfte). Nicht zuletzt wird aber das Vorhandensein negativ gespannter Wände Schuld sein. Einige an Fichtennadeln gewonnene Zahlen können das Auftreten negativer Spannungen bei zunehmendem Wasserverlust zeigen (CHU).

Für leicht austrocknende Kleinepiphyten hat RENNER (2) auf das Vorkommen negativer Wandspannungen hingewiesen.

Die negative Wandspannung kann vital, durch aktive, unter Aufwand von Atmungsenergie vollzogene Wassersekretion be-

dingt sein, häufiger aber leistet so wie in den eben genannten Beispielen das zur Verdunstung führende Saugkraftgefälle zwischen der lebenden Zelle und ihrer Umgebung diese Arbeit. Die Möglichkeit des negativen Spannens der Wand ist dabei allerdings an die Voraussetzung geknüpft, daß nicht statt des verschwindenden Wassers Luft in die Zellen eintritt. Durch die Adhäsion des Inhalts an der Wand sowie durch die Kohäsionskräfte, die den lebenden oder toten Inhaltstropfen selber zusammenhalten, wird der Eintritt von Luft in der Tat mehr oder weniger verhindert. Man spricht daher bei den durch negative Wandspannungen entstandenen Bewegungen auch von *Kohäsionsbewegungen*. Ob dabei, wenn schließlich doch Luft eindringt, zunächst die Adhäsion an der Wand oder die Kohäsion des Flüssigkeitstropfens überwunden wird, läßt sich nicht generell entscheiden.

**Mechanismen mit passiver Wasserabgabe.** Wir betrachten nun zunächst einige Fälle, in denen mit toten Zellen durch negatives Spannen und gegebenenfalls bei dem unter Lufteintritt erfolgenden plötzlichen Entspannen Bewegungen vollführt werden. Das schönste Beispiel bilden die Sporangien der Polypodiaceen. Die Zellen der (einschichtigen) Wandung dieser Sporangien sind dünnwandig; eine Ausnahme bilden nur die des Annulus, der die Rückseite des Sporangiums ganz umfaßt und auf der Vorderseite oberhalb der durch das Vorhandensein leicht verquellbarer Wände ausgezeichneten präformierten Öffnungsstelle, des Stomiums, endet. Die Zellen des Annulus haben verdickte Innen- und Radialwände, aber ganz dünne und elastische Außenwände. Während der Reifung des Sporangiums verdunstet das Füllwasser aus den toten Annuluszellen. Dabei wird die dünne Außenwand nach innen gezogen und ihr, sowie den kräftigen Radialwänden, die sich einander nähern, eine Spannung erteilt. Die Spannung ist so stark, daß sich die Zellen des Stomiums voneinander trennen und die weiter zurückliegenden Zellen der Wandung zerrissen werden. Der Annulus krümmt sich immer weiter nach hinten bis schließlich die Kohäsion des Füllwassers bzw. seine Adhäsion an der Wand überwunden wird, Luft in die Zellen eintritt und die Spannungen sich ausgleichen; die alte Lage des Annulus wird durch eine Schnell-

Wasserverlust gegenüber dem Frischgewicht	Saugkraft	Osmotischer Wert	Wanddruck
%	Atm.	Atm.	Atm.
0	18,8	25,5	+ 6,7
15,5	42,5	32,1	- 10,7
33,8	< 256	45,2	-210

bewegung wieder erreicht und die Sporen fortgeschleudert. Der Vorgang läßt sich natürlich nach dem Vertreiben der Luft aus den Annuluszellen beliebig oft wiederholen [RENNER (1); URSPRUNG]. — Das negative Spannen erklärt hier also die Öffnungsbewegung des Sporangiums; die Entspannung erklärt die Rückbewegung und Sporenausschleuderung.

Eine Sporangienöffnung durch negatives Spannen der Wand toter Zellen findet sich bei den verschiedensten Pteridophyten, bei den Mikrosporangien (Antheren) der Blütenpflanzen und bei Lebermoosporogonen. Die Sporenausschleuderung fehlt aber in den meisten Fällen. Beispielsweise finden sich in der Sporangienwand von *Equisetum* Verdickungsbänder, die Spiralen, Teile von Spiralen, Ringe oder Teile von Ringen darstellen; die übrigen Teile der Membran sind dünn. Beim Eintrocknen wölben sich die dünnen Membranteile nach innen, die Verdickungsleisten verringern ihre Abstände, die Zellen verkürzen sich also. Nun sind die Zellen auf der vom Stiel abgewandten Seite längsgestreckt, auf der Gegenseite aber quer gestreckt, so daß hier eine Querkontraktion, dort eine Längskontraktion eintritt. Die so eintretende Spannung führt zu einem Längsriß auf der dem Stiel zugekehrten Seite.

Die Antherenwandung der Angiospermen besteht bekanntlich aus drei Schichten, der Epidermis („Exothecium“), dem mit Verdickungsleisten ausgestatteten Endothecium, und der zuinnerst liegenden, in den reifen Antheren schon zerstörten Tapetenschicht. Im Endothecium (das übrigens auch aus mehreren Zellschichten aufgebaut sein kann) finden wir bei den einzelnen Gattungen die verschiedensten Arten von Verdickungen, die aber immer so angeordnet sind, daß beim Austrocknen Zelldeformationen entstehen, die eine Spannung bedingen, welche an präformierten Rißstellen zur Öffnung der Anthere führt.

Es lohnt sich noch, auf die bei mehreren Laubmoosen, Myxomyceten und Pilzen vorkommenden Elateren hinzuweisen, da manche von ihnen als Schleuderorgane zum Verbreiten der Sporen, oder doch als Organe zur Auflockerung der Sporenmasse dienen, und dabei gelegentlich wieder — analog zum Verhalten des Polypodiaceen-Annulus — die Entspannung negativ gespannter Wände ausgenutzt wird. Die langgestreckten Elateren haben bei den Lebermoosen zarte Seitenwände, im Innern befinden sich eine oder mehrere spiralförmige Verdickungen. Die Elateren sind im reifen Zustand abgestorben und enthalten Wasser. Bei der Kohäsionsspannung werden die zarten Wände eingestülpt, die Versteifungen einander genähert und gespannt (wie eine Stahlfeder!). Reichen Kohäsion bzw. Adhäsion des Füllwassers nicht mehr aus, so wird die Spannung plötzlich unter lebhafter Bewegung der Elateren, die oftmals sogar in einem Fortspringen von der Unterlage besteht, ausgeglichen (v. GUTTENBERG).

Zu den Kohäsionsbewegungen gehören unter anderem auch manche Blattbewegungen (Involukrallblätter von Kompositen, Moos- und Farnblätter, Gräser u. a.); aber dabei sind durchweg auch Quellvorgänge beteiligt, treten oft sogar in den Vordergrund. Überhaupt wirken auch schon bei den bisher besprochenen Kohäsionsbewegungen Quellungen und Entquellungen oft maßgeblich mit und können beispielsweise bei Elaterenbewegungen wichtiger sein, als die Membraneinstülpungen und deren Ausgleich. Uns brauchen hier die zahlreichen Einzelfälle nicht zu beschäftigen, da sie mehr von anatomischem als physiologischem Interesse sind (v. GUTTENBERG). Ebenso braucht es uns hier nicht weiter zu interessieren, daß Kohäsionsbewegungen mit passiver Wasserabgabe

auch an lebenden Zellen möglich sind, und dann natürlich noch mehr Faktoren zusammen wirken können.

**Mechanismen mit aktiver Wasserabgabe.** Dagegen verdient hier noch ein Sonderfall, die Schluckbewegung der *Utricularia*-Blase, besondere Beachtung. Die Blase kann durch eine Klappe fest verschlossen werden. Nach dem Verschließen wird die aus lebenden Zellen bestehende Wandung, die sich zuvor natürlich in der elastischen Gleichgewichtslage befand, und dabei nach außen gewölbt war, nach innen gezogen, also gespannt. Das wird erreicht, indem ein großer Teil des Füllwassers aus der Blase entfernt wird. Dabei ist eine aktive Tätigkeit der auf der Innenseite der Wandung befindlichen Saughaare entscheidend. Wird nun die Klappe oder eine ihrer Borsten leicht berührt (etwa durch ein kleines Wassertier), so erfolgt eine geringe Öffnung, jetzt kann sich die Wandspannung

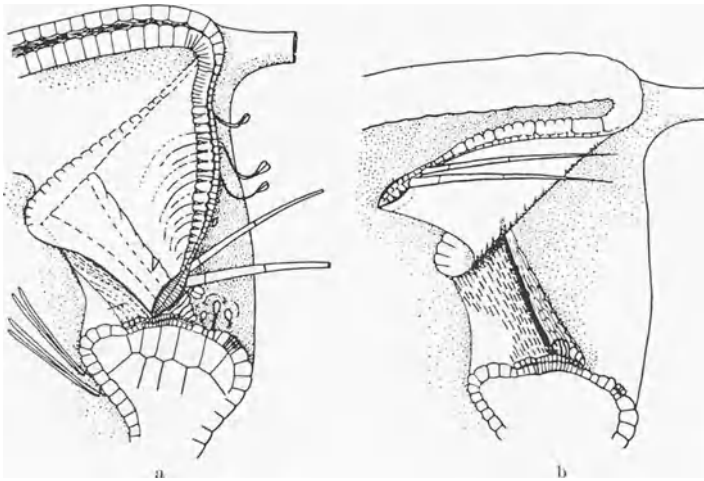


Abb. 91a und b. Aus der Fangblase von *Utricularia intermedia*. Die Klappe ist in geschlossener (a) und in geöffneter Lage (b) dargestellt. Nach LLOYD.

sofort ausgleichen, es wird Wasser, und damit das in der Nähe befindliche Tierchen aufgesogen und nach erneutem Klappenverschluß im Blaseninnern verdaut (LLOYD; CZAJA) (Abb. 91). In diesem Fall erfolgt also nicht wie bei den bisher betrachteten Kohäsionsbewegungen eine Verdunstung des Wassers, sondern seine aktive Resorption. Man meinte nun zunächst, das resorbierte Wasser werde in die übrigen Teile der Pflanze geleitet. Jedoch stellte es sich heraus, daß auch die von der Pflanze abgetrennten Blasen noch in der Lage sind, ihre Wand zu spannen; sie scheiden dabei die Flüssigkeit durch die Blasenwandung hindurch an die Umgebung ab (NOLD). Der ganze Prozeß der Wasserexkretion dauert mehrere Stunden. Dabei verliert das Blaseninnere dann 40% seines Wassers und übrigens auch einen Teil der darin gelösten Salze. Interessanterweise konnten zwischen den vierstrahligen Haaren im Blaseninnern und der Außenseite der Wandung elektrische Potentialdifferenzen von 40—50 mV gemessen werden, wobei die Außenseite negativ ist. Vielleicht ist diese Potentialdifferenz für den aktiven Wassertransport durch die Wandung verantwortlich. Natürlich würde dieser Vorgang dann auf die Atmung angewiesen sein, die das Potential herstellt und immer wieder regeneriert, da es ja bei der Arbeitsleistung aufgezehrt wird.

## Literatur.

- CZAJA: Z. Bot. **14**, 705 (1922). — CHU: Flora (Jena) **130**, 384 (1936).  
 GUTTENBERG, v.: Die Bewegungsgewebe. Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. V. 1926.  
 LLOYD: Trans. roy. Soc. Canada **27** (1933).  
 NOLD: Beih. Bot. Zbl. A **52**, 415 (1935).  
 RENNER: (1) Jb. Bot. **56**, 617 (1915). — (2) Planta (Berl.) **18**, 215 (1933).  
 URSPRUNG: Ber. dtsh. bot. Ges. **33**, 112, 153 (1915).

## VI. Quellungsbewegungen.

Es wurde schon erwähnt, daß bei den zumeist mit Hilfe toter Zellen vollzogenen Kohäsionsbewegungen auch Quellungen und Entquellungen der Membranen beteiligt sein können. In anderen Fällen beruhen die

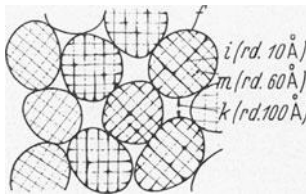


Abb. 92. Submikroskopische Faserstruktur im Querschnittsbild. *m* Mizellarstränge, *k* kapillare Intermizelargänge; für die Quellung ist die Wassereinlagerung in die Spalträume *i* entscheidend. Nach FREY-WYSSLING.

wichtiger biologischer Vorgänge. Man braucht nur an das Öffnen (meist bei trockener Luft) und Schließen (bei feuchter Luft) mancher Samenkapseln, an die Peristombewegungen der

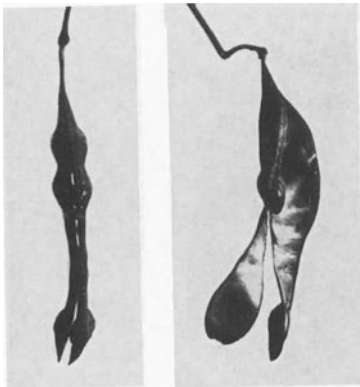


Abb. 93. Hülse von *Cytisus Laburnum*. Links in feuchtem Zustand, rechts (dieselbe Hülse) in trockenem Zustand. Zur Erklärung dieser Quellungsbewegung vergleiche das Schema Abb. 96.

Bewegungen nur auf solchen Quellungsprozessen. Die verschiedenen Bewegungsmöglichkeiten entstehen dann durch verschieden starke Quellbarkeit verschiedener Teile bzw. durch unterschiedliche Dehnung oder Verkürzung bei Quellung und Entquellung. Dabei ist für die Quellung die Zufuhr liquiden Wassers nicht erforderlich; im allgemeinen handelt es sich nur um Quellungen und Entquellungen durch Erhöhung oder Verminderung der Luftfeuchtigkeit, also um hygroskopische Bewegungen. Solche hygroskopische Bewegungen sind bei den Pflanzen weit verbreitet und stehen oft im Dienst

Man braucht nur an das Öffnen (meist bei trockener Luft) und Schließen (bei feuchter Luft) mancher Samenkapseln, an die Peristombewegungen der Laubmoose oder an die Torsionen der Papilionaceenfruchtblätter zu erinnern.

Die Membranquellung beruht auf der Einlagerung von Wasser in die intermizellaren Räume. Dafür sind nicht die weitesten, oft mehr als 100 Å breiten Räume entscheidend (das Vorhandensein so weiter Räume läßt sich durch röntgenometrische Ausmessung eingelagerter Gold- und Silberteilechen nachweisen); vielmehr wird die starke Quellung erst durch die Wassereinlagerung in etwa 10 Å weite, zahlreich vorhandene intermizellare Spalträume möglich, die sich zwischen den einzelnen, wieder zu größeren faserigen Verbänden zusammengefaßten kristallinen Zellulosestäbchen befinden (Abb. 92) (FREY-WYSSLING). Die Zellulosestäbchen entfernen sich dabei voneinander. Die

Ausdehnung der Membran wird naturgemäß senkrecht zur Längsrichtung der Gerüstbalken am stärksten sein, da den intermizellaren Räumen in dieser Richtung ja ein viel größerer Anteil an der Gesamtdimension zukommt als in der Längsrichtung. Liegen nun zwei Membranen oder zwei Zellschichten aufeinander, in denen die Orientierung der Balken des

Mizellgerüsten nicht übereinstimmt, so muß es bei der Quellung bzw. Entquellung zur unterschiedlichen Längenänderung der beiden Anteile kommen; dadurch entsteht eine Krümmung, deren Art davon abhängt, wie die beiden Richtungen der Zellulosestäbchen zueinander orientiert sind. Anatomische Einzelheiten sollen uns hier nicht beschäftigen. Das Prinzipielle ergibt sich aus den Abb. 93—96 (nähere Angaben bei v. GUTTENBERG und STEINBRINCK).

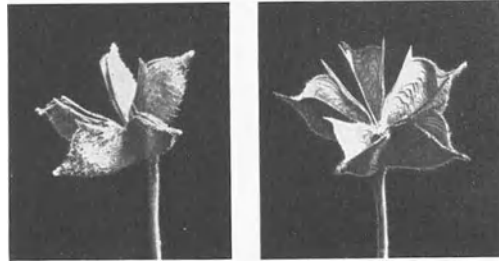


Abb. 94. Frucht von *Dictamnus albus*. Links in feuchtem Zustand, geschlossen; rechts in trockenem Zustand, geöffnet. Zur Erklärung dieser Fruchtblattbewegungen vergleiche das Schema Abb. 95.

Übrigens gibt es auch Fälle, in denen die Membranquellung nicht durch einen Wechsel der Luftfeuchtigkeit, sondern durch Abgabe von Flüssigkeiten oder von Salzen beeinflusst wird. So sind alle Bewegungen, die auf der Flüssigkeitsabscheidung aus der Zelle beruhen, also einige der Turgorbewegungen, notwendig gleichzeitig mit Membranquellungen verbunden. Jedoch sind diese Quellungen dann für die Bewegung natürlich nur von sehr untergeordneter Bedeutung. Ebenso ist es meist von untergeordneter Bedeutung, daß die Zelle Salze abgibt, und dadurch die Quellbarkeit der Membran beeinflusst, also bedingt, daß bei unveränderter Luftfeuchtigkeit ein größerer oder kleinerer absoluter Wassergehalt zur Herstellung des Gleichgewichts erforderlich ist. Für einige Bewegungsvorgänge jedoch scheint eine derartige Quellungsbeeinflussung der Membranen durch Salze entscheidend zu sein. So liegt es anscheinend bei manchen reizbedingten Torsionen. Derartige Torsionen treten beispielsweise infolge geischer (d. h. schwerkraftbedingter) Reizung an den verschiedensten Stengelorganen auf. Sie beruhen nicht, wie man zunächst annahm, auf einem zur schiefen Richtung abgelenkten Wachstum. Vielmehr sind sie auch noch bei völliger Sistierung des Wachstums, also etwa nach Entfernung der Wuchsstoffreserven, möglich (STAUB). Ebenso wie durch den geischen Reiz kann die Torsion auch durch Änderung der Luftfeuchtigkeit erreicht werden; sie beruht also offenbar auf erhöhter Membranquellung (vergleichbar mit der Torsion der Schafdarmsaite im „Wetterhäuschen“). Wie hier durch einen Reiz die Quellungs-



Abb. 95. Schema zur Erklärung der hyroskopischen Bewegungen, die in einer Einrollung bestehen. Die Fasern verlaufen auf der einen Seite parallel, auf der anderen Seite senkrecht zur Längsachse des Gewebestreifens.

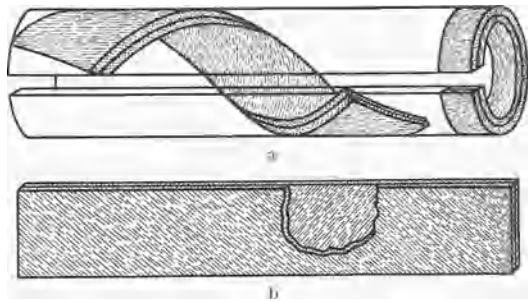


Abb. 96 a und b. Schema zur Erklärung von hyroskopischen Bewegungen, die in Torsionen bestehen, in b ist ein Gewebestreifen (etwa aus einem Leguminosenfruchtblatt) mit schräg zur Längsachse und auf beiden Seiten senkrecht zueinander verlaufender Faserrichtung dargestellt. Von der einen Seite wurde ein Stück herausgenommen, um den Verlauf der Fasern auf der Gegenseite zu zeigen. Daß sich ein so gebauter Gewebestreifen bei der Wasseraufnahme tordieren muß, geht aus der Betrachtung von a hervor: man kann den Gewebestreifen als Ausschnitt aus einem Stück gleicher Beschaffenheit wie in Abb. 95, jedoch größerer Länge, betrachten.

Wie hier durch einen Reiz die Quellungs-



änderung zustande kommt, ist noch nicht geklärt; vielleicht handelt es sich um eine direkt durch Einwirkung der Schwerkraft bedingte Ionenverschiebung innerhalb der Membran. Wahrscheinlicher ist aber wohl, daß die Lebenstätigkeit der Zelle im Spiel ist.

### Literatur.

FREY-WYSSLING: Ber. dtsch. bot. Ges. **55**, 119 (1937).

GUTTENBERG, v.: Die Bewegungsgewebe. Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. V. 1926.

STAUB: Ber. schweiz. bot. Ges. **43**, 191 (1934). — STEINBRINCK: Zahlreiche Arbeiten seit 1873, zit. bei v. GUTTENBERG.

### Dritter Teil.

## Physiologie der Reizwirkungen.

### I. Grundprobleme der Reizwirkungen.

#### 1. Reiz und Reizaufnahme.

Wir haben schon den Unterschied eines Organismus, der keine äußeren Aktionen zeigt, aber doch unmittelbar funktionsbereit ist, einerseits und eines ruhenden, nicht funktionsbereiten, andererseits kennengelernt. In beiden Fällen herrschen in der Zelle physikalische und chemische Ungleichgewichte, die zum Ausgleich streben und in beiden Fällen finden gegenläufige Prozesse statt, die die arbeitsfähigen Potentiale unter Energieaufwand, mit Hilfe der Erhaltungsaufnahme, immer wieder herstellen, sie also — äußerlich gesehen — erhalten. Die Erhaltungsprozesse verlaufen vermöge einer physiologischen Regulation immer gerade in der Intensität, die der Lebhaftigkeit jener zerstörenden, also der Niedrigkeit des Widerstandes gegen den Potentialausgleich, entspricht.

Die zerstörenden Prozesse bestehen unter anderem im Ausgleich von Konzentrationsgefällen durch Diffusion, in der Koagulation von Kolloiden, in chemischen Reaktionen; die restituierenden bzw. erhaltenden stellen die durch jene beeinträchtigte intrazelluläre Ordnung wieder her.

Hinsichtlich des Verhaltens zu äußeren Einflüssen unterscheiden sich nun die ruhende und die unmittelbar funktionsbereite Zelle darin, daß sich die Widerstände gegen den Potentialausgleich in jenen (wo sie also hoch sind) nur schwer vermindern lassen, in diesen (wo sie also niedrig sind) aber leicht. Dabei können die äußeren Einflüsse das genannte dynamische Gleichgewicht stören. Verminderung des Reaktionswiderstandes durch einen äußeren Eingriff bedeutet ja, daß der Potentialausgleich beschleunigt wird. Die Selbstregulation der Zelle arbeitet nicht so schnell, die restituierenden Prozesse werden also vorübergehend zu schwach sein. So kommt es zu einer merklichen Aktion der Zelle. Den Faktor, der den Potentialausgleich durch Widerstandsverminderung oder — biologischer gesprochen — die Potenzentfaltung durch Beseitigung einer Hemmung beschleunigt, bezeichnen wir als einen Reiz. Das Wesen des Reizes läßt sich durch Beispiele aus dem Anorganischen leicht anschaulich machen. Der mechanische Druck auf den Lichtschalter ist einem Reiz analog;

die — mechanisch bedingte — Verschiebung eines Metallstückes im Schalter (das schließlich die leitende Verbindung herstellt, also den Widerstand herabsetzt) einem Reizaufnahmeprozess. Das Fließen des elektrischen Stroms stellt den Potentialausgleich dar, der dann die weiteren Folgereaktionen nach sich zieht. Andere einfache Modelle können das Wesen eines andersartigen Reizaufnahmeprozesses veranschaulichen, der umgekehrt durch einen Entzug von Energie bewirkt wird. Wir brauchen uns nur eine Einrichtung zu denken, bei der das Loslassen eines Schaltknopfes den elektrischen Stromkreis öffnet, weil der Schaltknopf mit einer Feder verbunden ist. In diesem Fall wird auch die Energie des „Reizaufnahmeprozesses“ vom System selber geliefert.

So kann auch im Organismus Zufuhr oder Entzug von Energie Reizaufnahmeprozesse verursachen, die ihrerseits energetische Potentiale (bzw. Potenzen) der Zelle zum Ausgleich (bzw. zur Entfaltung) bringen. In den häufigsten Fällen besteht der Reiz allerdings in der *Zufuhr* einer geringen Energiemenge; der *Reizaufnahmeprozess* ist dann hinsichtlich seiner Stärke von der zugeführten Energiemenge abhängig. Darum muß nicht notwendig auch die *Reaktion* eine Funktion der Reizstärke sein; sie ist es ja auch schon im Vergleichsbeispiel der Lichteinschaltung nicht. Oft gilt die Regel, daß ein Reiz entweder überhaupt keine Reaktion bedingt oder die maximal mögliche: Alles-oder-Nichts-Reaktionen. Es gibt aber auch zahlreiche Fälle, in denen die Reaktion eine Funktion der Reizstärke ist (analoges Beispiel aus dem Anorganischen: Einschaltung des Lichts durch *allmähliche* Widerstandsverminderung; je mehr der Schalter gehoben wird, um so heller leuchtet die Lampe); die Reaktion bleibt natürlich trotzdem ein Auslösungsprozeß.

Die durch den Reiz ausgelöste Aktion kann äußerlich sichtbar sein, also z. B. in Bewegungen, in Wachstums- und Turgorbeeinflussungen bestehen. Sind die Wachstumsbeeinflussungen komplizierter Natur, so daß sich die Form der Pflanze tiefgreifend ändert, so sprechen wir von formativen Reizwirkungen. Die äußerlich sichtbaren Reaktionen entstehen zumeist auf dem Wege über vorhergehende plasmatische Aktionen, die man wenigstens zum Teil als Erregungsvorgänge zu bezeichnen pflegt, wenn man diesen Ausdruck nicht für bestimmt geartete plasmatische Aktionen reservieren will. In einigen Fällen können die Bewegungsreaktionen aber auch ohne vorhergehende plasmatische Aktionen ausgelöst werden. Wir haben dafür schon Beispiele kennengelernt: Auslösung der Schluckbewegung bei der *Utricularia*-Blase, der Schnellbewegung der Urticaceenstaubfäden, der Inhaltsausspritzung bei den Spritzgurken.

## 2. Die plasmatischen Aktionen, speziell der Erregungsvorgang im engeren Sinne.

**Alles-oder-Nichts-Erregung** [UMRATH (2); BÜNNING; LILLIE]. Wenn auch die verschiedenen Reizarten auf ganz verschiedenen Wegen zu plasmatischen Aktionen führen, so sind diese Plasmavorgänge selber, oder doch ein großer Teil von ihnen, einander oft recht ähnlich. Es gibt im Plasma der verschiedensten Tiere und Pflanzen, möglicherweise sogar bei allen, *ein charakteristisches System, das sich durch besonders hohe Labilität auszeichnet*, so daß es an sehr vielen reizbedingten Plasmaaktionen beteiligt ist und vielfach stark in den Vordergrund tritt. Die Veränderung, die durch die Beeinflussung dieses labilen Systems hervor-

gerufen wird, bezeichnen wir als einen *Erregungsvorgang im engeren Sinne*. Diesen Vorgang gesondert zu behandeln, ist durchaus berechtigt, weil er bei den verschiedensten Organismen in ganz typischer Form wiederkehrt, wenn er auch in Sonderfällen, namentlich in den Nerven der Tiere, eine besonders gute Ausbildung erfahren hat. Die Labilität dieses hoch empfindlichen Systems ist offenbar physikalischer Natur, vielleicht handelt es sich um ein seinen Zustand leicht änderndes Kolloidsystem. Durch die verschiedensten physikalischen und chemischen Reize, also durch Vermittlung der verschiedensten Reizaufnahmeporgänge, wird dieses labile System zum Zerfall veranlaßt, und zwar ist der Zerfall innerhalb einer Zelle entweder vollständig oder er tritt überhaupt nicht ein; d. h. die Erregung verläuft nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz. Daraus folgt, daß gleich nach einem wirksamen Reiz ein zweiter völlig unwirksam ist;

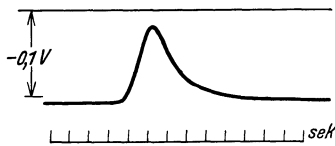


Abb. 97. Aktionsstrom von *Nitella*. Zur Ableitung des Aktionsstroms wurde eine Elektrode ins Plasma eingestochen, gemessen wurde das Potential zwischen dieser eingestochenen und der zweiten außerhalb der Zelle verbleibenden. Angegeben ist das Vorzeichen der eingestochenen Elektrode, daher besteht der Aktionsstrom in einer Positivitätswelle. Der linke (horizontale) Teil der Kurve zeigt das normale Plasmalemma-potential (etwas mehr als  $-0,1$  Volt). Sofort nach der Reizung beginnt die Positivierung, also die Verringerung des Plasmalemma-potentials (Annäherung der Kurve an die obere Horizontallinie, d. h. an das Potential Null); dann beginnt wieder eine Annäherung an das normale Plasmalemma-potential, Zeitmarken in Sekunden. Nach UMRATH.

das labile System ist ja vernichtet und muß erst durch einen allmählich wirksam werden- den Restitutionsprozeß regeneriert werden. Es besteht also ein *Refraktärstadium*, das zunächst absolut ist. Erst einige Zeit später ist das labile System soweit regeneriert, daß wenigstens wieder eine geringe Erregung möglich ist; das Refraktärstadium ist nur noch ein relatives. Es bedarf dann noch einer weiteren Fortdauer der Restitution bis auch dieses relative Refraktärstadium überwunden und die ursprüngliche hohe Erregbarkeit wieder erreicht ist. Typisch für diese Erregungsvorgänge im engeren Sinne ist fernerhin das Auftreten eines *Aktionsstroms*, also einer elektrischen Potentialänderung.

Reizen wir z. B. eine *Nitella*-Internodialzelle (die wegen ihrer erheblichen Größe gern benutzt wird) mechanisch, elektrisch oder chemisch, so finden wir bei ausreichender Reizintensität, daß innerhalb von etwa 0,1 Sekunden (Latenzzeit) eine elektrische Negativierung beginnt, die nach 1—2 Sekunden ihr Maximum erreicht hat; die gereizte Stelle ist jetzt nämlich etwa 100 mV negativer als eine ungereizte (Abb. 97). Dann geht die Negativität sofort wieder zurück und nach 5—10 Minuten ist das Ruhepotential wiederhergestellt. Wird jetzt erneut gereizt, so beobachtet man, obwohl das elektrische Ruhepotential schon regeneriert ist, doch noch keinen neuen Aktionsstrom; die Erregung ist also noch nicht wieder völlig abgeklungen; die Zelle ist sogar noch absolut refraktär und erst 20—30 Sekunden später ist eine erneute Reizung wirksam; dieser Reiz muß aber stärker sein als der erste, d. h. die Reizschwelle ist noch erhöht; außerdem ist die durch ihn bedingte Erregung niedriger als die durch den ersten Reiz hervorgerufene; wir erkennen das schon an dem geringeren Aktionsstrom nach der zweiten Reizung. Erst dann, wenn der zweite Reiz 1—3 Minuten nach dem ersten einwirkt, zeigt sich, daß die volle Erregbarkeit restituiert ist. Während also der Aktionsstrom nur wenige Sekunden andauert, erfordert das absolute Refraktärstadium bis zu  $\frac{1}{2}$  Minute, das relative mehrere Minuten. Der Aktionsstrom kann daher als Kriterium für den Eintritt einer Erregung dienen, seine Stärke entspricht auch weitgehend der Stärke der Erregung; aber diese hält doch länger an als die Potentialänderung.

Reizen wir irgendein Organ einer höheren Pflanze durch ähnliche Eingriffe, so finden wir im allgemeinen grundsätzlich dasselbe (Abb. 98 und 99). Dabei kann entweder — so wie bei *Nitella* — eine Bewegungsreaktion fehlen, oder es wird außerdem eine Bewegungsreaktion ausgelöst, wie bei den erregbaren Staubfäden von *Berberis*, bei den Blättern der Mimose oder bei den Ranken, den Blattbewegungen von *Dionaea* usw. Überall aber, ob es sich nun um Wurzeln, Hypokotyle, Sproßorgane oder Blätter handelt, finden wir einen Aktionsstrom von einigen Sekunden oder einigen Minuten Dauer mit einer Höhe von 10–100 mV; sodann ein absolutes Refraktärstadium von mehreren (oft 2–5) Minuten und ein relatives von noch längerer Dauer (bis zu etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde). Namentlich mechanische, elektrische und starke chemische Reize, in einigen Fällen aber auch Lichtreize, sind imstande, solche dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgende Erregungsvorgänge auszulösen.

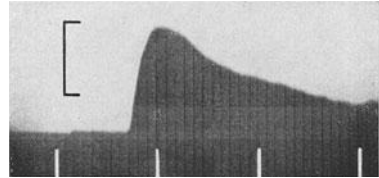


Abb. 98. *Phaseolus vulgaris* in einem Alter, wo sich das 3. Blatt in der Entfaltung befindet. Ableitung der elektrischen Potentiale vom Blattstiel des ersten Blattes, und zwar 4,5 cm basal vom Spreitengelenk. Reiz: Anbrennen dieses Gelenks. Zeitmarken in Abständen von 10 Sekunden. Spannungseinheit 0,02 Volt. Nach UMRATH.

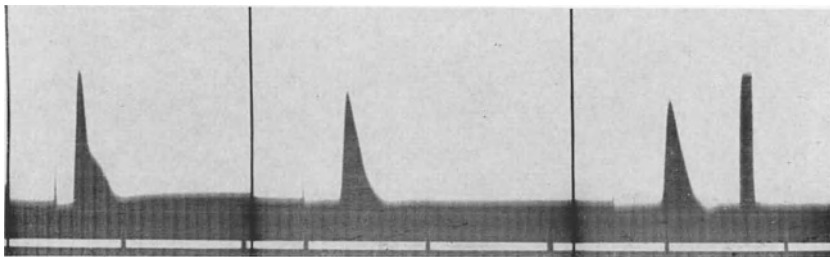


Abb. 99. *Mimosa pudica*. Ableitung der elektrischen Potentiale vom primären Blattstiel. Reize: Je ein starker Öffnungsinduktionsschlag. Der Reizmoment ist an der steilen (niedrigen) Zacke erkennbar. Die drei Reizungen erfolgten in Abständen von 225 Sekunden. Das schmale Rechteck am Ende der dritten Aufnahme stellt eine Eichung von 0,1 Volt dar. Zeitmarken in Abständen von 10 Sekunden. Nach UMRATH.

Wir sagten, daß ein ähnlicher Erregungsvorgang auch für die tierische Zelle bekannt ist. Am meisten wurde er am Nerven, wo er uns in höchster Vollendung entgegentritt, studiert (HILL; ADRIAN). Die Vollendung kommt nicht etwa in der Höhe des Aktionsstroms zum Ausdruck; das Ausmaß der Potentialänderung ist in der Pflanzenzelle sogar oft beträchtlicher als am Nerven. Aber die Vorgänge, und zwar sowohl der Zerfall des labilen, nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz reagierenden Systems, als auch seine Restitution, verlaufen im Nerven erheblich schneller. Daher dauert der Aktionsstrom im tierischen Nerven nur Bruchteile einer Sekunde oder liegt gar in der Größenordnung einer tausendstel Sekunde (Abb. 100). Die Refraktärstadien sind im gleichen Verhältnis verkürzt. Trotz dieser großen quantitativen Unterschiede verdient es aber doch Beachtung, daß Übergangsfälle ohne Schwierigkeit gefunden werden können. Das kann uns folgende Tabelle zeigen, die zugleich Daten über die Geschwindigkeit der Erregungsleitung bringt, einen Prozeß, der mit der Erregung oft verknüpft ist.

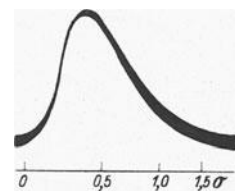


Abb. 100. Aktionsstrom eines Hundennerven ( $1\sigma = 0,001$  Sekunden). Nach GASSER.

Aus diesen Tabellen geht schon hervor, daß sich die quantitativen Unterschiede nicht *allein* aus der größeren Primitivität der Pflanzen

Objekt	Anstiegszeit des Aktionsstroms Sek.	Leitungsgeschwindigkeit cm/Sek.
<i>Nitella</i> , Internodialzelle . . . . .	1,2	2,3
<i>Mimosa pudica</i> , primärer Blattstiel . . . . .	0,6	2,5
<i>Berberis</i> -Staubfaden . . . . .	0,1	—
<i>Dionaea</i> -Blatt . . . . .	0,2	20,0
<i>Anadonta</i> -Verbindungsnerv . . . . .	0,1	4,6
<i>Octopus</i> -Mantelnerv . . . . .	0,01	300
<i>Eledone moschata</i> , Mantelnerv . . . . .	0,003	452
Schnelleitende Wirbeltiernerven . . . . .	0,0002	10000

Hierzu ein Vergleich der Refraktärstadien:

Objekt	Absolutes Refraktärstadium Sek.	Relatives Refraktärstadium Sek.
<i>Nitella</i> , Internodialzelle . . . . .	4—40	60—150
<i>Sparmannia</i> -Staubfäden . . . . .	30—60	500—1000
<i>Dionaea</i> -Blätter . . . . .	0,6	< 30
<i>Rana esculenta</i> , Rectum . . . . .	0,05	—
Schnelleitende Wirbeltiernerven . . . . .	0,0005	0,001—0,01

nahmeprozesse sind dabei je nach der Art des Reizes (Licht, Temperatur, chemische Agentien) ganz verschiedenartig; der Reaktionsmechanismus

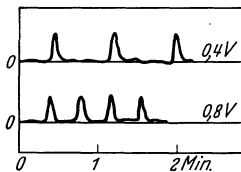


Abb. 101. *Chara foetida*, Ableitung periodischer elektrischer Potentialänderungen, die während konstanter elektrischer Reizung auftreten. Die Spannung des Reizstroms ist rechts in Volt angegeben. 0: Ruhepotential. Erklärung: Durch die Reizung werden Alles-oder-Nichts-Erregungen ausgelöst, die fortdauernde Reizung unterbricht schließlich, wenn die Schwelle im relativen Refraktärstadium genügend gesunken ist, das Refraktärstadium, bedingt also eine neue Erregung. Diese Durchbrechung des Refraktärstadiums erfolgt bei um so höherer Schwelle, also um so früher, je stärker die konstante Reizung ist. Der Vorgang wiederholt sich naturgemäß periodisch. Nach AUGER.

oder-Nichts-Erregung ausgelöst wird (Abb. 101); sie erklärt sich daraus, daß nach der ersten Erregung (bzw. der durch sie verursachten Reaktion)

erklären; vielmehr sind sowohl im Tierreich als auch bei den Pflanzen schnell verlaufende Erregungsvorgänge und große Reizleitungsgeschwindigkeiten vor allem dort ausgebildet, wo es für die Funktion der Organe wichtig ist, so etwa bei den insektenfangenden *Dionaea*-Blättern [UMRATH (2)].

Soweit die bisherigen, noch recht lückenhaften Erfahrungen einen Schluß zulassen, sind sogar bei den Bakterien Erregungsvorgänge zum mindesten ähnlicher Natur möglich; sie werden beim Studium der Bewegungen begeißelter Formen deutlich. Die Reizauf-

aber kann bei der Anwendung verschiedenartiger Reize identisch sein; er beruht z. B. bei bipolar begeißelten Spirillen (Abb. 84) auf einer Umschaltung der Geißelschwingungsräume, so daß die Bakterien nach einer Reizung in der zur bisherigen Richtung entgegengesetzten schwimmen. Aber auch schon die zwischen der Reizaufnahme und der Geißelumschaltung vermittelnden plasmatischen Vorgänge können anscheinend von der Reizart unabhängig sein, und zwar folgen diese Erregungsvorgänge, jedenfalls bei den von METZNER untersuchten bipolar begeißelten Spirillen, dem Alles-oder-Nichts-Gesetz. Man erkennt das besonders gut aus Versuchen mit Dauerreizen, seien diese nun chemisch oder thermisch. Der Dauerreiz bedingt nämlich nicht eine einmalige, sondern periodisch wiederkehrende Reaktionen, die also, da jede Reaktion eine Bewegungsumkehr darstellt, ein rhythmisches Hin- und Herfahren der Spirillen bedingen. Der Zeitabstand zwischen den Einzelreaktionen beträgt  $\frac{1}{4}$  Sekunde (METZNER). Eine entsprechende Erscheinung finden wir aber überall, wo eine Alles-

ein absolutes Refraktärstadium eintritt, alles zerfallsfähige Material ist zerfallen, und muß nun erst wieder aufgebaut werden, bevor der fortwirkende Reiz eine erneute Erregung (bzw. auch Reaktion auszulösen vermag; dabei durchbricht der Dauerreiz das Refraktärstadium um so früher (d. h. bei um so höherer Schwelle) je größer die Reizintensität ist; der Abstand der Einzelerregungen nimmt also mit zunehmender Reizintensität ab. — In den genannten Spirillen gibt es demnach Erregungsvorgänge, bei denen das absolute Refraktärstadium kleiner als  $\frac{1}{4}$  Sekunde, das relative wohl etwas länger als  $\frac{1}{4}$  Sekunde ist.

Also selbst bei den Bakterien kann man Erregungsvorgänge beobachten, die dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgen, und die sogar im Interesse der für einen freibeweglichen Organismus notwendigen schnellen Reaktionen mindestens ebenso sehr wie bei der insektivoren *Dionaea* durch Beschleunigung der restituierenden Vorgänge (also durch Abkürzung des Refraktärstadiums) vervollkommen sind.

Bei der Analyse dieser Alles-oder-Nichts-Erregung müssen wir teils tier-, teils pflanzenphysiologische Erfahrungen berücksichtigen. Dabei haben wir zwei Hauptprozesse bzw. Gruppen von Prozessen zu untersuchen: den Zerfall des labilen Systems und seine Regeneration.

**Zerfallsprozeß und Aktionsstrom.** Der Zerfallsprozeß bei diesem Erregungsvorgang im engeren Sinne ist, wie gesagt, allem Anschein nach nicht an chemische Reaktionen gebunden; offenbar besteht er in erster Linie in einer kolloidalen Umwandlung der Plasmagrenzschicht. Dieser Natur des Zerfallsprozesses entspricht es, daß für seine Durchführung kein Sauerstoff erforderlich ist; auch eine and-ersartige Verhinderung der Atmung macht ihn nicht unmöglich. In mancherlei Hinsicht kann man diesen Zerfallsprozeß der Alles-oder-Nichts-Erregung als eine geringe Beschädigung der Zelle betrachten. Die Ähnlichkeit zwischen Erregung und Verletzung kommt schon im Auftreten einer elektrischen Potentialänderung zum Ausdruck, die im einen Fall zum „Aktionsstrom“, im anderen Fall zum „Verletzungsstrom“ führt. Da eine Zellverletzung oft mit einem nachweisbaren Verlust der Semipermeabilität, also mit einer Permeabilitätserhöhung verknüpft ist, und der Verletzungsstrom sich wenigstens teilweise aus dieser erhöhten Durchlässigkeit erklärt, nimmt man oft an, daß beim Erregungsvorgang das Reagieren des labilen Kolloids eine kolloidchemische Umwandlung darstellt, die ebenfalls zur Permeabilitätserhöhung und auf diesem Wege zum Aktionsstrom führt.

Der Aktionsstrom beruht jedenfalls ebenso wie der Verletzungsstrom auf der partiellen, seltener auf der vollständigen Aufhebung des Ruhepotentials, das jeder lebenden Zelle zukommt und dessen Existenz an bestimmte Eigenschaften der Membran geknüpft ist. Zu diesen Eigenschaften gehört vor allem die elektive Kationenpermeabilität, durch die Membranpotentiale entstehen: die Kationen permeieren leichter aus den Zellen als die Anionen. Dadurch wird die äußere Oberfläche positiv gegen die innere. Bei einer durch Verletzung bedingten Permeabilitätserhöhung, die im Verlust der elektiven Kationenpermeabilität besteht, muß

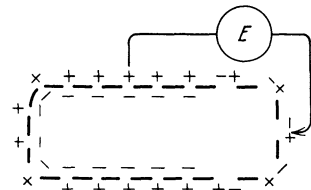


Abb. 102. Entstehung des Verletzungsstroms nach der Theorie von BERNSTEIN. Die Zelle ist links unverletzt, rechts verletzt. An der unverletzten Stelle zeigt die Plasmagrenzschicht (gebogene kräftige Linie) die normale elektrische Doppelschicht, an der verletzten Stelle dagegen gleichen sich die Ladungen infolge der Permeabilitätserhöhung aus. Die verletzte Stelle wird also gegen die unverletzte negativ; es fließt ein elektrischer Strom in der Pfeilrichtung. *E* Elektrometer.

sich der Potentialsprung mehr oder weniger ausgleichen. Das heißt, es muß nunmehr ein elektrischer Strom zur verletzten Stelle fließen, da diese relativ zur unverletzten negativ geworden ist (Abb. 102).

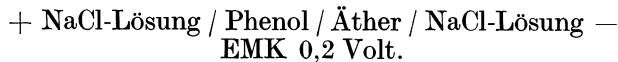
Nach dieser Theorie ergibt sich die Höhe des Ruhepotentials an der Plasmagrenzschicht aus der NERNSTschen Formel

$$E = \frac{RT}{F} \cdot \frac{u-v}{u+v} \cdot \ln \frac{c_1}{c_2},$$

in der  $R$  die Gaskonstante,  $T$  die absolute Temperatur,  $F$  die Elektrizitätsmenge (Farad),  $u$  und  $v$  die relative Beweglichkeit der Kationen und Anionen,  $c_1$  und  $c_2$  die Elektrolytkonzentration auf den beiden Seiten der Membran bedeuten.

Die unterschiedliche Wanderungsgeschwindigkeit von Anion und Kation, also die elektive Kationenpermeabilität der ungereizten und nicht beschädigten Zelle erklärt sich aus der negativen Eigenladung der Membran (HÖBER; MICHAELIS; STERN).

Nach einer anderen Theorie sind die Ruhepotentiale vorwiegend als Verteilungspotentiale aufzufassen, verdanken ihre Entstehung also Löslichkeitsunterschieden [BEUTNER (1, 2)]. Als Modell kann folgendes System dienen



Je nach der Natur der beteiligten Stoffe und Prozesse wird bald diese, bald jene Theorie den biologischen Tatsachen mehr entsprechen, indem die Membran einmal durch die Natur ihrer Poren, im anderen Fall durch ihre Lipoidnatur wichtig wird. Die beiden verschiedenen Theorien für die Entstehung der bioelektrischen Ruhepotentiale verhalten sich also zueinander analog wie die verschiedenen Permeabilitätstheorien, also wie Filter- und Lipoidtheorie.

Das Ruhepotential ist an Pflanzenzellen besonders leicht meßbar, da die Zellen oft so groß sind, daß eine Elektrode ohne Abtötung der Zelle in diese eingeführt werden kann. Mißt man das zwischen dieser ins Zellinnere, also in das Plasma oder in die Vakuole und der im Medium verbleibenden Elektrode bestehende Potential, so findet man beispielsweise folgende Werte [BLINKS; UMRATH (1)].

Objekt	Eingestochene Elektrode in	Äußere Elektrode in	Potentialdifferenz beider Elektroden (Vorzeichen der eingestochenen) mV
<i>Halicystis ovalis</i> . . . . .	Vakuole	Seewasser	—79,7
<i>Nitella mucronata</i> . . . . .	Plasma	Wasser	—70 bis —170
<i>Vaucheria sessilis</i> . . . . .	„	„	—70 bis —120
<i>Tulipa</i> , Pollenschlauch . . . . .	„	„	—20 bis —145
<i>Helodea densa</i> , Epidermiszelle . . .	„	„	—80 bis —150

Will man den Aktionsstrom ebenso wie den Verletzungsstrom durch die Annahme erklären, daß eine Permeabilitätserhöhung diese Ruhepotentiale zum Ausgleich bringt, so muß gefordert werden, daß auch bei der normalen Erregung eine Permeabilitätserhöhung besteht. Außerdem müssen Größe und Art des Aktionsstroms von Höhe und Richtung des Ruhepotentials abhängen. Daß diese zweite Forderung den physiologischen Tatsachen entspricht, ist nachgewiesen. Man bekommt bei *Nitella* statt des normalen, also mit einer Negativität verbundenen Aktionsstroms,

einen umgekehrten, wenn durch vorhergehende Behandlung mit 0,1 mol KCl-Lösung ein dem normalen entgegengesetztes Ruhepotential geschaffen wurde (OSTERHOUT und HILL). Die Umkehr des Ruhepotentials ist leicht verständlich, da ja für die Potentialbildung die Ionenkonzentrationsdifferenz auf den beiden Seiten der Membran wichtig ist. Auch bei höheren Pflanzen ist eine derartige Abhängigkeit des Aktionsstroms vom Ruhepotential gefunden worden (STERN und BÜNNING).

So scheint also eine Voraussetzung für die Erklärbarkeit des Aktionsstroms aus der Aufhebung des Ruhepotentials durch reizbedingte Permeabilitäts-erhöhung erfüllt. Schwieriger steht es mit dem Nachweis der Permeabilitäts-erhöhung selber. Während wir bei einer Schädigung die Permeabilitätszunahme mit den verschiedensten Methoden leicht nachweisen können, lassen sich gegen die vermeintlichen Nachweise einer Permeabilitäts-erhöhung während des normalen Erregungsprozesses in der Tier- und Pflanzenzelle zumeist Bedenken vorbringen. Und wo eine Permeabilitätszunahme nachgewiesen ist, wie z. B. bei den seimonastischen Bewegungsreaktionen, ist wiederum nicht entscheidbar, ob diese Permeabilitätssteigerung schon dem einfachen Erregungsvorgang selber zukommt, oder erst auf besondere Vorgänge zurückzuführen ist, die in diesen Fällen noch außerdem ablaufen. Der Beweis muß also an Zellen geführt werden, die eine Bewegungsreaktion nicht zeigen, etwa an Internodialzellen von *Nitella* oder *Chara*. Mit diesen Objekten sind auch mehrfach entsprechende Untersuchungen vorgenommen worden. Man glaubte etwa eine gesteigerte Aufnahme von Farbstoffen in die gereizte Zelle nachweisen zu können. Jedoch haben sich diese Beobachtungen als nicht beweisend herausgestellt, die Farbstoffaufnahme wird erst beim Eintritt irreversibler Schädigungen gefördert. Ebenso ließ sich bei *Chara*-Zellen auch kein geförderter Cl<sup>-</sup>-Austritt während der Erregung nachweisen (SUOLATHI). Jedoch darf aus diesen Mißerfolgen nicht geschlossen werden, daß die Erregung nicht von einer Permeabilitäts-erhöhung begleitet ist. Die kurze Dauer des Erregungsvorganges macht es im Zusammenhang mit der Tatsache, daß das Ruhepotential nur teilweise ausgeglichen wird, wahrscheinlich, daß die Permeabilitäts-erhöhung viel zu gering und kurzdauernd ist, um mit den bisher benutzten Methoden nachweisbar sein zu können<sup>1</sup>.

**Restitution.** Ebenso wichtig wie das Studium des Zerfallsvorganges bei dem uns hier beschäftigenden Erregungsvorgang im engeren Sinne ist das der Restitution. Die restituierenden Prozesse beginnen nicht erst, wenn das Maximum des Zerfalls erreicht ist, sondern schon sofort, wenn auch der Zerfall bemerkbar wird. Daher erreicht der Zerfall normalerweise nicht den maximalen Wert, den er ohne Ablauf der Restitution zeigen könnte und tatsächlich auch zeigt, wenn die Restitution durch Vergiftung ausgeschaltet wird. Das heißt, normalerweise wird das Ruhepotential während der Erregung nur teilweise ausgeglichen. Einige Zahlen (nach UMRATH) können uns das zeigen.

Pflanze	Ruhepotential zwischen Plasma und Umgebung mV	Änderung des Potentials durch einen Reiz mV	Restpotential mV
<i>Vaucheria sessilis</i>	—70 bis —125	40—50	—30 bis —50
<i>Spirogyra</i>	—100	40—60	—40

<sup>1</sup> Zur Theorie der Aktionsströme vor allem Arbeiten von UMRATH in „Protoplasma (Berl.)“, sowie von OSTERHOUT, HARRIS, BLINKS, DAMON, HILL in „J. gen. Physiol.“. Literatur bei BÜNNING: Tabul. biol. 14, 51 (1937).



Daß der Restitutionsprozeß schon während des Zerfalls beginnt, geht ja auch aus dem Verlauf des Aktionsstroms hervor: das Maximum bleibt niemals eine Zeitlang bestehen, sondern der Rückgang setzt sofort ein. Die Lage des Maximums ist also offensichtlich dadurch bestimmt, daß sich hier der langsamer werdende Zerfall und die intensiver werdende Restitution gerade die Waage halten. Daß diese Restitution nun stets dann eintritt, wenn sie erforderlich wird, ist nur durch die Annahme zu erklären, daß sie vom Zerfall selber, also durch die Folgen der Erregung ausgelöst wird. Die Annahme eines derartigen Zusammenhangs ist auch schon darum wahrscheinlich, weil er nur den Sonderfall der allgemeinen, auch für die nicht erregte Zelle gültigen Regel darstellt, daß die erhaltenden Prozesse den zerstörenden regulatorisch angepaßt sind, eine Regulation, die offenbar dadurch möglich wird, daß jede Herabsetzung der dem Zerfall entgegenstehenden Widerstände auch eine Herabsetzung der Widerstände für die restituierenden Prozesse bedeutet. Diese regulatorische Verknüpfung von Zerfall und Restitution beim Erregungsverlauf können wir uns einigermaßen klar machen, wenn wir den extremeren Fall der Schädigung betrachten. Wir erwähnten bereits in einem anderen Zusammenhang (S. 24), daß eine Beschädigung der Zelle durch Beseitigung von strukturbedingten Hemmungen im Plasma zur Förderung einzelner Fermentreaktionen führt. Dadurch werden auch Atmung und Gärung beschleunigt. Die Förderung dieser Prozesse läßt sich schon dann nachweisen, wenn die Schädigung nur geringfügig ist, z. B. nach einem leichten Druck auf Blätter oder andere Organe (ANDUS; GODWIN; BARKER). Die so ausgelöste Steigerung der Energiefreisetzung ist zum mindesten teilweise für kompliziertere Leistungen verwertbar; sie kann sogar zu Wachstumsbeschleunigungen führen (S. 131). Der Zusammenhang von Zerfall und Restitution bei der Erregung kann als ein Grenzfall dieser nach Schädigung auftretenden Vorgänge betrachtet werden. Auch die Erregung bedingt Strukturänderungen, die den Stoffwechsel fördern und damit die Einleitung der Restitution bedingen. Naturgemäß ist die Atmungssteigerung im Restitutionsprozeß der Erregung viel geringer als in dem der Schädigung. Beim Nerven konnte sie aber doch durch Messung des Sauerstoffverbrauchs und vor allem durch Messung der Wärmebildung ermittelt werden; allerdings ist diese Erholungswärme absolut so gering, daß sie nur mit besonders feinen Methoden thermoelektrisch gemessen werden konnte (HILL). Der Erregungsprozeß in der Pflanzenzelle verhält sich in dieser Hinsicht höchstwahrscheinlich ebenso wie der des tierischen Nerven. Es ist auch schon bei der Mimose eine Temperaturerhöhung während des Ablaufs von Erregungsvorgängen nachgewiesen worden; jedoch war diese so stark, daß sie nicht den Erregungsvorgängen selber zugeschrieben werden kann, sondern mit den besonderen Leistungen zusammenhängen muß, die wegen der gleichzeitigen Bewegungsreaktion notwendig werden. Auch ist bei einigen anderen Zellvorgängen, die gleichzeitig mit Erregungsvorgängen auftreten, noch nicht entscheidbar, ob sie den Erregungsvorgängen selber zuzuschreiben sind, oder erst durch die Einleitung der Bewegungsreaktionen notwendig werden bzw. nicht sogar nur aus einer übernormal starken Reizung zu erklären sind. Es verdient aber immerhin Erwähnung, daß in seismonastisch reaktionsfähigen Geweben durch die Reizung eine geförderte Säurebildung eintritt, die als Folge der gesteigerten Oxydationsvorgänge aufgefaßt werden kann. Der gesteigerte Sauerstoffverbrauch kommt auch in einer Abnahme der Oxydationskraft, d. h. in

einer Verminderung der intrazellularen  $r_H$ -Werte zum Ausdruck. Daß diese Änderungen in irgendeiner Beziehung zu den Erregungsvorgängen, speziell zu den Restitutionsprozessen stehen, wird dadurch wahrscheinlich, daß sie ebensolange andauern wie diese, also mit der Beendigung des Refraktärstadiums ebenfalls verschwunden sind (COLLA).

Die Restitutionsprozesse haben unter anderem die Aufgabe, die semi-permeablen Grenzschichten und die teilweise ausgeglichenen Ionenkonzentrationsgefälle wieder herzustellen. Wie das im einzelnen vor sich geht, ist völlig unbekannt. Die Aufklärung dieser Vorgänge kann jedoch ein erhebliches allgemeinphysiologisches Interesse beanspruchen.

Da die Restitution an eine gesteigerte Atmung gebunden ist, verstehen wir, daß sowohl Sauerstoffmangel als auch Mangel an Atmungsmaterial die Restitution verzögern muß. So erklärt es sich, daß nach einer wiederholten Reizung, also nach periodisch wiederholten Erregungsvorgängen die Restitution immer mehr verzögert, d. h. das Refraktärstadium immer mehr verlängert wird. Dafür ist wohl vor allem die allmähliche Erschöpfung des unmittelbar verwertbaren Atmungsmaterials verantwortlich. Diese Ermüdung ist bei den verschiedensten Objekten leicht auffindbar.

**Narkose.** Die Erregbarkeit der Pflanzenzelle kann ebenso wie die der tierischen Zelle, etwa wie die der Nerven, durch Stoffe wie Alkohol, Chloroform und Äther reversibel vermindert oder reversibel aufgehoben werden. Für diese Narkotisierung sind verschiedene Theorien aufgestellt worden, die wenigstens einzelne Teilprozesse der Narkose richtig erklären. Zu einfach ist jedoch die Erklärung, die auf die permeabilitätsvermindernde Wirkung der Narkotika das Hauptgewicht legt. Da die Erregung anscheinend zu einer Permeabilitätserhöhung führt, meinte man, daß eine Permeabilitätsverminderung die Erregbarkeit herabsetzen müsse. Das ist aber schon insofern unwahrscheinlich, als einer erhöhten Permeabilität keineswegs eine erhöhte Erregbarkeit entspricht, im Gegenteil führt ja jede Erregung gleichzeitig mit der Permeabilitätserhöhung zur Erregbarkeitsverminderung, nämlich zum Refraktärstadium; und die Erregbarkeit steigt während der Erholung in dem Maße wieder an, wie die Permeabilität abnimmt (immer vorausgesetzt, daß die Permeabilitätserhöhung überhaupt eine typische Begleiterscheinung der Erregung ist). Zudem ist es experimentell nicht einmal sichergestellt, daß die Narkose normalerweise zur Permeabilitätsverminderung führt; sehr häufig ist sogar eine Permeabilitätserhöhung festgestellt worden (HÖFLER und WEBER; OSTERHOUT). Die Narkotika hemmen auch,

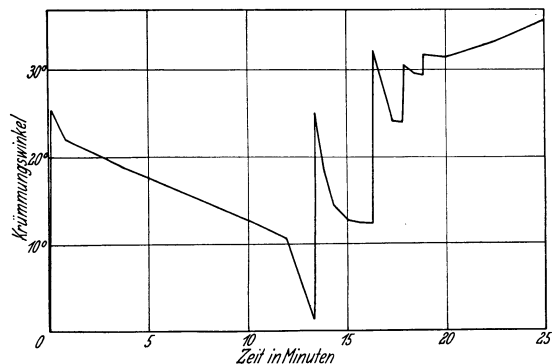


Abb. 103. *Sparmannia africana*. Einwirkung von Äthylalkoholdämpfen auf die reizbaren Staubfäden. Die Einwirkung beginnt unmittelbar nach der durch einen Stoßreiz bedingten Reaktion. Nachher werden keine Stoßreize mehr ausgeübt. Unter der konstanten Einwirkung des Narkotikums treten ohne äußeren Anlaß periodisch Reaktionen auf. Die Erscheinung läßt sich durch die konstante chemische Reizwirkung (analog wie in Abb. 101) erklären. Die periodischen Erregungen führen schließlich zur Ermüdung.

namentlich durch die Verdrängung anderer Substanzen von Oberflächen, den Ablauf chemischer Reaktionen und könnten so vor allem die Restitutions-

prozesse beeinträchtigen. Ganz wesentlich erscheint aber ein oft übersehener Umstand: bei der Einwirkung narkotisierender Stoffe werden sehr häufig Erregungsprozesse ausgelöst, die auch zu ganz normalen Bewegungsreaktionen führen. An seismonastisch reaktionsfähigen Pflanzen läßt sich das leicht beobachten (BÜNNING). Den narkotisierenden Substanzen kommt also eine Reizwirkung zu; und wirken sie noch ein, wenn das Refraktärstadium bereits abgeklungen ist, so kommt es zu erneuten Erregungen. Hierdurch erfolgt dann schließlich, genau so wie nach anderen (etwa mechanischen) Dauerreizen, eine Ermüdung der vorher erwähnten Art (Abb. 103). Dabei tritt jedenfalls in den genauer untersuchten Fällen die Ermüdung keineswegs früher ein, als nach einer entsprechend oft wiederholten mechanischen Reizung.

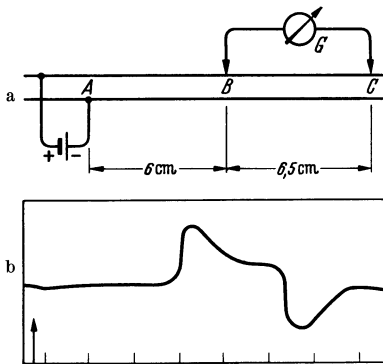


Abb. 104 a und b. Diphasischer Aktionsstrom von *Nitella translucens*. a Versuchsanordnung, links elektrische Reizung, rechts Ableitung des Aktionsstroms, G Galvanometer; b elektrische Potentialdifferenz zwischen den beiden in a angegebenen Punkten B und C, etwa 30 Sekunden nach dem Reiz hat die Erregung die Strecke AB durchschritten, so daß B jetzt gegen C negativ geworden ist (Hebung der Kurve), nach weiteren 20–25 Sekunden hat die Erregung C erreicht, während sie in B wieder abgeklungen ist, so daß nunmehr C gegen B negativ ist (Kurvensenkung). Zeitmarken in Abständen von 10 Sekunden; Pfeil: Reizzeit.  
Nach AUGER.

**Erregungsleitung.** Die Erregung ist oftmals mit einer Erregungsleitung verknüpft, die in den typischen Fällen einen mit der Erregungsleitung der Nerven verwandten physiologischen Prozeß darstellt. Am leichtesten läßt sich die Leitung natürlich beobachten, wenn sie mit einer Bewegungsreaktion in den vom Reizort entfernten Teilen der Pflanze verbunden ist. Sonst müssen wir den Verlauf der Leitung an den anderen physiologischen Begleiterscheinungen des Erregungsvorganges studieren. Dabei bewährt sich vor allem wieder die Registrierung der Aktionsströme<sup>1</sup>. Wie eine solche Messung vorgenommen werden kann, möge folgendes Beispiel (Abb. 104) zeigen. Auf einer zur Zellängsachse einer Internodialzelle von *Nitella translucens* parallel laufenden Geraden werden drei Punkte gewählt. An Punkt A wird elektrisch gereizt, an Punkt B befindet sich eine der beiden ableitenden Elektroden, an Punkt C, der von A noch weiter entfernt liegt, die zweite. Aus der

Zeit von der Reizung bis zum Beginn der Erregung an der ersten ableitenden Elektrode, sowie von da an bis zum Beginn der Erregung an der zweiten ableitenden Elektrode, ergibt sich die Geschwindigkeit der Erregungsleitung. Bei dieser Art der Ableitung bekommt man natürlich einen diphasischen Aktionsstrom. Die eine Phase entspricht der Negativität an der ersten, die andere der Negativität an der zweiten ableitenden Elektrode. Die Aktionsstromkurve läßt die Geschwindigkeit der Erregungsleitung, im genannten Beispiel 0,5 cm/Sek., ohne weiteres erkennen.

Die eigentliche Erregungsleitung ist vom Erregungsvorgang selber nicht zu trennen; sie stellt nichts anderes dar, als die Ausbreitung des Erregungsvorganges und ist daher an die gleichen Bedingungen geknüpft wie dieser; sie ist z. B. temperaturabhängig und narkotisierbar. Jeder Faktor, der den Erregungsvorgang beeinflusst, also etwa die Anstiegszeit des Aktionsstroms ändert, beeinflusst auch die Geschwindigkeit der Er-

<sup>1</sup> Namentlich Arbeiten UMRATHS; vgl. dessen Zusammenfassung: *Erg. Biol.* 14, 1 (1937). Auch BOSE: *Comparative electro-physiology*. New York, Bombay and Calcutta 1917; und mehrere Bände „*Trans. Bose Res. Inst.*“.

regungsleitung. Die Tatsache, daß die Einzelzelle nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz reagiert, zeigt auch, daß jede Erregung mit Erregungsleitung verknüpft ist; denn ohne sie könnte sich ja die Erregung bei der Reizung eines Zellortes nicht über die ganze Zelle ausbreiten. Wenn also eine Erregungsleitung über größere Strecken nicht nachweisbar ist, so liegt das daran, daß die Leitung nicht oder nicht immer von einer Zelle auf die nächste übergeht.

Zur Erklärung der Erregungsleitung wurde eine mehr physikalische und eine mehr chemische Theorie aufgestellt. Nach der physikalischen Theorie wirkt der örtliche Aktionsstrom als elektrischer Reiz auf die angrenzenden Partien der Plasmagrenzschicht und veranlaßt diese ebenfalls zur Erregung. Nach der anderen Theorie ist für die Erregungsleitung die Bildung einer spezifischen Erregungssubstanz wichtig, die sich auf den Plasmaoberflächen ausbreitet und so das Fortschreiten der Erregung ermöglicht. Es darf wohl als sicher gelten, daß beiden Prinzipien eine Berechtigung zukommt. Einerseits ist die Möglichkeit der Erregungsauslösung durch elektrische Reize bekannt, und andererseits steht es auch fest, daß eine Erregungssubstanz gebildet wird, die weitere Erregungen auslösen kann. Ob die Erregungssubstanz erst bei der Erregung durch eine dann ablaufende chemische Reaktion entsteht oder ob sie nur durch die Strukturänderungen während der Erregung freigesetzt wird (sie ist auch in rasch abgetötetem Material nachweisbar), ist noch umstritten. Jedenfalls tritt während der Erregung eine Substanz auf, die neuerdings SOLTYS und UMRATH sowie FITTING (2) teilweise analysiert haben. Es handelt sich um eine Oxysäure mit hohem Sauerstoffgehalt und einem Molekulargewicht von etwa 500. Die von UMRATH und SOLTYS aus *Neptunia plena* gewonnenen Präparate lösten noch in Verdünnungen von 1:10000000 bei *Mimosa* Erregungsvorgänge aus.

Wenn auch der genannten elektrischen Theorie der Erregungsleitung wohl eine Teilberechtigung zukommt, so kann doch kein Zweifel darüber bestehen, daß in manchen Fällen der Ausbreitung der Erregungssubstanz die Hauptbedeutung zufällt. Das gilt wohl schon oft bei der Erregungsübertragung von einer Zelle zur nächsten. Es braucht sich dabei nicht immer um eine Ausbreitung der Substanz auf den Plasmaoberflächen zu handeln, auch andere Arten des Transports, etwa in den Gefäßen, können wichtig sein. Namentlich bei der Mimose haben sich, wie wir später sehen werden, die verschiedensten Fälle und Kombinationen ausgebildet. — Die Geschwindigkeit der Erregungsleitung beträgt bei den Pflanzen durchweg einige Millimeter oder Zentimeter je Sekunde.

Auch bei den Bakterien, deren Fähigkeit zu Alles-oder-Nichts-Erregungen wir bereits erwähnten, findet sich gelegentlich Erregungsleitung, so bei den bipolar begeißelten Spirillen (Abb. 84). Die Reaktion besteht hier (unabhängig von der Natur des Reizes) in der Umschaltung beider Geißelschwingungsräume, des vorderen und des hinteren. Für den Eintritt dieser Reaktion genügt aber die Reizung eines Zellpols; von dort wird die Erregung auf noch unbekanntem Bahnen zum anderen Pol geleitet. Zumeist verläuft die Erregungsleitung so schnell, daß die Umschaltung beider Schwingungsräume gleichzeitig zu erfolgen scheint; gelegentlich kann die Leitung aber aus irgendwelchen Gründen gehemmt sein, so daß die Reaktion zunächst nur am direkt gereizten Pol eintritt, dann wirken natürlich beide Geißelschöpfe vorübergehend gegeneinander, d. h. der Organismus verharret kurze Zeit in Ruhe.

**Andere Plasmaaktionen.** Von den plasmatischen Aktionen, die durch eine Reizung ausgelöst werden und zu den Endreaktionen, also etwa den Bewegungsreaktionen führen, können wir nur die Alles-oder-Nichts-Erregung einer so allgemeinen Betrachtung unterwerfen. Keineswegs alle Reizreaktionen kommen durch ihre Vermittlung zustande. Das dürfen wir behaupten, obgleich noch für viele Reaktionen, deren Entstehung erst ungenau bekannt ist, die Möglichkeit offen bleiben muß, daß doch Erregungsvorgänge jener Art beteiligt sind. Sonst aber können auch ganz andersartige Beeinflussungen der Plasmataktivität beteiligt sein, die wir aber erst bei der Besprechung der sie auslösenden Reize beschreiben können, da sie im Gegensatz zur Alles-oder-Nichts-Erregung für die betreffende Reizart mehr oder weniger spezifisch sind.

### 3. Die Bewegungsreaktionen.

Die Reizphysiologie war von jeher weitgehend eine Physiologie der Reizbewegungen. So erklärt es sich, daß die allgemeinen Gesetze der Reizphysiologie auf Grund des Studiums der Bewegungsvorgänge aufgestellt worden sind.

**Reizstärke und Reaktionsgröße.** Die Bewegungsreaktionen müssen irgendwie mit den Erregungsvorgängen zusammenhängen, wenn wir den Ausdruck Erregung im weitesten Sinne benutzen.

Schon für die Fälle, in denen die Alles-oder-Nichts-Erregung das vermittelnde Glied zwischen Reiz und Reaktion darstellt, können die Beziehungen zwischen Reiz und Reaktion viel komplizierter sein als die zwischen Reiz und Erregung, vor allem, wenn wir die Bewegungsreaktionen nicht an Einzelzellen beobachten, sondern an Organen, die aus zahlreichen Zellen bestehen. Auch die Reaktion des ganzen Organs kann in manchen Fällen ebenso wie die Erregung der Einzelzelle dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgen. Das gilt z. B. für die seismonastisch reaktionsfähigen Staubfäden von *Berberis* und *Sparmannia* oder für die Reaktionen, die in den Gelenken der Mimose lokalisiert sind. Aber bereits an diesen Objekten können wir gelegentlich Ausnahmen feststellen. Wenn wir eine Mimose sehr stark reizen, und erst nach mehreren Minuten den Krümmungswinkel messen, so werden wir nicht selten finden, daß er größer ist als nach einer schwachen Reizung. Das erklärt sich aus dem Auftreten periodischer Erregungsvorgänge. Es kann unter Umständen bei starker Reizung soviel Erregungssubstanz gebildet werden, daß von dieser noch nach Beendigung einer Krümmung genügend vorhanden ist, um eine erneute Erregung auszulösen. Daß eine Überschwemmung der Pflanze mit Erregungssubstanz periodisch Erregungen und dadurch periodisch Reaktionen auszulösen vermag, erkennen wir auch, wenn ein abgeschnittenes Blatt in eine nicht zu sehr verdünnte Lösung der Erregungssubstanz gestellt wird; es zeigt jetzt ebenfalls periodisch Reaktionen [FITTING (1)]. Diese periodischen Reaktionen können sich so überlagern, daß die Reizlage des Blattes immer extremer wird. Eine ganz entsprechende Erscheinung tritt ein, wenn wir ein seismonastisch empfindliches Organ einer mechanischen oder elektrischen Dauerreizung unterwerfen. Der ersten Bewegungsreaktion folgt eine partielle Rückkrümmung; gleichzeitig klingt das Refraktärstadium aus; ist die Reizschwelle wieder so niedrig, daß der Dauerreiz erneut wirksam wird, so erfolgt eine zweite Reaktion, die das Organ in manchen Fällen zur Krümmung über die erste Reizlage hinaus veranlaßt (das ist möglich,

obwohl die zweite Reaktion geringer ist als die erste; denn es war ja noch keine völlige Rückkrümmung eingetreten).

Noch wichtiger aber ist eine Abhängigkeit zwischen Reizstärke und Reaktionsgröße, die sich daraus ergibt, daß je nach der Reizintensität eine verschieden große Zahl von Zellen reagieren kann. Besteht eine gute Erregungsleitung von Zelle zu Zelle, so muß auch das ganze Organ in seiner Reaktion dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgen. Ist die Erregungsleitung weniger gut oder geht sie überhaupt nicht von einer Zelle zur anderen, so kann das Organ nicht nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz reagieren. Für die Reaktionsgröße ist dann vielmehr die Zahl der reagierenden Zellen verantwortlich, und diese hängt aus zweierlei Gründen von der Reizstärke ab, einmal, weil die Zellen verschieden tief im Gewebe liegen, und daher vom Reiz verschieden leicht getroffen werden, ferner, weil die Reizschwelle bei den einzelnen Zellen nicht genau übereinstimmt. Die Art der dann zutage tretenden Beziehung zwischen Reizstärke und Reaktion läßt sich in groben Zügen vorausberechnen. Für die durch die beiden Faktoren „Lage im Gewebe“ und „Höhe der Reizschwelle“ bestimmte Empfindlichkeit der Zelle gegen Reize wird eine typische Verteilungskurve gelten. Daraus läßt sich dann leicht errechnen, daß zwischen der Reizintensität und der Zahl der reagierenden Zellen (und damit der Reaktionsgröße des Organs) eine Beziehung gilt, die sich durch eine S-förmige Kurve darstellen läßt (Abb. 105).

**WEBERSches Gesetz.** Man ersieht hieraus, daß es ganz abwegig sein kann, aus einer experimentell gefundenen Beziehung zwischen Reizstärke und Reaktionsgröße Rückschlüsse auf die Natur der zugrunde liegenden Zellvorgänge ziehen zu wollen. Das gilt auch für die Stellungnahme zu einer speziellen Beziehung, die als WEBER-FECHNERSches Gesetz bekannt ist. Dieses Gesetz ist aus der Psychologie und in die Pflanzenphysiologie übernommen worden. Nach seiner ursprünglichen Formulierung läßt sich die Beziehung zwischen Reizwirkung ( $E$ ) und Reizstärke ( $R$ ) durch die Formel  $E = \text{const} \cdot \log R$  wiedergeben. Diese Formulierung konnte nicht befriedigen, weil nach ihr die sinnlosen Wertepaare  $R = 0$ ,  $E = -\infty$  und  $R = \infty$ ,  $E = \infty$  errechenbar sind. PÜTTER hat statt dessen die Formulierung

$$E = H \left( 1 - e^{-\frac{R}{H}} \right)$$

vorgeschlagen, worin  $H$  den Höchstwert der Reizwirkung,  $e$  die Basis der natürlichen Logarithmen bedeutet.

Es besagt nicht allzuviel, daß diese vom WEBERSchen Gesetz behauptete Beziehung experimentell mehrfach bestätigt worden ist. Zumeist

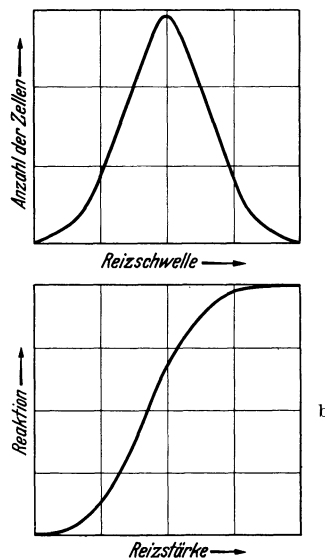


Abb. 105 a und b. Eine Abhängigkeit der Reaktion von der Reizstärke, wie sie b zeigt, ist in einem vielzelligen Organ auch dann möglich, wenn die Einzelzelle nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz reagiert. Eine derartige Beziehung zwischen Reiz und Reaktion muß sich nämlich schon ergeben, wenn sich die Reizschwellen der einzelnen Zellen so wie in a durch eine Häufigkeitskurve darstellen lassen.

war die Regel für sehr starke und sehr schwache Reizung nicht mehr gültig. Die experimentell gefundenen Daten können also auch dem Teilstück einer S-förmigen Kurve entsprechen, wie wir sie oben abgeleitet haben (Abb. 106). In anderen Fällen läßt sich die Beziehung zwischen Reiz und Reaktion auch auf das Massenwirkungsgesetz zurückführen (WALTER). Jedenfalls gibt es zumeist eine ganze Reihe von Faktoren, die es analog wie beim Verlauf einer chemischen Reaktion bestimmen, daß der durch einen bestimmten Reizbetrag erzielbare Reaktionszuwachs immer geringer wird, je größer die Reaktion schon ist. Irgend etwas besonders Interessantes kann also, im Gegensatz zur früher oft vertretenen Auffassung, nicht darin gesehen werden, daß zwischen Reiz und Reaktion in groben Zügen eine durch das WEBERSche Gesetz darstellbare Beziehung gilt. Diese Behauptung gilt um so mehr, als sich die Regel sowohl aus einem entsprechenden Verhältnis zwischen Reiz und Reizaufnahme, zwischen Reizaufnahme und Erregung oder endlich zwischen Erregung und Reaktion erklären kann. Das „Gesetz“ kann also überaus

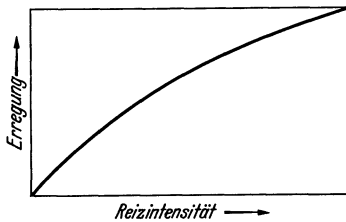


Abb. 106. Beispiel für eine dem WEBER-FECHNERSchen Gesetz folgende Beziehung zwischen Reiz und Erregung.

männigfaltige Ursachen haben und die frühere Anschauung, in ihm komme eine wesentliche innere Übereinstimmung tierischer und pflanzlicher Reizphysiologie zum Ausdruck, muß fallengelassen werden.

**Reizmengengesetz.** Auch bei der Beurteilung des sog. Reizmengengesetzes ist die Berücksichtigung der komplizierten Beziehungen zwischen Reiz, Reizaufnahme, Erregung und Reaktion erforderlich. Die Überlegungen, die früher zur Aufstellung des Reizmengengesetzes führten, beziehen

sich eigentlich nur auf den Reizaufnahmeprozess. Für diesen wird es auch in vielen Fällen mehr oder weniger zutreffen, daß eine verminderte Reizintensität durch eine verlängerte Einwirkungsdauer des Reizes ausgeglichen werden kann, daß es also, wie jenes Gesetz fordert, auf die Reizmenge ankommt. Das wird beispielsweise vielfach bei der Lichtreizung zutreffen. Im Reizaufnahmeprozess wird hier die absorbierte Energie für photochemische Reaktionen ausgenutzt; und bei diesen gilt in groben Zügen und angenähert die Regel, daß mit den verschiedensten Lichtintensitäten die gleiche Menge von Reaktionsprodukten gebildet wird, wenn die Reizmenge, also das Produkt von Intensität und Einwirkungsdauer des Lichtes gleich ist. Aber darum braucht diese Regel durchaus nicht für die Beziehung zwischen Reizaufnahmeprozess und Erregung, zwischen Reiz und Erregung oder zwischen Reiz und Reaktion zu bestehen. Wenn durch den Ablauf der unmittelbar von der absorbierten Lichtenergie bewirkten Reizaufnahmeprozesse eine Alles-oder-Nichts-Erregung im Plasma ausgelöst wird (und das trifft in einigen Fällen bestimmt zu), dann ist das Reizmengengesetz auf die Beziehung zwischen Reiz und Erregung, sowie auf die Beziehung zwischen Reiz und Reaktion nicht mehr anwendbar. So ist es auch durchaus verständlich, daß dieses Gesetz in der neueren Forschung stark in den Hintergrund getreten ist.

**Reaktionsart.** Die Bewegungsreaktionen selber können sehr verschiedener Art sein. Man pflegt sie in einigen Typen zusammenzufassen. Die Krümmungsbewegungen nicht freibeweglicher Pflanzen werden in *Nastien* und *Tropismen* eingeteilt. Von einer nastischen Bewegung sprechen wir, wenn die Krümmungsrichtung des Organs schon durch den Bau des

Organs festgelegt ist, also nicht von der Angriffsrichtung des Reizes abhängt. Bei den Tropismen dagegen wird die Krümmungsrichtung durch die Angriffsrichtung des Reizes bestimmt, und zwar erfolgt die Krümmung in den meisten Fällen dann entweder in der Richtung zum Reiz hin (positiver Tropismus) oder von diesem fort (negativer Tropismus); die Beziehung zwischen Angriffsrichtung des Reizes und Krümmungsrichtung kann aber bei den Tropismen auch komplizierter sein. Haben wir es dagegen mit Bewegungsreaktionen freibeweglicher Organismen zu tun, so sprechen wir von *Taxien*, die wieder positiv oder negativ sein können. Die Taxis kann entstehen, indem der Organismus eine in seiner Organisation begründete, in ihrer Richtung nicht durch den Reiz bestimmte Bewegungsänderung zeigt, sofern er in eine neuartige, als Reiz wirksame Umgebung gelangt, also z. B. darin, daß er in der Richtung, aus der er kommt, zurückschwimmt (phobotaktische Reaktion). In anderen Fällen kann sich der Organismus in die Richtung des Reizgefälles einstellen, und dann direkt auf die Reizquelle zu oder von ihr fortschwimmen (topotaktische Reaktion). Die phobotaktischen Reaktionen sind also den Nastien, die topotaktischen den Tropismen der nicht freibeweglichen Organismen analog.

Eine Vollständigkeit darf diese Einteilung nicht beanspruchen. Wir müssen vor allem noch berücksichtigen, daß der Reiz auch Spritzbewegungen, Ablösung von Teilen der Pflanze (Chorismen), Bewegungserscheinungen des Plasmas (Dinesen) usw. auslösen kann.

Die äußerlich sichtbaren Reizwirkungen können außer in Bewegungsreaktionen auch in Turgor- oder Wachstumsbeeinflussungen bestehen, die — nämlich wenn sie an allen Seiten eines Organs gleich stark sind — nicht zu Bewegungen führen. Handelt es sich dabei um Wachstumsbeeinflussungen, die nicht nur vorübergehender Natur sind, so können sie eine Modifizierung der Gestalt der Pflanze verursachen; wir haben es dann mit einer sog. *formativen Reizwirkung* zu tun.

## Literatur.

ADRIAN: The mechanism of nervous action. London 1932. — ANDUS: New Phytologist 34, 386 (1935). — AUGER: Comparaison entre la rythmicité des courants d'action cellulaires chez les végétaux et chez les animaux. Paris 1936.

BARKER: New Phytologist 34, 407. — BEUTNER: (1) Entstehung elektrischer Ströme in lebenden Geweben. Stuttgart 1920. — (2) Physical chemistry of living tissues and life processes. Baltimore 1933. — BLINKS: J. gen. Physiol. 16, 147 (1933). — BÜNNING: Erg. Biol. 13, 235 (1936).

COLLA: Die kontraktile Zelle der Pflanzen. Berlin 1937.

DRAWERT: Planta (Berl.) 26, 391 (1937).

FITTING: (1) Jb. Bot. 72, 700 (1930). — (2) Jb. Bot. 83, 270 (1936).

GODWIN: New Phytologist 34, 403.

HILL: Chemical ware transmission in nerve. Cambridge 1932. — HÖBER: Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe, 6. Aufl. Leipzig 1926. — HÖFLER u. WEBER: Jb. Bot. 65, 643 (1926).

LILLIE: Protoplasmic action and nervous action, 2<sup>nd</sup> Ed. Chicago 1932.

METZNER: Jb. Bot. 59, 325 (1920). — MICHAELIS: Die Wasserstoffionenkonzentration. Berlin 1922.

OSTERHOUT: J. gen. Physiol. 1, 299 (1919). — OSTERHOUT and HILL: J. gen. Physiol. 18, 369, 681 (1935).

STERN: Pflanzenthermodynamik. Berlin 1933. — STERN u. BÜNNING: Biochem. Z. 203, 400 (1928). — SUOLATHI: Protoplasma (Berl.) 27, 496 (1937).

UMRATH: (1) Protoplasma (Berl.) 21, 329 (1934). — (2) Erg. Biol. 14, 1 (1937). — UMRATH u. SOLTYS: Jb. Bot. 84, 276 (1936).

WALTER: Naturwiss. 25, 25 (1924).



## II. Wirkung mechanischer Reize.

### 1. Schädigende mechanische Einwirkungen.

**Wundwirkung auf die Zelle.** Eine mechanische Verletzung der Zelle führt zu tiefgreifenden Umwandlungen im Protoplasma, die schon mikroskopisch wahrnehmbar sind (KÜSTER; LEPESCHKIN). Es bilden sich Vakuolen; Teile des Plasmas koagulieren. Im Zusammenhang damit kann sich die Viskosität stark erhöhen, das wird unter anderem an einer erschwerten Verlagerungsfähigkeit der Stärkekörner deutlich. Die Zerstörungen innerhalb des Plasmas ziehen auch eine Erhöhung der Permeabilität für gelöste Stoffe, also eine Verminderung, wenn nicht sogar einen völligen Verlust der Semipermeabilität nach sich. Dieser partielle oder vollständige Semipermeabilitätsverlust äußert sich unter anderem in einer erschwerten Plasmolyse (die plasmolysierende Lösung dringt ein!) und im Auftreten eines Verletzungsstroms, der seine Entstehung ja, wie wir schon sahen, einem Ausgleich des Ruhepotentials durch Semipermeabilitätsverlust verdankt. Die Zerstörung der Semipermeabilität betrifft oft zunächst, oder in einigen Fällen überhaupt nur die äußere Plasmagrenzschicht, das „Plasmalemma“; der Vakuole kann also noch weiterhin osmotisch Wasser entzogen werden, und aus hypotonischen Lösungen kann sie selber weiterhin Wasser aufnehmen. Findet die Permeabilitäts-erhöhung auch im Tonoplasten statt, so können ansehnliche Flüssigkeitsmengen aus der Vakuole in das Plasma übertreten (Vakuolenkontraktion) oder sogar in die Umgebung gelangen (Reizplasmolyse). Freilich sind an diesen Flüssigkeitsabgaben nicht immer nur Permeabilitäts-erhöhungen beteiligt, sondern oft auch kolloidchemische Vorgänge (Synaerese), die zur Freisetzung von Wasser führen; solche Umwandlungen haben wir früher schon kennengelernt [PRÁT; WEBER; BÜNNING (2)].

Alle diese Wirkungen sind besonders stark, wenn es in einzelnen Zellen zur Durchmischung der Bestandteile gekommen ist; dann finden natürlich physikalische und chemische Reaktionen zwischen Bestandteilen statt, die normalerweise räumlich voneinander getrennt sind. Stoffe werden aus vorher von semipermeablen Membranen umschlossenen Räumen

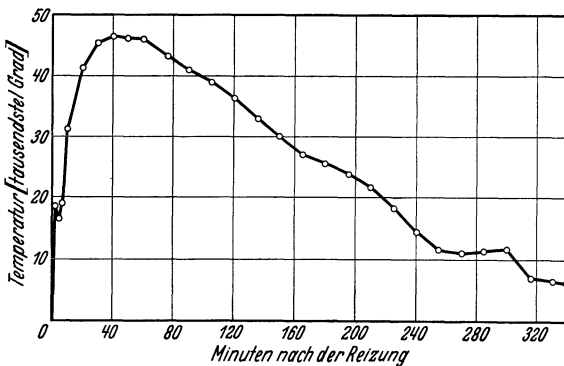


Abb. 107. Aktionstemperatur als Ausdruck der Atmungssteigerung nach mechanischer Verletzung eines Epikotyls von *Vicia Faba*. Abszisse Zeit in Minuten. Ordinate Temperatur in 0,001° (also Temperaturerhöhung gegen den Ausgangszustand). Nach DRAWERT.

freigesetzt; diese Stoffe, sowie die bei den neu eingeleiteten Reaktionen entstandenen, wirken auf die angrenzenden Zellen, rufen dort ebenfalls Schädigungen hervor und bedingen bereits hierdurch eine Ausbreitung der Schädigung und Reizwirkung über größere Strecken; wissen wir doch, daß beispielsweise der Zellsaft auf das Binnenplasma schädigend wirkt.

Vermöge einer Selbstregulation setzen dann, wie wir schon erörtert

haben, restituierende Vorgänge ein. Die Atmung wird gesteigert, so eine erhöhte Energielieferung eingeleitet und durch diese intensive Lebens-tätigkeit die Beseitigung der Schäden ermöglicht. Die Atmungssteigerung

ist dabei begrifflicherweise um so ansehnlicher und um so länger dauernd, je stärker die zu beseitigenden Schäden sind. Sie kann (gemessen an der Kohlensäureabgabe oder an der Wärmebildung) weniger als eine Stunde dauern, aber auch mehrere Stunden oder Tage (THIESSEN; DRAWERT) (Abb. 107, vgl. auch S. 24).

Es leuchtet ein, daß eine durch starke mechanische Beeinflussung hervorgerufene Schädigung nicht nur zur Turgorsenkung, sondern auch — wenn es sich um wachsende Organe handelt — zur Wachstumshemmung führen muß. Bei der Verletzung eines Gewebes findet man sehr häufig zunächst eine Verkürzung, die der Verwundung unmittelbar folgt; in vielen Fällen läßt sich dabei der Austritt von Flüssigkeit aus den Zellen in die Interzellularen feststellen

(Folge der Permeabilitätserhöhung!). An Wurzeln, die genügend lichtdurchlässig sind, kann man diese Reaktion schon nach ziemlich unbedeutend erscheinender mechanischer Einwirkung (Reiben zwischen den Fingern) beobachten (NICOLAI). Nach einigen Minuten beginnt dann die Wiederaufnahme der Flüssigkeit; die Semipermeabilität ist also wiederhergestellt, das Wachstum jedoch begrifflicherweise noch verzögert. Erst nach einer  $\frac{1}{2}$  Stunde oder nach mehreren Stunden beginnt auch der Wiederanstieg der Wachstumsgeschwindigkeit. Die Wachstumsgeschwindigkeit erhöht sich dabei in vielen Fällen schließlich sogar über den ursprünglichen Wert (Abb. 108, 109.) Das haben wir schon früher erwähnt und als Folge der verstärkten Atmung gedeutet. —

Außerdem schließt jede Verletzung des Gewebes normalerweise auch noch die Auslösung der im vorigen Abschnitt besprochenen Alles-oder-Nichts-Erregung ein, die jetzt aber natürlich mengenmäßig mit ihren Folgen hinter den viel stärkeren der Beschädigung zurücktritt.

**Traumatotropismus.** Da sich die Wundwirkung zwar etwas, aber doch meist nicht über die ganze Pflanze ausbreitet, und bei einseitiger Reizung auch nicht notwendig die antagonistische Flanke in Mitleidenschaft gezogen wird, so kommt es bei einseitiger Verletzung zunächst zu einer positiv-traumatotropischen Krümmung, also zu einer Krümmung, bei der die Wundseite konkav ist, und die mehr oder weniger auf die Wundnähe beschränkt bleibt. Sie erklärt sich einerseits aus der Turgorverminderung und andererseits aus der Wachstumsverzögerung in der Wundnähe. (Manche Autoren halten es nicht für ratsam, diese Krümmung als einen Traumatotropismus zu bezeichnen, da sie zu sehr eine einfache und direkte Wirkung der Verletzung darstellt.) Die später einsetzende Wachstumsförderung führt dann, oft erst nach einigen Stunden, zu negativen Krümmungen, die jedoch fehlen können, z. B. dann, wenn auch die

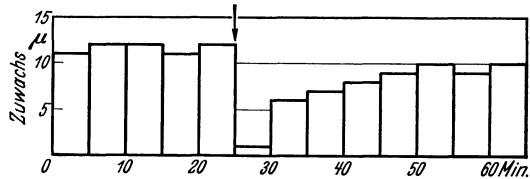


Abb. 108. Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit einer Keimwurzel von *Vicia Faba* nach starker elektrischer Reizung. Der Pfeil gibt den Zeitpunkt der Reizung an. Abszisse Zeit in Minuten, Ordinate Zuwachs in  $\mu$ . Nach DRAWERT.

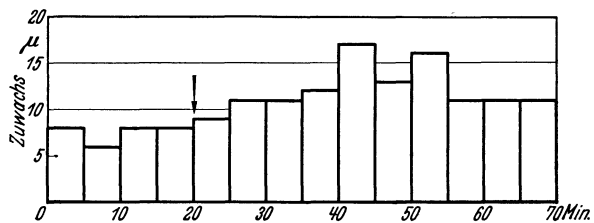


Abb. 109. Wie Abb. 108, jedoch schwache elektrische Reizung. Vorübergehende Wachstumsförderung. Nach DRAWERT.

der Wunde gegenüberliegende Seite im Wachstum gefördert wird. Die Reizwirkung breitet sich in manchen Fällen bis zur Gegenseite aus, kann dort aber zumeist keine ansehnliche Hemmung mehr bedingen, sondern nur eine Förderung, die dann die negativ traumatotropische Krümmung hemmt oder sogar die anfängliche positive Krümmung unterstützt [STARK (2); BÜNNING (1); BEYER, WEIMANN].

Übrigens sind früher oft auch Krümmungen als traumatotropisch bezeichnet worden, die, wie spätere Untersuchungen lehrten, ihre Entstehung einer indirekten Wirkung der Wunde verdanken: Ein Einschnitt hemmt den Transport der für das Wachstum notwendigen Stoffe, namentlich den Transport der Wuchshormone; auch dadurch müssen natürlich zur Wunde gerichtete Krümmungen entstehen, bei denen die Wundseite konkav wird. Die eigentlichen traumatotropischen Krümmungen sind also oft verdeckt.

**Nekrohormone.** Zu den Substanzen, die von den beschädigten oder abgestorbenen Zellen abgegeben werden, und die auf die angrenzenden Zellen einwirken, gehören vor allem auch solche, die die Zellteilung fördern. Durch HABERLANDT's (2) Untersuchungen sind wir über die Existenz solcher Wundhormone (Nekrohormone) unterrichtet. Wird die Wundfläche des verletzten Gewebes gewaschen, so werden die Teilungen in den angrenzenden Schichten erheblich eingeschränkt, weil nunmehr die beim Verletzen entstandenen teilungsauslösenden Stoffe weitgehend fortgespült wurden (Abb. 110). Im allgemeinen handelt es sich nicht nur um eine Teilungsförderung, sondern zugleich wird auch die Zellstreckung, aber in wesentlich geringerem Maße, gefördert.

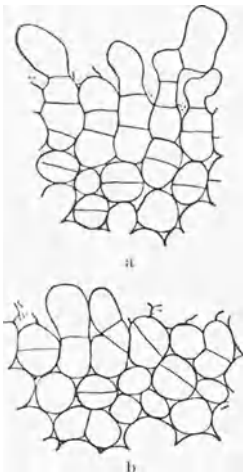


Abb. 110 a und b. Zellteilungen unter der Wundfläche einer Kohlrabiknolle. a Wundfläche nicht abgespült. b Wundfläche mit Wasser abgespült (weniger Teilungen).  
Nach HABERLANDT.

Die Wachstums- und Teilungsförderung durch Verwundungen ist in manchen Fällen auch schon ohne mikroskopische Untersuchung erkennbar. So bei der Ausbildung des Wundkorks, die einen wichtigen Vorgang der Wundheilung darstellt. Oder bei der Entstehung eines Kallus, an der sich ebenso wie bei der Wundkorkbildung nicht nur Zellen beteiligen können, die schon vor der Verwundung meristematisch waren; der Wundreiz veranlaßt auch die Zellen, die bereits ihre normale definitive Größe erreicht hatten, und normalerweise keine weiteren Teilungen vollführt hätten, zu erneutem Wachstum und erneuten Teilungen. Auch die Kallusbildung ist ja für den Wundverschluß wichtig.

Ob es sich bei den Nekrohormonen, die für die erneuten Teilungen verantwortlich gemacht werden, chemisch immer um ein und dieselbe Substanz handelt, erscheint recht zweifelhaft. Offenbar werden bei der Verwundung und Abtötung verschiedenartige Substanzen gebildet oder freigesetzt, die eine derartige Wirkung auf die Nachbarzellen entfalten können. Eine von ihnen wurde kürzlich weitgehend analysiert (BONNER und ENGLISH). Als ein geeignetes Testobjekt zur Prüfung der Wirksamkeit der gewonnenen Präparate hat sich das Parenchym der *Phaseolus*-Perikarprien erwiesen (WEHNELT). Der Ester der ermittelten Substanz, die eine Säure ist, hat die Zusammensetzung  $C_{11}H_{17}O_4N$  (einschließlich einer beim Verestern eingeführten Methylgruppe); die Substanz wurde als Traumatol bezeichnet. Aber dafür, daß wir es in anderen Fällen vorwiegend mit anderen Substanzen zu tun haben, sprechen vielseitige Erfahrungen. Schon HABERLANDT hat eine Spezifität nachgewiesen: Die

Säfte einer Pflanze wirken zwar auch auf andere Arten derselben Familie oft teilungsauslösend, jedoch nicht auf Arten anderer Familien. Bereits innerhalb einer Familie bestehen Unterschiede; z. B. ist der Gewebesaft von *Bryophyllum crunatum* und *Crassula lactea* bei *Echeveria* unwirksam [HABERLANDT (2, 3)]. Die Wundhormone der einzelnen Arten lassen sich auch durch ihre unterschiedliche Löslichkeit, Hitzebeständigkeit und andere leicht feststellbare Eigenschaften voneinander unterscheiden. So mag die Annahme, daß neben jenem Traumatine in anderen Fällen die beim Absterben auftretenden Eiweißabbauprodukte als Wundhormone wirksam sind, durchaus berechtigt sein. Speziell Tyrosin soll diese Funktion in manchen Fällen übernehmen (ORSÓS).

Die Ermittlung der chemischen Natur dieser Teilungshormone wird dadurch erschwert, daß zahlreiche Substanzen, die mit den gesuchten bestimmt nicht identisch sind, in nicht zu geringen Konzentrationen teilungsauslösend wirken. Dabei handelt es sich, wie z. B. wohl bei der Teilungsauslösung durch Hormone der Zellstreckung, um indirekte Wirkungen, die zustande kommen, weil die angewandten Konzentrationen bereits schädigend wirken und somit die Freisetzung der eigentlichen Nekrohormone ermöglichen.

Es ist sichergestellt, daß die Teilungshormone nicht etwa nur bei tödlich wirkenden Verwundungen freigesetzt werden, sondern auch schon bei viel schwächeren Eingriffen, z. B. durch Druck oder Reibung der Zellen. Selbst die schwachen Reizungen, die überhaupt nicht zu eigentlichen Schädigungen, sondern nur zur Auslösung der normalen Alles-oder-Nichts-Erregung führen, sind mit der Bildung zellteilungsauslösender Substanzen verbunden. Die bereits genannte „Erregungssubstanz“ hat sich nämlich in dieser Hinsicht ebenfalls als wirksam erwiesen. Allerdings bedarf es, wenn der Pflanze nicht konzentrierte Präparate geboten werden, mehrfach wiederholter Reizung, um die erforderliche Überschwemmung der Pflanze mit der Erregungssubstanz zu ermöglichen. Auch die Untersuchungen über die chemische Natur dieser Erregungssubstanz haben zu dem Ergebnis geführt, daß sie bei den einzelnen Arten nicht übereinstimmt [UMRATH und SOLTYS; UMRATH (5)]. Die bisher analysierten Erregungssubstanzen sind mit dem Traumatine nicht identisch. Da aber auch Verwundungen Erregungsvorgänge auslösen, also zur Bildung der Erregungssubstanz führen, darf die Erregungssubstanz zum mindesten als eine Komponente der Wundhormone betrachtet werden.

## 2. Wirkung von Berührungs- und Stoßreizen.

**Haptotropismus.** Die eben genannte Beziehung zwischen Erregungssubstanzen und Wundhormonen bildet wieder einen Hinweis darauf, daß wir die normale Reizung in mancher Hinsicht als einen harmlosen Grenzfall der Schädigung betrachten dürfen. Daher darf es uns auch nicht wundern, daß eine durch Stoß oder Reibung vorgenommene mechanische Reizung vielfach ähnliche Wirkungen hat, wie eine Verletzung. So kann eine durch Berührung bedingte einseitige Turgorsenkung oder Wachstumshemmung zu positiv thigmotropischen (= haptotropischen) Krümmungen führen; die sekundär, als Ausdruck der Folge der restituierenden Vorgänge, einsetzende Wachstumsbeschleunigung kann später zu negativen Krümmungen führen. Die Wachstumsbeschleunigung tritt wieder um so früher und stärker ein, je schwächer die durch die Berührung bedingte Schädigung war. Bei sehr schwachen mechanischen Reizen werden (wenn überhaupt noch eine Wirksamkeit besteht) nur die normalen (dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgenden) Erregungsvorgänge ausgelöst;

auch sie können zu Turgor- und Wachstumsänderungen führen, die thigmotropische Krümmungen zur Folge haben.

Namentlich an Keimpflanzen, deren Turgor und Wachstum sich naturgemäß leicht beeinflussen lassen, sind solche thigmotropischen Krümmungen erzielbar. STARK (1) hat ihre weite Verbreitung gezeigt. Zur Reizung genügt das Streichen mit Holzstäbchen oder anderen festen Gegenständen. — Für diese Reaktionen ist das WEBERSche Gesetz in groben Zügen gültig: Werden zwei gegenüberliegende Flanken gereizt, so kommt es für den Erfolg der Reizung nicht auf den absoluten, sondern auf den relativen Reizunterschied beider Flanken an.

Wird z. B. eine Seite eines *Panicum*-Keimlings 2mal, die gegenüberliegende 1mal mit einem Holzstäbchen gestrichen, so ist im Durchschnitt gerade noch eine positive Krümmung feststellbar. Wird dagegen eine Seite 20mal, die gegenüberliegende 19mal gestrichen, so führt der Reizüberschuß der einen Seite (obwohl er absolut ebenso groß ist wie beim vorgenannten Versuch) nicht mehr zur Reaktion. Dagegen wird eine ebenso starke Reaktion wie beim erstgenannten Versuch erreicht, wenn eine Flanke 5mal, die andere 1mal bzw. eine Flanke 100mal, die andere 20mal gestrichen wird, wenn also der relative Unterschied 5:1 beträgt.

Diese Gültigkeit des WEBERSchen Gesetzes bedeutet nicht mehr, als daß der Erfolg eines bestimmten Reizbetrages immer geringer wird, je mehr durch vorhergehende Reizung schon ein mehr oder weniger großer Teil der überhaupt möglichen Plasmazustands- und Wachstumsänderungen hervorgehoben worden ist; aber das ist ohnehin selbstverständlich und besagt, wie wir sahen, nicht einmal etwas gegen die Annahme, daß die Einzelzellen hier nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz reagieren. Wegen der bei Berührungsreizen allgemein auftretenden Aktionsströme und wegen der engen Verwandtschaft zu den Bewegungen der „Sensitiven“ ist es sogar sehr wahrscheinlich, daß bei der thigmotropischen Reizung Alles-oder-Nichts-Reaktionen der Einzelzelle entscheidend sind (wenn nicht so stark gereizt wird, daß außerdem Schädigungen eintreten). — Auch die Gültigkeit des Resultantengesetzes bei diesem Thigmotropismus ist nicht allzu interessant: Werden zwei einander nicht genau gegenüberliegende Flanken gereizt, so entspricht die Krümmungsrichtung der Resultanten; sie liegt also (bei gleichstarker Reizung beider Flanken) in der Mitte zwischen den beiden Reizangriffsrichtungen oder (bei stärkerer Reizung einer Flanke) der Angriffsrichtung der stärkeren Reizung genähert. Die Gültigkeit des Resultantengesetzes ist eine zwangsläufige Folge erstens der Abhängigkeit der Reaktionsstärke von der Reizstärke und zweitens der Tatsache, daß die Reizleitung jedenfalls in der Querrichtung nicht sehr weit erfolgt (sonst wären ja auch so starke Krümmungen gar nicht möglich).

Übrigens ist die Ausbreitung der Reizwirkung auch in der Längsrichtung der Keimlinge meist ziemlich unbedeutend. Die Reaktion beschränkt sich also auf die Reiznähe. Welcher Natur die nur über wenige Millimeter erfolgende Leitung ist, wissen wir nicht genau; jedenfalls ist die *Erregungsleitung* bei jungen Keimlingen meist erst wenig ausgebildet [UMRATH (2)]; dagegen ist ein Transport von Erregungssubstanz wohl in allen Fällen möglich.

### 3. Sonderfälle starker Seismoreaktionen.

**Überblick** [PFEFFER; BÜNNING (4)]. Die nach mechanischer Reizung ablaufenden Vorgänge lassen sich, obwohl sie im grundsätzlichen in allen Pflanzen mehr oder weniger ähnlicher Natur sein werden, viel leichter

bei einigen Sonderfällen studieren, in denen sie extrem ausgebildet sind. In diesen extremen Fällen kann sowohl die Reizaufnahme besonders erleichtert, als auch die Erregbarkeit des Plasmas, und ferner die Fähigkeit zu Bewegungsreaktionen besonders gut sein. Solche Extremfälle finden wir einerseits bei der Seismonastie der „Sensitiven“ oder der reizbaren Staubfäden und Narben, andererseits bei der Thigmonastie und dem Thigmotropismus, etwa dem der Ranken. Wir betrachten hier zunächst die Pflanzen mit besonders gut ausgebildeter seismischer Reaktionsfähigkeit.

Die seismisch bedingten Reaktionen beruhen zumeist darauf, daß der Stoßreiz (also die Erschütterung) Zellvorgänge auslöst, die zu Turgorsenkungen führen, seltener kommt es später dann auch noch zu Wachstumsänderungen. Zu den vermittelnden Plasmavorgängen gehört in allen Fällen die Alles-oder-Nichts-Erregung. Wir verschaffen uns hier zuerst einen Überblick über die wichtigsten Fälle.

Die Mimose hat von jeher das meiste Interesse beansprucht. — Sie hat doppelt gefiederte Blätter (Abb. 111). Der primäre Blattstiel ist durch ein basales Gelenk, das den für Bewegungsgelenke typischen Bau zeigt, mit dem Stamm verbunden. Bei einer Reizung senkt sich der primäre Blattstiel, indem sich das Gelenk auf der Unterseite verkürzt, auf der Oberseite verlängert. Von diesem primären Blattstiel gehen vier sekundäre aus, die jeder eine große Zahl von Blättchen tragen. Bei einer Reizung nähern sich diese vier Sekundärstiele durch entsprechende Reaktionen ihrer Gelenke. Die Blättchen klappen, ebenfalls durch gegensätzliche Längenänderung zweier Flanken ihrer Gelenke, nach oben. Auffällig ist bei der Mimose die über weite Strecken, oft durch die ganze Pflanze hindurchgehende „Reizleitung“. — Die Reaktion beginnt, nachdem eine Latenzzeit

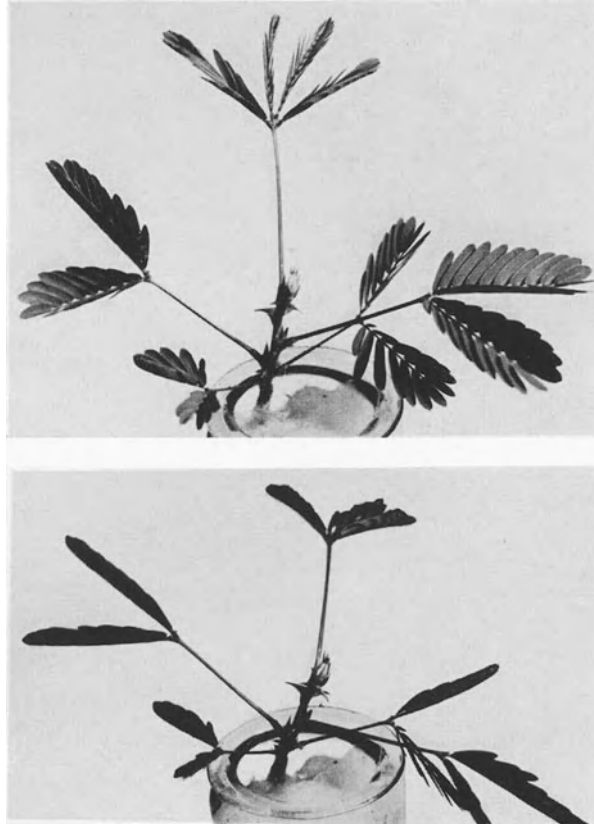


Abb. 111. *Mimosa pudica*. Keimpflanze, schräg von oben gesehen. Das obere Bild zeigt die Pflanze vor der Reizung; nur das älteste (im Gegensatz zu den jüngeren schon vier Sekundärblattstiele zeigend) ist 10 Minuten vor der Aufnahme gereizt worden und befindet sich im Stadium der rückläufigen Bewegung. Das untere Bild zeigt die gleiche Pflanze unmittelbar nach einer Reizung aller Blätter. Die Blättchen sind nach oben zusammengeklappt; die sekundären Blattstiele haben sich genähert und die primären Blattstiele gesenkt (die Reaktion der primären Blattstiele ist beim Blick schräg von oben natürlich nur wenig erkennbar). Etwas verkleinert.

von 0,1—1 Sekunde verstrichen ist. Hohe Temperatur kürzt die Latenzzeit ab, niedrige verlängert sie. Die Reaktion selber erfordert mehrere



Abb. 112. *Dionaea muscipula*. Einige Fangblätter geschlossen, andere geöffnet. Natürliche Größe.

Sekunden; sie wird gleich nach der Erreichung der Endlage von der Rückkrümmung abgelöst, die das Blatt etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde später wieder in die alte Lage gebracht hat.

Wesentlich schneller verlaufen die Reaktionen bei der Droseracee *Dionaea muscipula*. Die Blattspreite besitzt zwei Flügel, die nach einer Reizung der Innenflächen, besonders leicht nach einer Berührung der dort stehenden steifen Borsten, unter günstigen Außenbedingungen in Bruchteilen einer Sekunde zusammenklappen können (Abb. 112). Die Hälften greifen dann mit ihren Randzähnen ineinander und so können Insekten gefangen werden, die dann durch ein



Abb. 113.

Abb. 113. *Berberis*blüte. Die Blütenhülle sowie vier der Staubgefäße wurden entfernt. Von den beiden verbliebenen Staubgefäßen wurde eines (im Bild links) durch Berührung an der empfindlichen Zone der Basisoberseite gereizt. Etwa 3fach vergrößert.

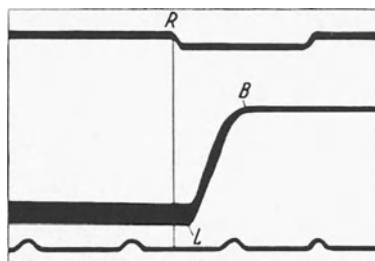


Abb. 114.

Abb. 114. *Berberis vulgaris*. Darstellung des Bewegungsverlaufs nach einer photographischen Registrierung. Oben: Reizsignal; *R* Reizbeginn. *L* Ende der Latenzzeit (0,04 Sekunden), *B* Ende der Reaktion (0,15 Sekunden nach dem Reiz). Unten 4 Zeitmarken in  $\frac{1}{6}$  Sekunden Abstand. Nach COLLA.

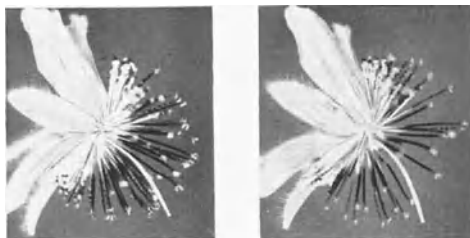


Abb. 115. *Sparmannia africana*. Staubgefäße (bzw. Staminodien) links ungeriezt, rechts seismisch gereizt. Natürliche Größe.

abgeschiedenes Drüsensekret verdaut werden. Die Droseracee *Aldrovandia* verhält sich ganz ähnlich wie *Dionaea*.

Weniger auffällig sind die Seismoreaktionen einiger Staubfäden und Narben. Die Staubgefäße von *Berberis* und *Mahonia* krümmen sich nach einer Stoßreizung der Basis der inneren Filamentseite zum Blüteninnern. Die Bewegung erfolgt überaus schnell, meist in

weniger als  $\frac{1}{10}$  Sekunde und die Latenzzeit ist unter günstigen Außenbedingungen oft noch kürzer (Abb. 113, 114). Bei den Staubfäden von *Sparmannia* und von *Helianthemum* ist nur die Basis der Außenseite empfindlich. Die Krümmung findet demgemäß, da sie durchweg nur durch

Turgorsenkung, also Verkürzung der gereizten Seite entsteht, nach außen statt (Abb. 115, 116). Latenzzeit und Reaktionsdauer stimmen ungefähr mit denen der Mimose überein (Abb. 116). Bei *Sparmannia* ist auch eine Reizleitung von einem Staubfaden zu den angrenzenden möglich, jedoch nur innerhalb jedes Staubfadenbüschels; von einem Büschel zum angrenzenden findet keine Leitung statt. Bei *Helianthemum* fehlt (ebenso wie auch bei *Berberis*) die Leitung zu benachbarten Staubfäden. Unter den Kompositen haben sehr viele Arten reaktionsfähige Staubfäden; am besten wurde *Centaurea* mit ihren besonders großen Staubfäden untersucht. Die Staubbeutel sind, wie bei allen Kompositen, zu einer Röhre verwachsen, innerhalb der der Griffel steht. Die Filamente sind nicht miteinander verwachsen; sie sind vor einer Reizung stark nach außen gewölbt. Durch den Reiz wird eine ansehnliche Kontraktion bedingt, an der alle Flanken des

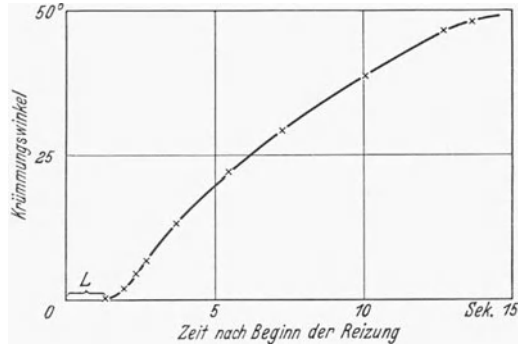


Abb. 116. *Helianthemum vulgare*. Verlauf der seimonastischen Reaktion eines Staubfadens. Nach der 1 oder etwas mehr als 1 Sekunde betragenden Latenzzeit beginnt die Krümmung, die etwa 2—3 Sekunden nach der Reizung die maximale Geschwindigkeit zeigt; aber erst nach 15—20 Sekunden beendet ist.

Staubfadens, wenn auch nicht alle gleich stark, beteiligt sind. Die Wölbung geht während der Kontraktion zurück. Die Kontraktionsbewegung führt übrigens dazu, daß Pollen am Griffel abgestrichen wird; darin wurde oft die Bedeutung der Bewegung gesehen. Die Latenzzeit beträgt weniger als eine Sekunde, die Kontraktionsdauer wenige Sekunden, die Rückbewegung (wie in allen Fällen seimonastischer Bewegungen) mehrere Minuten. Die Reizleitung ist auch bei *Centaurea* schlecht ausgebildet; sie geht nie von einem Staubfaden zum benachbarten; schon innerhalb ein und desselben Fadens ist sie oft langsam und unvollständig.

Ferner sind noch die Narben mehrerer Blüten erwähnenswert. Dabei handelt es sich um Narben mit zwei Lappen, die sich nach einer Berührung ihrer Innenflächen zusammenlegen, ein Vorgang, der wieder mehrere Sekunden in Anspruch nimmt, während die Rückkrümmung oft erst nach  $\frac{3}{4}$  Stunden beendet ist. *Mimulus*, *Martynia* und *Incarvillea* können als Beispiele genannt werden (Abb. 117).

Endlich sind auch die Kronblätter mehrerer Pflanzen seimonastisch reaktionsfähig, so die einiger *Gentiana*-Arten.

Eine Vollständigkeit kann diese kurze Zusammenstellung schon darum nicht beanspruchen, weil bei weiterem Suchen immer mehr auch die weniger deutlichen Fälle bemerkbar würden, und wir dann fast überall im Pflanzenreich derartige Reaktionen auffinden könnten.

Daß sich die genannten Pflanzen durch eine hohe Reaktionsfähigkeit auszeichnen, erklärt sich vor allem aus ihrem vorteilhaften anatomischen

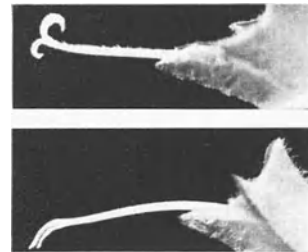


Abb. 117. *Mimulus luteus*. Die Kronblätter wurden entfernt, während der Kelch stehen blieb. Bei der oberen Blüte ist die Narbe ungereizt; bei der unteren mechanisch gereizt. (Die etwas unterschiedliche Stellung der Griffel ist zufällig und hat mit der Reizbewegung nichts zu tun.) Etwa 2fach vergrößert.



Bau. Es sind Bewegungsgewebe vorhanden, in denen sich kein Festigungsgewebe findet. Besonders deutlich wird das bei der Ausnutzung der auch für andere Bewegungen wichtigen Gelenke; die Gefäßbündel sind dann nach innen verlagert und das Bewegungsgewebe ist so gebaut, daß

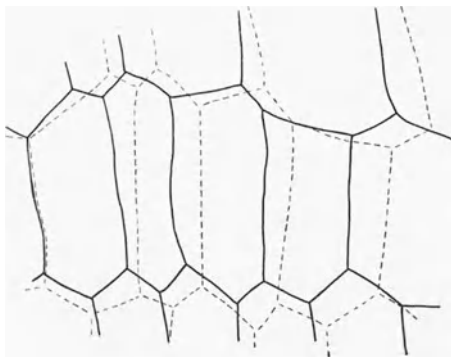


Abb. 118. Zellen des Bewegungsgewebes von *Phaseolus multiflorus* vollturgeszent (- - -) und entspannt (—). Aus dem Längsschnitt des Gelenks. Die Form der Zellen ermöglicht, daß schon bei geringer Turgoränderung eine starke Änderung der Länge der betreffenden Gelenkflanke eintritt. (Die Längsrichtung des Gelenks entspricht der Richtung von links nach rechts im Bild.) Nach M. BRAUNER.

aber nicht zum Wesen dieser Reizbarkeit; an einigen Objekten, so bei *Dionaea*, sind auch Wachstumsänderungen beteiligt („Nutationsbewegungen“). Ebenso ist es im Prinzip belanglos, daß die Turgorschwankung gewöhnlich in einer Turgorsenkung besteht; in einzelnen Fällen erfolgen auch Turgorsteigerungen.

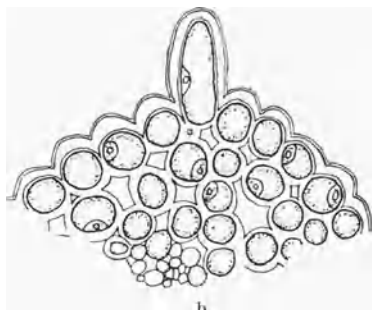
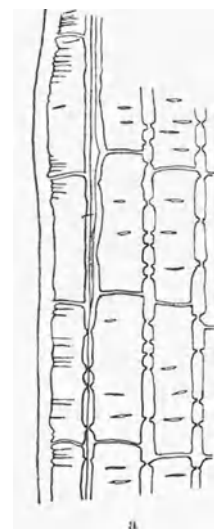


Abb. 119 a und b. *Centaurea jacea*. Längsschnitt (a) und Querschnitt (b) durch das Bewegungsgewebe des Staubfadens. Nach HABERLANDT.

Turgorschwankungen leicht zu Dimensionsänderungen in der Längsrichtung führen (Abb. 118 und 69). In anderen Fällen zeichnen sich die Zellen des Bewegungsgewebes dadurch aus, daß ihre Wände sehr dehnbar sind, also bei einer Verminderung der Turgeszenz eine ansehnliche Verkürzung erleiden. Das trifft besonders deutlich für die *Centaurea*-Fäden zu; die Zellen des Bewegungsgewebes verkürzen sich hier bei einer völligen Aufhebung der Turgeszenz (die allerdings durch Reizung nicht erreichbar ist) oft um 40—50% (Abb. 119).

Die genannten Seismoreaktionen stellen zumeist Variationsbewegungen dar, d. h. sie entstehen durch Turgorschwankungen. Das gehört

Recht belanglos ist es ferner, daß die Bewegungen in einigen Fällen Nastien, in anderen Tropismen sind. Man kann sogar durch geringfügige Veränderungen in

den Außenbedingungen aus einem nastisch reagierenden Objekt ein tropistisch reagierendes machen. Voraussetzung dafür, daß die Reaktion tropistisch verlaufen kann, ist zunächst einmal, daß eine allseitige Empfindlichkeit besteht; und aus deren häufigen Fehlen erklärt sich das Vorwiegen nastischer Reaktionen (die auch dann entstehen, wenn zwar alle

Seiten empfindlich sind, aber eine Seite vermöge ihres anatomischen Baus stärkere Reaktionen auszuführen vermag). Entscheidend dafür, ob die Reaktion eines allseitig reaktionsfähigen, aber nicht allseitig gleich stark reaktionsfähigen Organs nastisch verläuft, ist natürlich die Möglichkeit einer guten Reizleitung. Fehlt diese oder wird sie durch ungün-

stige Bedingungen unterdrückt, so bleibt die Reaktion auf die Reizseite beschränkt und es kommt demgemäß bei lokalisierter Reizung einer Flanke zur tropistischen Krümmung, die aber dann, wenn die Leitung doch noch langsam zu den anderen Flanken übergreift, allmählich mehr oder weniger nastisch werden kann.

Von der Reizleitung hängt es auch ab, ob die Reaktion des ganzen Organs dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgt. Die Einzelzelle reagiert, soweit unsere Erfahrungen ein Urteil zulassen, stets nach diesem Gesetz, in den meisten Fällen auch ein ganzes Organ. Wenn die Reizleitung fehlt oder nur schwach ausgebildet ist, hängt die Reaktionsstärke des ganzen Organs wesentlich von der Anzahl der reagierenden Zellen ab.

Die Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes für die Reaktion der Einzelzelle deutet schon darauf hin, daß die Seismoreaktionen durch Vermittlung der typischen Erregungsvorgänge entstehen, die wir ausführlich besprochen haben. Wir finden demgemäß auch beim Studium der Bewegungsreaktion ein absolutes und relatives Refraktärstadium (Abb. 120). Dabei ist aber zu bemerken, daß das für die Bewegungsreaktion ermittelte absolute und relative Refraktärstadium nicht notwendig mit dem aus dem Verlauf der Erregungsvorgänge selber, etwa durch das Studium der Aktionsströme ermittelten übereinstimmen muß. Oft sind schon neue Aktionsströme möglich, wenn das Organ noch nicht wieder reaktionsfähig ist. Das heißt, nur Erregungsvorgänge bestimmter Stärke können Reaktionen auslösen. — Einige Zahlen mögen für normale Außenbedingungen und für eine Temperatur von etwa 20° die Reaktion bei einigen wichtigen Objekten charakterisieren. Unter „Bewegungsdauer“ ist dabei die Zeit bis zur Erreichung der maximalen Reizlage verstanden.

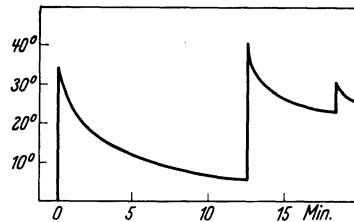


Abb. 120. Berberis-Staubfaden. Mehrfache Stoßreizung. Abszisse: Zeit nach der 1. Reizung. Ordinate: Bewegungsreaktion (Krümmungswinkel). Der 2. Reiz (12,5 Minuten nach dem 1.) liegt schon außerhalb des Refraktärstadiums, daher bedingt er eine gleich starke Reaktion wie der 1. Der 3. Reiz (6 Minuten nach dem 2.) fällt noch in das relative Refraktärstadium, daher bedingt er eine geringere Reaktion.

Objekt	Latenzzeit Sek.	Bewegungs- dauer Sek.	Rück- krümmungs- dauer Min.	Refraktärstadium der Bewegungsreaktion	
				Absolutes	Relatives
				Min.	Min.
<i>Mimosa</i> , Blattgelenk . . . .	0,1 —1	10—20	10—15	2	5—10
<i>Berberis</i> , Staubfaden . . . .	0,04—0,1	0,1	10—15	4—5	7—9
<i>Sparmannia</i> , Staubfaden . .	0,8	10—15	10—15	2	5—10

Erhebliche Unterschiede finden wir bei anderen Pflanzen ebenfalls vor allem in der Bewegungsdauer und in der Latenzzeit, während rückläufige Bewegung und Refraktärstadium in den meisten Fällen ähnlich sind. Das gesamte Refraktärstadium, also die Summe von absolutem und relativem, beträgt auch sonst in der Regel 10—15 Minuten.

Nach diesem Überblick wollen wir nunmehr eine mehr in die Einzelheiten gehende Analyse versuchen.

**Mechanik.** Daß die Bewegungen zumeist auf einer Turgorherabsetzung beruhen, wird nicht nur an der Volumenverminderung der Gewebe deutlich (die ja auch bei konstantem Zellvolumen auf Kosten der Interzellularen erreicht werden könnte), sondern fernerhin an der Erschlaffung des

Organs, die aus der zunehmenden Biegungsfähigkeit auch quantitativ bestimmbar ist. Beim *Mimosa*-Gelenk nimmt die Biegungsfähigkeit, gemessen an dem mit einer bestimmten durchbiegenden Kraft erreichten Winkel, während der Reaktion um das 2—3fache zu. PFEFFER errechnete aus der Energie der Bewegung der *Mimosa* eine Turgorsenkung um 2—3 Atm. Die Turgeszenz wird aber fast nie ganz aufgehoben, vielmehr bleiben die Zellwände immer noch ziemlich stark gespannt, so daß durch eine Plasmolyse oder auch schon durch eine erneute, vor Beendigung der Rückkrümmung vorgenommene Reizung eine noch stärkere Kontraktion erreicht werden kann. Die Volumenverringering der reagierenden Zellen beträgt nicht selten 20—30 % des Ausgangsvolumens, so bei *Centaurea*; sie kann aber in anderen Fällen so gering sein, daß ihre Existenz (wohl zu Unrecht) angezweifelt worden ist. Der Flüssigkeitsaustritt kann in manchen Fällen, so bei den *Sparmannia*-Staubfäden und den *Mimulus*-Narben mikroskopisch beobachtet werden. Die Flüssigkeit wird oft nicht nur in die Interzellularen, sondern teilweise auch in die Zellwände abgeschieden, die dadurch dann aufquellen. Es kommt sogar vor, daß die abgeschiedene Flüssigkeit nach außen abgegeben wird. Dann läßt sich nachweisen, daß zum Teil auch gelöste Substanzen mit abgeschieden werden. Schon daraus folgt, daß die Ursache der Flüssigkeitsabscheidung in einem (partiellen) Semipermeabilitätsverlust, also in einer Permeabilitätserhöhung besteht. Aber noch mit anderen Methoden kann diese Permeabilitätserhöhung nachgewiesen werden. Bei den reizbaren Narben von *Mimulus* erleichtert die Reizung das Eindringen von Glycerin. Das äußert sich darin, daß gereizte Narben, die in Glycerin und nachher in Wasser gelegt werden, sich dort schneller und weiter wieder öffnen als ohne die genannte Vorbehandlung; es muß also Glycerin in die Zellen der gereizten Narben eingedrungen sein. Bei mehreren Objekten ist nachgewiesen worden, daß Ammoniak- und Essigsäuredämpfe das Anthozyan der gereizten Zellen schneller verfärben, die Dämpfe also offenbar leichter eindringen als bei ungeritzten Zellen. Wichtig sind auch noch die Beobachtungen von BLACKMAN und PAINE: Taucht man Mimosengelenke in ein Leitfähigkeitsmeßgefäß mit Wasser, dessen Leitfähigkeit alle 5 Minuten gemessen wird, so beobachtet man nach der Reizung eine deutliche Zunahme der an der Leitfähigkeitssteigerung gemessenen Exosmose.

Der Semipermeabilitätsverlust ist begrifflicherweise auch mit einer Erhöhung der Wasserpermeabilität verbunden, und an dem Verlauf der Permeabilitätserhöhung für Wasser läßt sich der gesamte Permeabilitätsverlauf recht gut studieren, um so mehr als sich eine Permeabilitätserhöhung für Wasser schon viel leichter bemerkbar macht als eine Permeabilitätserhöhung für gelöste Substanzen. Um die Wasserpermeabilität zu messen, muß das Objekt in hyper- bzw. hypotonische Lösung oder in trockene bzw. in feuchte Luft übertragen werden, damit eine Abgabe oder Aufnahme von Wasser erzwungen wird. Aus der Geschwindigkeit dieser Flüssigkeitsbewegungen, die nach den durch sie bedingten Lageänderungen des Objekts beurteilt werden können, ergibt sich die Höhe der Wasserpermeabilität. Für solche Messungen ist es jedoch erforderlich, zunächst die Erregbarkeit herabzusetzen, denn sonst wäre die Permeabilitätserhöhung stets so stark, daß sie unabhängig vom Wasserzustand der Umgebung immer zur Flüssigkeitsauspressung führt. Ist die Erregbarkeit soweit herabgesetzt, daß eine Reizung praktisch nur noch die Wasserpermeabilität erhöht, so bedingt eine Reizung nicht mehr not-

wendig eine Turgorsenkung. Stimmt die Saugkraft der Umgebung mit der des Organs überein, so entsteht überhaupt keine Reaktion. Ist die Saugkraft der Umgebung größer als die der Zelle, so bedingt die Reizung eine Förderung des nach außen gerichteten Wassertransports. Ist dagegen die Zellsaugkraft höher, so bedingt der Reiz eine Förderung des nach innen gerichteten Wassertransports. Da diese Wassertransportgeschwindigkeiten ohne Reizung sehr gering sind, kann man also sagen, daß nach einer derartigen Herabsetzung der Erregbarkeit die Reizung entweder eine Bewegung in normaler Richtung oder (bei geringer Außensaugkraft) eine inverse, unter Turgorerhöhung verlaufende Bewegung bedingt (Abb. 121). Aus der jeweiligen Bewegungsgeschwindigkeit läßt sich dann der Verlauf der Permeabilitätserhöhung in den Hauptzügen erkennen. Die Permeabilität steigt gleich nach der Reizung an, erreicht sehr bald, selbst bei den langsam reagierenden *Sparmannia*-Staubfäden schon nach wenigen Sekunden, ihr Maximum und sinkt dann wesentlich langsamer wieder ab. Aber auch während der Rückkrümmung ist die Wasserpermeabilität noch ansehnlich erhöht; erst mit der Beendigung des Gesamtrefraktärstadiums hat sie wieder ihren Ausgangswert erreicht. Daraus ergibt sich, daß die äußerlich so auffälligen drei Stadien des normalen Bewegungsvorgangs: Latenzzeit, Krümmung und Rückkrümmung, nicht durch drei qualitativ verschiedene innere Zustände determiniert sind. Beim voll erregbaren und unter normalen Bedingungen stehenden Staubfaden kommt jedenfalls der größte Teil der Latenzzeit dadurch zustande, daß die Permeabilität erst allmählich so weit ansteigt, daß es zur Flüssigkeitsauspressung kommen kann. Die Rückkrümmung setzt ein, weil durch die Restitution der semipermeablen Grenzschicht und auch durch den abnehmenden Wanddruck die Flüssigkeitsauspressung immer langsamer, zugleich aber die Bedingungen für eine osmotische Wasseraufnahme durch dieselben Änderungen immer günstiger werden. Die Wiederaufnahme von Wasser ist gleich nach Beginn der Rückkrümmung auch noch dadurch begünstigt, daß zwar die Semipermeabilität wiederhergestellt, aber die Wasserpermeabilität noch sehr stark erhöht ist; so erklärt es sich, daß die erste Phase der Rückkrümmung auffällig rasch verläuft (Abb. 120, 121).

Wir brauchen hier die Bewegungsmechanik nicht im einzelnen zu erörtern, da wir schon allgemeiner dargelegt haben, wie durch Permeabilitätserhöhungen Turgorbewegungen entstehen.

**Reizaufnahme.** Die seimonastisch reaktionsfähigen Organe können besondere Einrichtungen zur Erleichterung der Reizaufnahme besitzen. Diese bestehen jedoch anscheinend nie im Vorhandensein von Zellen mit besonders empfindlichem Plasma, sondern nur darin, daß *Stimulatoren* ausgebildet sind, die die Deformation des Plasmas erleichtern. Als solche können namentlich Haare und Borsten dienen. Wie diese Deformationen zur Auslösung der Erregungsvorgänge führen, können wir noch nicht mit völliger Sicherheit entscheiden, jedoch kommt es offenbar darauf an, daß eine Plasmamembran bei der Deformation zerrissen wird. Vor allem der Tonoplast scheint durch mechanische Einwirkungen leicht zerstörbar zu sein. Es

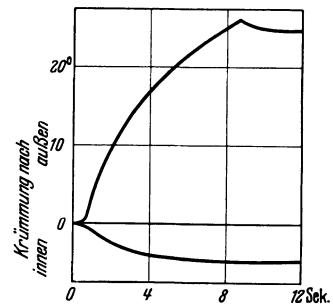


Abb. 121. *Sparmannia africana*. Seimonastische Reaktion des Staubfadens unter normalen Bedingungen (obere Kurve) und bei verminderter Reaktionsfähigkeit in feuchter Luft (untere Kurve).

ist bemerkenswert, daß auch an ganz anderen Pflanzenzellen beim Untersuchen der Eigenschaften des Tonoplasten sein leichtes Zerreißen durch Erschüttern festgestellt worden ist. Jedoch sprechen auch mehrere Erfahrungen an den seismonastisch reagierenden Pflanzen selber eindringlich dafür, daß es primär auf ein Zerreißen einer der Grenzschichten ankommt. Recht interessant ist etwa die an mehreren Objekten (*Berberis*, *Aldrovandia*) gemachte Beobachtung, daß auch eine schnelle Turgor-dehnung (im Gegensatz zu einer langsamen!), wie sie sich durch Übertragung in Wasser erreichen läßt, Erregung und Reaktion auslöst.

Man kann diesen anscheinend im Zerreißen einer Grenzschicht bestehenden Reizaufnahmeprozess deutlicher in Erscheinung treten lassen, wenn besonders stark gereizt wird, dann erfolgt nämlich schon ohne Latenzzeit eine der eigentlichen Bewegung vorhergehende Krümmung, die von jener scharf abgesetzt ist und ohne Latenzzeit eintritt; in dieser Vorreaktion bei starker Reizung kommt die direkte Wirkung der Reizaufnahme zum Ausdruck, nämlich die ohne Zwischenschaltung von Erregungsvorgängen direkt durch mechanische Zerstörung der semipermeablen Grenzschichten bedingte Flüssigkeitsabgabe. Daß sich der Reizaufnahmeprozess nur nach sehr starker Reizung in dieser direkten Weise zu erkennen gibt, ist erklärlich, weil die normale schwache Reizung die direkte Zerstörung, also den Reizaufnahmeprozess nur in ganz wenigen Zellen des Gewebes bedingt, und alle anderen Zellen des Organs nur durch Erregungsleitung erregt werden.

Mit dieser Deutung des Reizaufnahmeprozesses stimmt es auch überein, daß eine Summation unterschwelliger Stoßreize nicht möglich ist; ein Reiz führt eben entweder in mindestens einer Zelle zur Zerreißung, oder er hinterläßt überhaupt keine Wirkung.

Endlich ist es hinsichtlich dieser Ansicht über den Aufnahmevorgang noch bemerkenswert, daß er, vor allem wenn sehr stark gereizt worden ist, auch schon in elektrischen Potentialänderungen zum Ausdruck kommt, die dem eigentlichen Aktionsstrom zeitlich vorhergehen und von diesem deutlich getrennt sind. Auch in dieser Tatsache besteht ein Argument für die Auffassung, daß die Reizaufnahme in der Zerstörung einer der semipermeablen Grenzschichten besteht; denn dadurch muß ja zwangsläufig eine Aufhebung des Ruhepotentials, d. h. eine Potentialänderung bedingt werden.

**Erregung.** Diese Zerreißung einer semipermeablen Grenzschicht genügt nun offenbar, um die eigentliche Erregung zwangsläufig nach sich zu ziehen. Man kann sich das etwa so erklären, daß bei der Herstellung des Kontaktes zwischen Zellsaft und Plasma Reaktionen eingeleitet werden, die vorher, bei noch bestehender räumlicher Trennung unmöglich waren. Diese Reaktionen führen dann zur Bildung oder Freisetzung der Erregungssubstanz, die die weitere Umwandlung der Grenzschichten, also den Erregungsvorgang, bedingt. Mit der Erregungssubstanz selber und dem durch sie ausgelösten Erregungsvorgang haben wir uns ja schon in einem allgemeineren Zusammenhang beschäftigt.

Es bleibt jetzt nur noch die Frage zu klären, ob der Erregungsvorgang unmittelbar zur Auslösung der Bewegungsreaktion ausreicht, oder ob zur normalen Erregung noch weitere Plasmataktivitäten hinzukommen müssen, wenn auch Bewegungsreaktionen eintreten sollen. Die Beantwortung dieser Frage hängt weitgehend davon ab, ob man die für die Reaktion erforderliche Permeabilitätserhöhung schon als notwendigen Bestandteil des einfachen Erregungsvorganges ansieht, wie er auch an den Zellen auftritt, die keine Bewegungsreaktion zeigen. In diesem Fall (den ich selber als gegeben betrachte) würden sich die zu Bewegungsreaktionen fähigen Zellen von den anderen (etwa von *Nitella*-Internodienzellen) nur dadurch unterscheiden, daß die Permeabilitätserhöhung besonders stark ist.

Schon nach unseren allgemeinen Betrachtungen über den Erregungsvorgang ist es selbstverständlich, daß jede seismonastische Reaktion auch von Aktionsströmen begleitet ist (Abb. 122 und 99). Und wenn es auch für einen einfachen, nicht zu Bewegungsreaktionen führenden Erregungsvorgang nicht ganz sicher entscheidbar war, daß er durch eine Permeabilitätserhöhung entsteht, so darf man für die seismonastisch reagierenden Objekte mit Sicherheit aussagen, daß an der Entstehung ihrer Aktionsströme die Permeabilitätserhöhung zum mindesten beteiligt ist; in diesem Fall ist ja ohne weiteres das Schema für die Entstehung eines Verletzungsstroms (S. 119) anwendbar. Vor allem muß die ausgepreßte Flüssigkeit negativierend wirken, ebenso wie sich auch sonst durch Behandlung mit Salzlösungen eine Negativierung erreichen läßt. Daher ist es verständlich, daß die Negativität in vielen Fällen solange zunimmt, wie die Zellsaftauspressung noch andauert (Abb. 122). Jedoch ist der Aktionsstrom bestimmt nicht unbedingt an die Zellsaftauspressung gebunden, er kann ja auch ohne diese eintreten.

**Wachstumsänderungen.** Bisher haben wir nur die Turgorsenkung und ihre Ursachen bzw. Begleiterscheinungen betrachtet. Die Möglichkeit einer Turgorsteigerung an Stelle der normalen Senkung bei bestimmten experimentell geschaffenen Bedingungen wurde zwar bereits hervorgehoben, jedoch müssen wir nunmehr noch berücksichtigen, daß in einigen Fällen auch normalerweise eine Turgorsteigerung (verbunden mit einer Volumenzunahme) und sogar ein gefördertes Wachstum Teilursache der Bewegung sein kann. Schon bei der Mimose kommt die Bewegung, obwohl die Turgorsenkung der einen Flanke stets das Primäre darstellt, zum großen Teil durch Ausdehnung der gegenüberliegenden Seite zustande. Das ist leicht verständlich, weil ja nach unseren Betrachtungen über den Mechanismus der Turgorbewegung mit Hilfe von Gelenken die Entspannung der einen Seite zwangsläufig zur Saugkrafterhöhung der Gegenseite führt, diese also verstärkt Wasser aufnehmen wird (S. 89). Dieses Prinzip ist auch bei den Bewegungen von *Dionaea* und *Aldrovandia* verwirklicht; jedoch liegen die Verhältnisse hier durch die Teilnahme von Wachstumsvorgängen noch komplizierter. *Aldrovandia* ist wegen ihres einfachen Baus zur Untersuchung geeigneter als *Dionaea*. Bei beiden verläuft die Bewegung in zwei deutlich voneinander getrennten Phasen, nämlich der schnellen Schließbewegung und der viel langsameren Verengerbewegung (ASHIDA, v. GUTTENBERG) (Abb. 123).

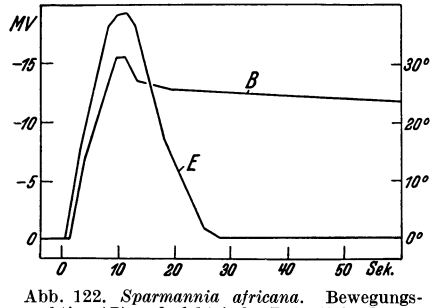


Abb. 122. *Sparmannia africana*. Bewegungsreaktion (B) und elektrische Potentialänderung (E) bei zwei unter übereinstimmenden Außenbedingungen gereizten Filamenten. Die Ordinatenbezeichnung auf der linken Seite bezieht sich auf die Potentialänderung, die der rechten Seite auf die Bewegungsreaktion (Krümmungswinkel). Die Negativität nimmt also bis zur Beendigung der Bewegungsreaktion (d. h. bis zum Beginn der Rückkrümmung) zu.

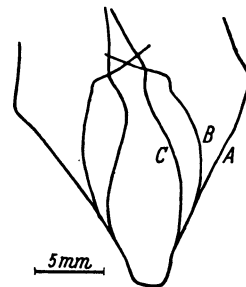


Abb. 123. Blatt von *Dionaea*, Querschnitt. A offen, B geschlossen, C verengt. Nach ASHIDA.

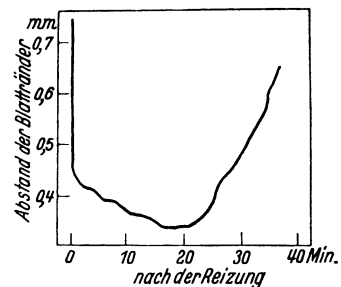


Abb. 124. Blatt von *Aldrovandia*. Schließbewegung und nachher Wiederöffnung bei schwacher Reizung. Nach ASHIDA.

Bei beiden verläuft die Bewegung in zwei deutlich voneinander getrennten Phasen, nämlich der schnellen Schließbewegung und der viel langsameren Verengerbewegung (ASHIDA, v. GUTTENBERG) (Abb. 123).

Nach schwacher Reizung beobachtet man nur die erste Bewegungsphase, die dann bald wieder durch die Öffnungsbewegung rückgängig gemacht wird (Abb. 124). Nach starker Reizung, also dann, wenn auch die Verengerung eingetreten ist, wird als

erster Schritt der rückläufigen Bewegung die Wiederausbauchung notwendig (Abb. 125).

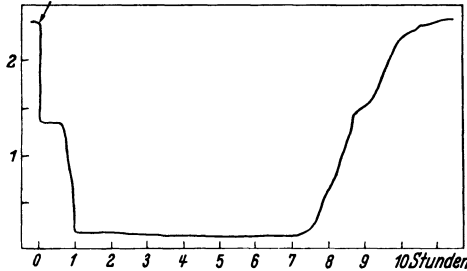


Abb. 125. Blatt von *Aldrovandia*. Darstellung des gesamten Bewegungsverlaufs nach starker Reizung. Nach dem Reiz (!) findet zunächst die Schließbewegung statt; mehr als  $\frac{1}{2}$  Stunde später beginnt die Verengerungsbewegung; nach 7 Stunden die Wiederausbauchung und endlich die von dieser deutlich abgegrenzte Wiederöffnung. Nach ASHIDA.

Die nach einem schwachen Reiz ablaufende einfache Schließungs- und Öffnungsbewegung entspricht auch hinsichtlich der Bewegungsmechanik durchaus den anderen Seismoreaktionen. Die Latenzzeit beträgt unter günstigen Außenbedingungen weniger als 0,1 Sekunde. Die Bewegung selber erfordert bei optimalen Bedingungen nur 0,01 bis 0,02 Sekunden; sie entsteht durch

Turgorverringering der Innenseite, genauer (jedenfalls bei *Aldrovandia*) der Innenepidermis. Die Flüssigkeitsauspressung in die Interzellularen äußert sich in einer Herabsetzung des elektrischen Widerstandes auf  $\frac{1}{3}$  oder gar  $\frac{1}{8}$  des ursprünglichen Wertes. So wie wir es eben für *Mimosa* darlegten, führt auch bei *Aldrovandia* und *Dionaea* die Turgorverminderung auf der einen Seite durch Saugkraftbeeinflussung der Gegenseite zu deren Turgorsteigerung, die die Bewegung natürlich unterstützt.

Die bei stärkerer Reizung außerdem eintretende Verengerungsbewegung beruht auf einer Ausdehnung der Außenseite, das erforderliche Wasser wird dabei von außen aufgenommen. Es handelt sich hierbei um Wachstumsprozesse.

Bei *Dionaea* liegen die Verhältnisse komplizierter als bei *Aldrovandia*, weil das Blatt nicht nur aus den beiden Epidermen und einer mittleren Parenchymschicht aufgebaut ist, sondern zudem ein mächtiges Schwellegebe vorhanden ist.

Die rückläufigen Bewegungsphasen entstehen ebenfalls durch Turgor- und Wachstumsänderungen, und zwar wird die nach schwacher Reizung eintretende einfache Schließung naturgemäß auch einfach durch Turgoränderung wieder rückgängig gemacht, während vor allem für die Wiederausbauchung nach starker Reizung ein verstärktes Wachstum der Innenseite notwendig ist.

Es ist noch nicht geklärt, wie es durch die Reizung zu Wachstumsbeschleunigungen kommen kann; jedoch werden wir bei der Analyse der Rankenbewegungen versuchen, hierüber einiges auszusagen.

**Reizleitung** [RICCA (1, 2); SNOW; UMRATH (5, 6); HOUWINK]. Die sog. Reizleitung ist in den meisten der hier besprochenen Fälle von Seismoreaktionen eine *Erregungsleitung* der Art, wie wir sie schon in einem allgemeineren Zusammenhang beschrieben haben. Bei der Leitung innerhalb ein und desselben Organs wird es aber nicht unwichtig sein, daß die mit der Turgoränderung eintretende Deformation notwendig einen mechanischen Reiz für die Nachbarzellen darstellt. Am kompliziertesten liegen die Verhältnisse bei der Mimose; vor allem weil hier zur Erregungsleitung noch der *Transport von Erregungssubstanz* in nicht erregbaren Gewebelementen hinzukommt.

Aber auch die Erregungsleitung selber kann schon verschiedene Wege nehmen; wir finden in der Mimose verschieden schnell leitende Systeme. Dabei hängt es weitgehend von der Reizart (einfache Berührung, Verwundung, Anbrennen) ab, welche Bahn die Erregungsleitung nimmt. Die Reizart bestimmt aber auch nur, welches der leitenden Systeme in Funktion tritt; die Geschwindigkeit innerhalb dieses Systems wird von ihm selber, nicht von der Reizstärke bestimmt. So finden wir in der Mimose Erregungsleitungen von wenigen Millimetern bis zu einigen (gelegentlich sogar 5 oder 10) Zentimetern je Sekunde. Namentlich für die schnellste Art der Erregungsleitung sind Elemente des Phloems wichtig; Entfernung oder Durchtrennung des Phloems verhindert die Leitung, während die anderen Gewebe entfernt werden dürfen.

Der Transport der Erregungssubstanz mit dem Saftstrom ist jedenfalls langsamer als die schnellste Form der Erregungsleitung. Im Blattstiel kommt für die Leitung im allgemeinen überhaupt nur die Erregungsleitung in Betracht, dagegen spielt im Stamm außerdem der Transport der Erregungssubstanz mit dem Transpirationsstrom eine ansehnliche Rolle. Daß überhaupt eine Reizübertragung durch einen nicht an Erregungsvorgänge gebundenen Transport von Erregungssubstanz möglich ist, haben vor allem die Versuche RICCAs gezeigt, nach denen eine Leitung auch dann möglich ist, wenn der Stamm durchschnitten und beide Schnittflächen durch eine Wassersäule verbunden sind. Die Erregungssubstanz kann von der einen Schnittfläche durch die Wassersäule hindurch zur anderen diffundieren. Von mehreren Autoren ist gezeigt worden, daß bei der Leitung im Stamm eine klare Beziehung zur Geschwindigkeit des Transpirationsstroms bestehen kann. Diese Art der Leitung ist — im Gegensatz zur Erregungsleitung — naturgemäß über abgekühlte Stammzonen hinweg ohne Geschwindigkeitsverminderung möglich und kann selbst abgetötete Strecken passieren. — Die Erregungssubstanz kommt durch den negativen Druck innerhalb der Gefäße in diese hinein; wird der Druck durch eine Erwärmung der Wurzeln und Übertragung der Pflanzen in einen dampfgesättigten Raum positiv, so bleibt der Transport der Erregungssubstanz mit dem Transpirationsstrom aus.

Normalerweise wird in der Pflanze eine Kombination der verschiedenen Leitungsarten herrschen. Auch Erregungsleitung und Transport von Erregungssubstanz werden sich wohl oft unterstützen, indem der Substanztransport der Erregungsleitung über solche Strecken hinweghilft, die aus irgendwelchen Gründen wenig erregbar sind und daher keine ausreichende Erregungsleitung ermöglichen. Jenseits einer solchen Strecke tritt dann die durch die hinübertransportierte Erregungssubstanz ausgelöste Erregungsleitung wieder in Funktion.

HABERLANDT hat bei der Mimose gerbstoffhaltige Schlauchzellen beschrieben, deren Querwände von Poren durchbrochen sind. In diesen Schläuchen sind Flüssigkeitsverschiebungen möglich. Daher kann eine starke Reizung (Verwundung) zu Druckschwankungen in ihnen führen, auf die eine besonders schnelle Art der Leitung zurückgeführt worden ist.

#### 4. Sonderfälle starker Thigmoreaktionen.

**Allgemeines.** Die Berührungsreizung läßt sich, wie PFEFFER gezeigt hat, sehr wohl von der Stoßreizung unterscheiden. Während es beim seismischen Reiz einerlei ist, ob wir die Pflanze durch Berührung mit einem festen Gegenstand, durch einen Flüssigkeitsstrahl oder durch eine



Luftströmung erschüttern, kommt es beim thigmischen (= haptischen) Reiz darauf an, daß ein fester Gegenstand das Organ berührt, und zwar ist es dabei zum mindesten sehr vorteilhaft, wenn verschiedene Punkte des Organs gleichzeitig oder doch sehr kurz hintereinander berührt werden.

Die Pflanzen, bei denen solche thigmisch bedingten Reaktionen vorwiegen, zeichnen sich vor den nach seismischen Reizen reagierenden offensichtlich nur durch die Vervollkommnung ihrer besonderer Art der Reizaufnahme aus, während Erregung und Reaktion anscheinend prinzipiell nichts Neues bieten. Die hohe Empfindlichkeit für Berührungseize wird bei einigen Pflanzen dadurch unterstützt, daß besondere Fühltüpfel vorhanden sind [HABERLANDT (1)]. Dabei handelt es sich um unverdickte Stellen in den Zellmembranen, durch die sich das Plasma mehr zur Oberfläche des Organs schieben kann, als es sonst möglich ist (Abb. 126). Bei mehreren Ranken, z. B. denen von *Bryonia dioica*, kommen solche Fühltüpfel vor. Übrigens kann auch die Vakuole in den Fühltüpfel hinein vorgeschoben sein. Im Plasma der Fühltüpfel fallen gelegentlich Körnchen, Stäbchen, auch Kristalle u. a. Gebilde auf (TRONCHET).

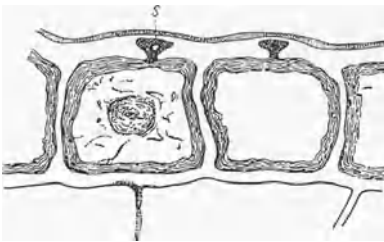


Abb. 126. Querschnitt durch die Epidermiszellen der Rankenunterseite von *Cucurbita Pepo* mit Fühltüpfeln (S); in diesen ein sehr kleiner Kalziumoxalatkristall. Vergrößerung 540fach. Nach STRASBURGER.

Ein Studium des thigmischen Reizaufnahmeprozesses würde sicher mehr Interessantes ergeben, als es der seismische Aufnahmeprozeß bietet. Vor allem ist die schon erwähnte Tatsache zu berücksichtigen, daß (im Gegensatz zu den Erfahrungen bei seismischer Reizung) die Reizaufnahmeprozesse verschiedener Punkte des Organs, also verschiedener Zellen und wohl auch die zeitlich auf-

einanderfolgenden Reizaufnahmeprozesse in ein und derselben Zelle einander unterstützen können, also eine Summation möglich ist. Man möchte annehmen, daß im Reizaufnahmeprozess eine Substanz gebildet (oder freigesetzt) wird, die sich durch wiederholte Reizung allmählich anhäuft und erst bei ausreichender Konzentration Erregungsvorgänge auslöst. Der thigmische Reizaufnahmeprozess könnte also in einer Verfeinerung des seismischen bestehen.

Jedenfalls kommt es durch die thigmisch bedingten Reizaufnahmeprozesse schließlich auch wieder zur Auslösung typischer Alles-oder-Nichts-Erregungen, die mit Aktionsströmen und Refraktärstadien verbunden sind. Allerdings ist es nicht immer leicht, die Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes zu erweisen. Beispielsweise werden wir bei den Ranken (an denen nach der Reizung Aktionsströme nachweisbar sind [KÔKETSU; UMRATH (4)]) im allgemeinen feststellen, daß die Größe der Reaktion von der Reizstärke abhängt. Dafür ist die schlechte Ausbildung der Reizleitung verantwortlich. Bei lokaler Reizung erfolgt eine lokale Reaktion, die sich nur wenig nach oben und unten ausbreitet. Wird also erneut gereizt, und werden dabei dann auch andere Zonen berührt, so kann eine Verstärkung der Einkrümmung beobachtet werden. Jedoch läßt sich das Vorhandensein eines Refraktärstadiums, und damit der Ablauf von Erregungsvorgängen im engeren Sinne, deutlich machen, wenn die ganze Ranke gereizt wird, was sich am einfachsten nicht durch mechanische Reizung, sondern durch elektrische Durchströmung erreichen läßt. Dafür sei ein Beispiel (*Sicyos angulatus*) wiedergegeben. Bei Pausen von

30 Reizen zwischen Einzelreizen von 1 Sekunde und bei 10 Sekunden Gesamtreiz (also 10 Einzelreize) erzwingt man eine viel stärkere Krümmung, als wenn die Ranke kontinuierlich 10 Sekunden lang gereizt wird (Abb. 127). Als optimal haben sich in diesem Fall Pausen von 15 Sekunden erwiesen; das absolute Refraktärstadium beträgt also etwa 15 Sekunden. Das ist, verglichen mit dem absoluten Refraktärstadium der meisten seimonastischen Reaktionen, eine relativ kurze Zeit; die Erregbarkeit ist hier also wohl im Interesse der wichtigen Funktion der Ranken verbessert worden.

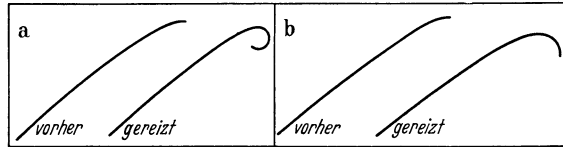


Abb. 127a und b. Ranken von *Sicyos angulatus*, elektrisch gereizt. Zwischen den Einzelreizen von 1 Sekunde Dauer liegen bei einem Gesamtreiz von 10 Sekunden (also 10 Einzelreize), Pausen von 30 Sekunden; es erfolgen dann Krümmungen wie in a. Wird jedoch kontinuierlich 10 Sekunden gereizt, so erfolgen Krümmungen wie in b. Jene Pausen ermöglichen also das Abklingen eines damit nachgewiesenen Refraktärstadiums. Nach ZELTNER.

Auch an den *Drosera*-Blättern sind nach thigmischer Reizung Aktionsströme nachweisbar, und zwar genügt dazu eine Reizung der normalen geringen Intensität, z. B. eine Berührung durch Mückenlarven [UMRATH (1)].

Da es somit auch bei den thigmonastisch bzw. -tropisch reagierenden Pflanzen durch den Reizaufnahmeprozess zur Auslösung typischer Erregungsvorgänge kommt, dürfen wir das Besondere dieser Pflanze nur in der leichten Erreichbarkeit des speziellen *Aufnahmeprozesses* sehen. Dabei kann auch in diesen Pflanzen die Erregung durch ganz andere Aufnahmeprozesse, z. B. durch chemische, traumatische, elektrische und sogar durch seismische ausgelöst werden. Diese Mannigfaltigkeit der möglichen (wenn auch nicht gleich leicht erzielbaren) Aufnahmeprozesse besteht ebenso bei den vor allem seismisch empfindlichen Pflanzen. Wir sehen hier also nur einen quantitativen Unterschied.

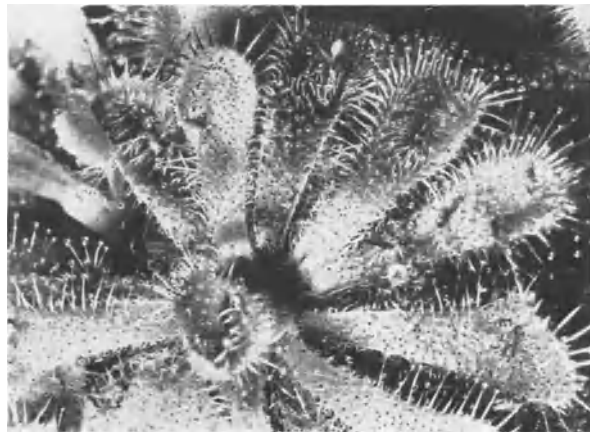


Abb. 128. *Drosera spathulata*. Blätter mit langen Randtentakeln und kurze Scheibententakeln. Auf dem nach links oben zeigenden Blatt haben sich mehrere der Randtentakeln nastisch eingekrümmt. Auf dem rechts angrenzenden Blatt sieht man die Köpfchen der senkrecht nach oben stehenden Scheibententakeln. Im oberen Teil der beiden dann folgenden Blätter sind tropistische Krümmungen der Scheibententakeln zu erkennen. 2fach vergrößert.

Um so mehr kann es zunächst auffällig erscheinen, daß die Bewegungsmechanik in den geläufigsten Fällen thigmisch bedingter Reaktionen ganz anders ist als in den geläufigsten Fällen seismisch bedingter Reaktionen. Sowohl bei den Ranken als auch bei den *Drosera*-Tentakeln entstehen die Bewegungen durch Wachstumsbeschleunigungen der konvex werdenden Seiten [FITTING (1, 2)] (Abb. 129). Jedoch dürfen wir auf diesen Unterschied kein Gewicht legen, da wir ja schon bei *Dionaea* und *Aldrovandia* Seismoreaktion unter Beteiligung von Wachstumsprozessen kennenlernten.

**Drosera.** Bei *Drosera* besteht die Reaktion, die besonders leicht durch Berührung der mit Fühltüpfeln ausgestatteten Drüsenköpfchen ausgelöst wird, bekanntlich in der nastischen Einkrümmung der Randtentakeln (Abb. 128). Die Einkrümmung entsteht durch ein vorübergehend verstärktes Wachstum der Tentakelunterseite. Später geht die Krümmung zurück, indem nunmehr die Oberseite vorübergehend ein verstärktes Wachstum zeigt. Eine Erregungsleitung zu den angrenzenden Tentakeln ist möglich, die durch diese Leitung ausgelösten Reaktionen der Zentraltentakeln sind dann nicht mehr rein nastisch, sondern die Richtung, aus der die Leitung herkommt, ist bei der Bestimmung der Krümmungsrichtung zum mindesten mitbeteiligt, so daß eine Resultante aus nastischem und tropistischem Krümmungsbestreben entsteht. Für die Funktion der Blätter ist diese Abweichung von der rein nastischen Krümmung natürlich wichtig. — Es sei hier schon nebenher erwähnt, daß eine chemische Reizung bei *Drosera* viel wirkungsvoller ist als eine mechanische.

**Ranken.** Die Reaktionsweise der Ranken schließt sich, wie wir vor allem durch die Arbeiten FITTINGS wissen, an die der *Drosera*-Tentakeln an. — Die Ranken können ja morphologisch ganz verschiedenartige Gebilde darstellen: Wurzeln (*Vanilla*), Blattstiele (*Clematis*), Teile gefiederter Blätter (*Vicia*, *Lathyrus*) oder auch ganze Blätter (*Pisum*) sowie Sprosse (*Vitis*). Alle Ranken zeigen eine Dorsiventralität, die teilweise im Bau, sehr häufig aber auch im reizphysiologischen Verhalten zum Ausdruck kommt.

Während der Phase stärksten Wachstums führt die Ranke endonome, also ohne einen Wechsel äußerer Faktoren entstehende rotierende Bewegungen aus (LINSBAUER). Sie beruhen darauf, daß immer eine Flanke ein bevorzugtes Wachstum zeigt; diese Längslinie bevorzugten Wachstums aber allmählich um die Ranke herumwandert. Biologisch sind die Rotationen als Suchbewegungen aufzufassen (vgl. S. 253).

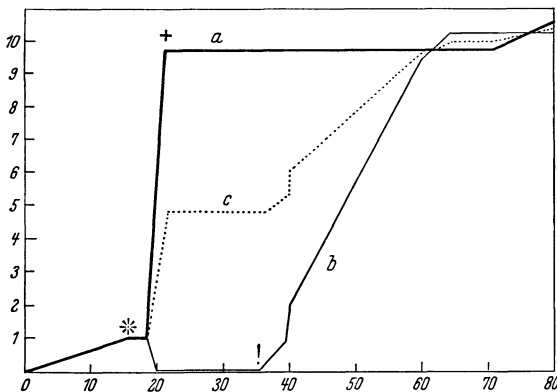


Abb. 129. Ranke von *Sicyos*; Änderung des Längenwachstums durch mechanische Reizung. *a* Oberseite, *b* Unterseite, *c* Mittelzone, Stern = Reizzeit, + Beendigung der Krümmung. Abszisse Zeit in Minuten, Ordinate Zuwachsgrößen. Nach FITTING.

Die Latenzzeit ist bei den Ranken meist größer als bei den seismisch reagierenden Pflanzen. Das ist nicht erstaunlich, weil es sich um Wachstumsbewegungen handelt, und eine Wachstumsbeschleunigung nicht eine so unmittelbare Folge der Erregungsvorgänge sein kann wie eine Turgorsenkung. Auch bei der seismisch reagierenden *Dionaea* tritt die dort die Bewegung unterstützende Wachstumsbeschleunigung ja erst ein, nachdem die Turgoränderung den schnellen Teil der Bewegung er-

möglicht hat. Die Wachstumsbeschleunigung ist also an die Einschaltung von Prozessen gebunden, die längere Zeit in Anspruch nehmen. Die zur Krümmung führende Wachstumsbeschleunigung der Ranken ist natürlich in der vom Reiz abgewandten Seite der Ranke lokalisiert, da die Bewegungen positiv thigmotropisch sind. So wie bei *Drosera* und *Dionaea*

tritt auch bei den Ranken nach einiger Zeit eine Wachstumsbeschleunigung der gegenüberliegenden Seite, also (bei den Ranken) der ungereizten Seite hinzu, durch die die Krümmung wieder rückgängig gemacht wird (Abb. 129).

Schon seit DARWINs Untersuchungen unterscheidet man zwischen allseitig und einseitig empfindlichen Ranken, richtiger sollte man von allseitig und einseitig reaktionsfähigen sprechen, und man darf diese beiden Typen auch nur als Extremfälle einer größeren Mannigfaltigkeit betrachten. Bei den nur einseitig reaktionsfähigen ist es die morphologische Unterseite, an der eine Berührung zur Einkrümmung führt. FITTING hat gezeigt, daß auch die einseitig reaktionsfähigen Ranken auf beiden Seiten empfindlich sind. Eine Berührung der Oberseite verhindert nämlich, obwohl sie selber keine Reaktion bedingt, doch eine durch Berührung der Unterseite angeregte Reaktion. Einseitig reaktionsfähige Ranken bleiben also bei allseitiger Reizung ebenso gerade gestreckt wie allseitig reaktionsfähige. Am extremsten ist die Dorsiventralität bei den Ranken ausgebildet, die bei einer Reizung der Oberseite nicht die gewöhnliche positive Krümmung, sondern eine negative Krümmung zeigen; sie krümmen sich also unabhängig von der Angriffsrichtung des Reizes immer nach unten.

Allseitig gleich reaktionsfähige Ranken, also solche ohne deutliche physiologische Dorsiventralität, hat z. B. *Cissus discolor*. Schwache Dorsiventralität besteht bei *Sechium edule*; hier führt zwar auch eine Reizung der Oberseite zu positiver Krümmung, die Reaktion ist aber schwächer als die nach unterseitiger Reizung eintretende. Stärker dorsiventral sind die Ranken von *Passiflora gracilis*, *Cucurbita melanosperma* u. a. Hier kann nur eine Reizung der Unterseite zur Krümmung führen. Und die extremste Dorsiventralität, bei der auch eine Reizung der Oberseite zur Krümmung nach unten führt, findet sich beispielsweise bei den Ranken von *Bryonia dioica*, *Cucumis sativus* und *Sicyos angulatus*.

Wir werden jetzt versuchen, die zu den Krümmungen führenden Wachstumsbeschleunigungen etwas genauer zu analysieren. Das heißt aber vor allem, wir haben zu untersuchen, wie die durch den Reiz ausgelösten Erregungsvorgänge zu Wachstumsbeschleunigungen führen können, während sie in den vorher untersuchten Fällen der Seismoreaktionen zu Turgorsenkungen führen. Denn, daß der besondere Reaktionsmechanismus nicht eine Folge spezifischer Wirkungen des thigmischen Reizes ist, geht ja eindeutig aus der Tatsache hervor, daß die Ranke nach seismischer, traumatischer, thermischer, chemischer oder elektrischer Reizung in der gleichen Weise wie nach Berührungsreizung mit Wachstumsbewegungen reagiert.

Es scheint, daß man sich die Eigentümlichkeit der Rankenreaktionen (ebenso wie die der Seismoreaktionen, an denen Wachstumsprozesse beteiligt sind, wie z. B. bei *Dionaea* und *Aldrovandia*) sehr wohl auf Grund der Erfahrungen an einigen anderen Objekten verständlicher machen kann. Daß die Turgorsenkung ausbleibt, ist nicht schwierig zu erklären; denn auch an den Pflanzen, die Turgorbewegungen aufweisen, führen ja nur solche Erregungsvorgänge, die mit ansehnlichen Permeabilitäts-erhöhungen verknüpft sind, zu Turgorsenkungen. Es ist im übrigen keineswegs sicher, ob nicht auch bei den Ranken primär eine Turgorsenkung der gereizten Flanke eintritt; denn man beobachtet während der Krümmung außer der Verlängerung der Gegenseite regelmäßig eine Kontraktion der Reizseite; jedoch wird diese Kontraktion zumeist durch

die komprimierende Wirkung der Ausdehnung auf der Gegenseite erklärt. Die Wachstumsbeschleunigungen, also die primäre zur Krümmung und die sekundäre zur Rückkrümmung führende, lassen sich nicht so, wie man es meist zur Erklärung photo- und geotropischer Krümmungen annimmt, durch die Vorstellung erklären, der Reiz bedinge eine Neuverteilung von wachstumsbeschleunigenden Stoffen, speziell eine Neuverteilung des Auxins auf die beiden antagonistischen Flanken; denn bei den Ranken ist die Wachstumsbeschleunigung der einen Seite nicht von einer äquivalenten Wachstumshemmung der Gegenseite begleitet, vielmehr erfolgt während der Bewegung eine Beschleunigung des Gesamtwachstums der Ranke; das ist einerseits durch Ermittlung des Zuwachses

der Mittellinie, andererseits durch potometrische Messung des Gesamtwachstums feststellbar.

Man könnte die Wachstumsförderung aber sehr wohl mit dem Restitutionsprozeß der Erregung in Zusammenhang bringen. Einen derartigen Zusammenhang haben wir schon bei anderen Objekten kennengelernt. Wir fanden nämlich, daß die Reizung oder Schädigung eines wachsenden Organs zwar zunächst zu einer Wachstumshemmung und oft auch zur Turgorsenkung führt, nach einiger Zeit aber infolge der verstärkten Atmung während der restituierenden Prozesse zur Wachstumsbeschleunigung (Abb. 109). Wir sahen dabei auch, daß die Wachstumsbeschleunigung um so später eintritt, je stärker gereizt worden ist. Nach dieser

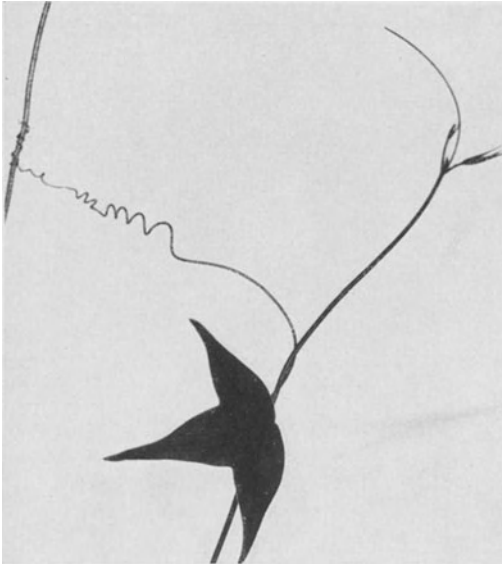


Abb. 130. Passiflora. Eine Ranke hat die Stütze gefaßt; auch das Rankenstück zwischen Stütze und Pflanze ist bereits aufgewunden, in diesem Stücke sind zwei Umkehrpunkte aufgetreten. Die jüngere Ranke befindet sich im Stadium des Kreisens. Natürliche Größe.

Gesetzlichkeit könnte die Krümmung der Ranken erklärbar sein; sie wäre nämlich so zu deuten, daß die reizbedingte, genauer die im Zusammenhang mit den Restitutionsvorgängen eintretende Wachstumsbeschleunigung *auf der direkten gereizten Seite* erst ziemlich spät beginnt, *auf der nur durch Leitung gereizten*, und daher weniger beeinträchtigt, aber schon früh. Die somit erst später eintretende Beschleunigung auf der Reizseite erklärt die Rückkrümmung. Daß das anfängliche Ausbleiben der Beschleunigung auf der direkt gereizten Seite sich wirklich aus der beeinträchtigenden Wirkung des Reizes erklärt, ergibt sich zudem daraus, daß auch die Beschleunigung der Gegenseite, und damit die Krümmung selber ausbleibt, wenn *beide* Seiten gereizt werden. Nun hat man allerdings die Gegenreaktion häufig als eine Folge der Einkrümmung, also nicht als Ausdruck eines verspäteten Eintritts der Beschleunigung auf der direkt gereizten Seite betrachtet. Jedoch läßt sich hier die Beobachtung FITTINGS anführen, daß beide Beschleunigungen auch dann eintreten, wenn die Krümmung mechanisch verhindert ist.

Für den Vorgang des Rankens (Abb. 130, 131) ist also zunächst einmal die endogene Kreisbewegung wichtig; führt diese die Ranke zu einer Stütze, so beginnt die mechanische Reizung. Die thigmotropische Krümmung verursacht ein teilweises Herumlegen der Ranke um die Stütze; dann erfolgt aber die Gegenreaktion, die die Krümmung teilweise wieder ausgleicht. Der Krümmungsrückgang ist nur partiell, weil eine Reizung die Wachstumsbeschleunigung hemmt, und durch die Berührung mit der Stütze wird die Ranke ja fortgesetzt weiter gereizt. Die Rückkrümmung kann sich also nur nach einem einfachen Reiz voll entfalten. Die weitere Reizung hemmt aber nicht nur die Gegenreaktion, d. h. die Wachstumsbeschleunigung der der

Stütze zugekehrten Seite, sondern sie induziert auch neue Wachstumsbeschleunigungen auf der von der Stütze abgewandten Seite; es kommt also zu neuen Einkrümmungen, durch die die Stütze schließlich mehrfach umschlungen wird. Ist die Stütze fest umfaßt, so erlischt das Längenwachstum der Ranke; auch dafür ist offenbar die mechanische Reizung verantwortlich. Außerdem aber beobachtet man noch, daß sich der Rankenschnitt zwischen Stütze und Pflanze schraubig einrollt; das ist nur durch

Einschaltung eines oder mehrerer Wendepunkte in der Richtung dieser Schraube möglich. Diese Einrollung ist durch verstärktes Wachstum der morphologischen Oberseite bedingt. — Durch ein verstärktes Oberseitenwachstum erklärt sich auch die Einrollung alter Ranken, die keine Stütze erfaßt haben (Abb. 131).

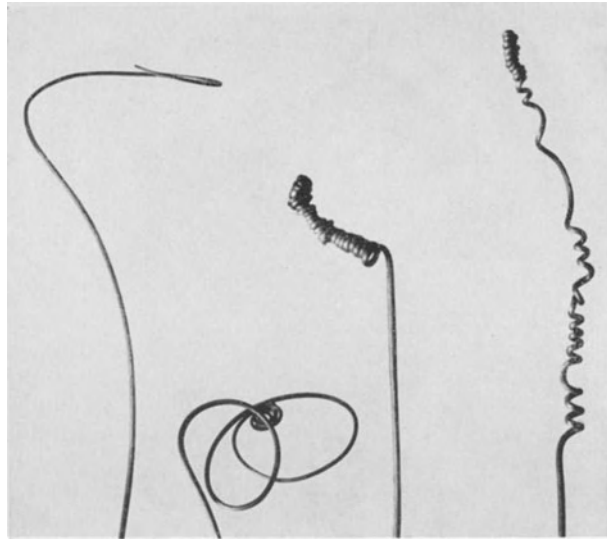


Abb. 131. Ranken von *Passiflora*. Links und in der Mitte drei Stadien der Alterseinrollung von Ranken, die keine Stütze erfaßt haben. Rechts eine Ranke, die eine Stütze erfaßt hatte; sie wurde unmittelbar an der Stütze abgeschnitten; die Umkehrpunkte sind deutlich erkennbar.

## 5. Weitere Wirkungen mechanischer Beeinflussung.

Wir haben bisher solche Wirkungen mechanischer Einflüsse betrachtet, die bald nach der Ausübung dieser Reize erkennbar werden. Weniger gut sind wir über das Zustandekommen von Wirkungen unterrichtet, die erst später eintreten; aber wohl zum großen Teil auf gleichen Primärwirkungen der Reize beruhen wie jene.

Eine häufige Reaktion auf mechanische Reize besteht in der Hemmung des Internodienwachstums. Wird beispielsweise eine am schattigen Standort wachsende Mimose oft gereizt, so bleiben die Internodien so kurz wie die von Pflanzen, welche am sonnigen Standort aufgewachsen sind. Die bei den Erregungsvorgängen freigesetzte Erregungssubstanz wirkt also

offenbar wachstumshemmend und zugleich, wie wir schon früher sahen, teilungsfördernd [UMRATH (3)]. Andere Pflanzen reagieren ähnlich. Die mechanische Reizung kann also in gewisser Weise ähnlich wie bekanntlich das Licht formativ auf die Pflanze einwirken. Selbst bei Pilzen ist eine derartige Reaktion beobachtet worden. Bei *Coprinus* verhindert mechanische Beeinflussung ebenso wie Licht die übermäßige Streckung der Fruchtkörperstiele (BORRISS).

Mit diesen formativen Einflüssen der mechanischen Reizung gehen, ähnlich wie bei der Anwendung der Lichtreize, Einflüsse auf die anatomische Ausbildung der Organe parallel; aber die Beeinflussung des anatomischen Baus kann auch unabhängig von stärkeren formativen Wirkungen eintreten. Das gilt schon für die Ranken; haben sie eine Stütze erfaßt,

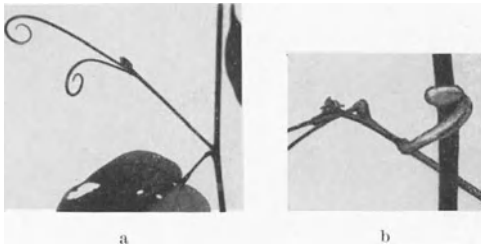


Abb. 132a und b. a *Bauhinia* (Liane). Einfache Ranken (Übergang zwischen Kletterhaken und Ranken). Durch epinastische Einrollung entstehen Gebilde, die ein Festhalten an Stützen ermöglichen.  $\frac{1}{5}$  der natürlichen Größe. b Starke Verdickung der Ranke von *Bauhinia* infolge der mit dem Erfassen der Stütze verbundenen mechanischen Reizung.

so wird in ihnen das Dickenwachstum und die Bildung des mechanischen Gewebes gefördert (Abb. 132). Diese Reaktion ist nicht für die Ranken spezifisch; vielmehr ist Entsprechendes bei den verschiedensten Pflanzen gefunden worden; mechanische Inanspruchnahme fördert z. B. die Bildung sekundären Holzes (RASDORSKY). — Zugspannung bedingt im Gewebe meist die Ausbildung mechanisch wirksamer Elemente, während die Zellwände bei der Einwirkung von

Druckspannungen dünn bleiben. Die kausalen Zusammenhänge bei der Entstehung dieser Reaktionen sind noch nicht analysiert worden.

### Literatur.

- ASHIDA: (1) Mem. Coll. Sci. Kioto Univ. B 9, 141 (1934). — (2) Mem. Coll. Sci. Kioto Univ. B 11, 55 (1935).  
 BEYER: Biol. Zbl. 45, 300 (1925). — BLACKMAN and PAINE: Ann. of Bot. 32, 69 (1918). — BONNER and ENGLISH: Science (N.Y.) 86, 2233 (1937). — BORRISS: Planta (Berl.) 22, 644 (1934). — BÜNNING: (1) Z. Bot. 19, 433 (1927). — (2) Protoplasma (Berl.) 24, 444 (1934). — (3) Naturwiss. 23, 189 (1935). — (4) Erg. Biol. 13, 235 (1936).  
 COLLA: Die kontraktile Zelle der Pflanzen. Berlin 1937.  
 DRAWERT: Planta (Berl.) 26, 391 (1937).  
 FITTING: (1) Jb. Bot. 38, 545 (1902). — (2) Jb. Bot. 39, 424 (1903).  
 GUTTENBERG, v.: Flora (Jena) 118, 165 (1925).  
 HABERLANDT: (1) Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1906. — (2) Beitr. allg. Bot. 2, 1 (1921). — (3) Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. 1921, 221. — HOUWINK: Rec. Trav. bot. néerl. 32, 51 (1935).  
 KÔKETSU: J. Dep. Agricult. Kyushu Univ. 1, 1 (1923). — KÜSTER: Pathologie der Pflanzenzelle, Bd. 1. Berlin 1929.  
 LEPESCHKIN: Zellnekrobiose und Protoplasmatod. Berlin 1937. — LINSBAUER: Planta (Berl.) 1, 187 (1925).  
 NICOLAI: Over veranderingen van de permeabilität in wortelcellen. Den Haag 1929.  
 ORSÓS: Protoplasma (Berl.) 26, 351 (1936).  
 PFEFFER: Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873. — PRÁT: Acta Adriatica 1934, Nr 4.  
 RASDORSKY: Ber. dtsch. bot. Ges. 43, 332 (1925). — RICCA: (1) Nuovo Giorn. Bot. ital., N. s. 23, 51 (1916). — (2) Nuovo Giorn. Bot. ital., N. s. 43, 475 (1936).  
 SNOW: Proc. roy. Soc. Lond. B 98, 188 (1925). — STARK: (1) Jb. Bot. 57, 189 (1916). — (2) Jb. Bot. 57, 461 (1917).  
 THIESSEN: Beitr. Biol. Pflanz. 11, 53 (1912). — TRONCHET: C. r. Acad. Sci. Paris 201, 1141 (1935).

UMRATH: (1) *Planta* (Berl.) 7, 174 (1929). — (2) *Jb. Bot.* 73, 759 (1930). — (3) *Jb. Bot.* 75, 609 (1931). — (4) *Planta* (Berl.) 23, 47 (1934). — (5) *Erg. Biol.* 14, 1 (1937). — UMRATH u. SOLTYS: *Jb. Bot.* 84, 276 (1937).

WEBER: *Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark* 71, 123 (1934). — WEHNELT: *Jb. Bot.* 66, 773 (1927). — WEIMANN: *Jb. Bot.* 72, 269 (1929). ZELTNER: *Z. Bot.* 25, 97 (1932).

### III. Strahlenwirkungen.

#### 1. Die Strahlenarten.

Alle uns bekannten Arten von Strahlungen sind hinsichtlich ihrer pflanzenphysiologischen Wirkung untersucht worden<sup>1</sup>. Dabei haben sich die großen Erwartungen, die man an die Versuche mit den am spätesten entdeckten Strahlenarten knüpfte, zumeist als unberechtigt erwiesen. Am wichtigsten sind in physiologischer Hinsicht auf jeden Fall die von der Sonne ausgesandten Strahlen, speziell der Anteil unter ihnen, den wir sehen können, also als Licht im engeren Sinne bezeichnen.

Wir unterscheiden bekanntlich Wellenstrahlen (elektromagnetische Wellen) und Korpuskularstrahlen, sowie endlich die kosmischen Strahlen, deren Natur noch nicht genau bekannt ist (WOLTERECK u. a.; ZIMMER).

Die *elektromagnetischen Wellen* teilen wir nach ihrer Schwingungszahl bzw. nach der Wellenlänge ( $\lambda$ ) ein (Abb. 133). Die längsten Wellen sind als Rundfunkwellen bekannt ( $\lambda > 1000$  m — etwa 1 m); auf sie folgen die HERTZschen Wellen ( $\lambda$  1 m — 1 mm). Der nächste Bereich wird von der infraroten (ultraroten) Strahlung (zum Teil als Wärmestrahlung bezeichnet) eingenommen (1 mm — etwa 0,75  $\mu$ ). Erst dann kommt der sehr schmale Bereich der Lichtstrahlen (etwa 0,75—0,4  $\mu$ ). Eindeutig abgegrenzt ist dieser Bezirk nicht, da erhebliche individuelle und vor allem altersmäßige Unterschiede in der Abgrenzung des Gebiets sichtbarer Strahlung gegen das der ultraroten und noch mehr gegen das der ultravioletten bestehen. Im sichtbaren Licht unterscheiden wir bekanntlich in der Reihenfolge abnehmender Wellenlänge: rot, orange, gelb, grün, blau und violett. Der sichtbaren Strahlung folgt die ultraviolette ( $\lambda$  etwa 0,4  $\mu$  — unter 0,01  $\mu$ ). Das Ende des Gesamtspektrums bilden die Röntgen- und  $\gamma$ -Strahlen, die mit Wellenlängen unter etwa 0,001 m $\mu$  abschließen. Der ganze Bereich erstreckt sich also von  $10^5$  cm bis  $10^{-10}$  cm.

Wellenlänge und Frequenz, d. h. Schwingungszahl je Sekunde ( $\nu$ ), stehen zueinander in der Beziehung  $c = \lambda \cdot \nu$ , worin  $c$  die Lichtgeschwindigkeit (300 000 km/Sek.) bedeutet. Die Strahlungen setzen sich aus Quanten der Größe  $\epsilon = h \cdot \nu$  zusammen, wobei  $h = 6,548 \cdot 10^{-27}$  Erg/Sek. (Abb. 134). Die Quanten können nur als Ganzes, also nicht in Bruchteilen von  $h \cdot \nu$  absorbiert werden.

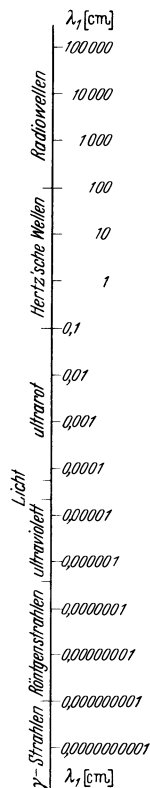


Abb. 133. Übersicht der elektromagnetischen Schwingungen.

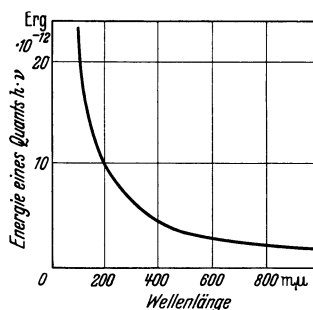


Abb. 134. Beziehung zwischen Wellenlänge und Quantengröße im Bereich des Lichtes, sowie der angrenzenden ultravioletten und ultraroten Strahlung. Abnehmende Quantengröße bei zunehmender Wellenlänge.

<sup>1</sup> Umfangreiche Literaturzusammenstellung bei DUGGAR (u. Mitarbeiter).



Die *Korpuskularstrahlung* kann sehr verschiedenartiger Natur sein. Die die Strahlung zusammensetzenden Teilchen können Elektronen darstellen, also negative Ladung tragen; dann handelt es sich um  $\beta$ -Strahlen. Sie entstehen bei radioaktiven Zerfallsprozessen, experimentell in LENARD-Röhren. Dieser Strahlung ähnlich, und auch  $\beta$ -Strahlung genannt, ist die aus positiv geladenen Teilchen (Positronen) zusammengesetzte; sie hat mit der aus negativen Teilen (also aus Elektronen im engeren Sinne, d. h. aus Negatronen) bestehenden die geringe Masse der Teilchen gemeinsam.

Dagegen handelt es sich bei den  $\alpha$ -Strahlen um Teilchen mit viel größerer Masse und erheblich kleinerer Bewegungsgeschwindigkeit. Es sind positiv geladene Heliumatomkerne, die auch beim Zerfall radioaktiver Substanzen entstehen, ihre kinetische Energie ist der großen Masse entsprechend sehr beträchtlich. — Auch Wasserstoffatomkerne können eine Strahlung bilden; ferner die Neutronen, die sich von den Wasserstoffatomkernen durch das Fehlen einer Ladung unterscheiden.

In den folgenden Abschnitten werden wir auf die physiologische Wirkung der HERTZschen Wellen und der Rundfunkwellen nicht eingehen, weil keine bedeutenden Ergebnisse vorliegen<sup>1</sup>.

## 2. Wirkung von Korpuskular- sowie von Röntgen- und $\gamma$ -Strahlen.

**Ionenbildung.** Wir können hier die pflanzenphysiologische Wirkung der Korpuskular-, Röntgen- und  $\gamma$ -Strahlen trotz deren verschiedenartiger physikalischer Natur gemeinsam behandeln, da wesentliche Unterschiede der Wirkung nicht bestehen. *Alle diese Strahlen wirken nämlich auf dem Wege über die Erzeugung von Ionisationen im bestrahlten Objekt.* Die Vorgänge der Ionenbildung unterscheiden sich allerdings bei den einzelnen Strahlenarten. Die Quanten der Röntgen- und  $\gamma$ -Strahlen können von den Atomen des bestrahlten Objekts absorbiert werden; sie führen dann, vermöge ihrer im Vergleich zur Energie der Quanten sichtbaren Lichts sehr großen Energie, zum Herauswerfen eines Elektrons aus dem absorbierenden Atom. Die Quanten der  $\gamma$ -Strahlen, aber auch die der Röntgenstrahlen, namentlich die der kurzwelligen (harten) Röntgenstrahlen, können aber nicht nur in Atomen absorbiert, sondern auch an ihnen gestreut werden. Bei dieser Art der Aufnahme im bestrahlten Objekt geben sie einen Teil ihrer Energie an Elektronen ab, werden also zu Quanten, die denen einer Strahlung geringerer Wellenlänge entsprechen. Die beim Streuprozeß einen Teil der Energie aufnehmenden Elektronen sind natürlich nicht so energiereich wie jene, die durch Absorption des Quants im Atom aus diesem herausgeworfen werden. Man bezeichnet die bei der Absorption im Atom freigesetzten Elektronen als Photoelektronen, die beim Streuprozeß erzeugten als COMPTON-Elektronen. Bei der  $\gamma$ -Strahlung spielt die Erzeugung der Photoelektronen kaum noch eine Rolle, die COMPTON-Elektronenbildung steht zu sehr im Vordergrund. Beide Arten von Elektronen regen andere Atome in ähnlicher Weise durch Überführung von Elektronen in energiereichere Bahnen an, wie es die Quanten sichtbaren Lichts tun, oder sie werfen sogar aus diesen Atomen nochmals Elektronen ganz heraus (Abb. 135). Diese Ionisationsprozesse sind für die biologischen Wirkungen verantwortlich zu machen.

<sup>1</sup> Einige Hinweise über Wachstumsförderungen bei LIEBESNY; vgl. auch SALOTHI und FIORENZI.

Wir verstehen hiernach, daß die Korpuskularstrahlung im Organismus gleichartige Effekte hervorruft wie die kurzwellige elektromagnetische. Denn auch die Korpuskularstrahlen bedingen Ionisationsprozesse, oder sie bestehen, wie die  $\beta$ -Strahlen, schon selber aus Elektronen, die in das Objekt eindringen, und dort noch weitere Ionisationsprozesse veranlassen; außerdem verursachen sie auch wieder die Überführung von Elektronen der getroffenen Atome in energiereichere Bahnen. Die  $\alpha$ -Strahlen müssen ebenso wie die  $\gamma$ - und Röntgenstrahlen die Elektronen ausnahmslos erst im bestrahlten Objekt bilden, wozu sie durch den großen Energiegehalt ihrer Teilchen leicht befähigt sind.

Die biologischen Erfahrungen haben gezeigt, daß es für die Wirkung aller hier genannten Strahlenarten tatsächlich nur auf die Ionisationen und deren Folgen ankommt. Dem scheint zunächst zu widersprechen, daß gelegentlich spezifische Wirkungen einzelner Strahlenarten beschrieben wurden; jedoch ist dann beim Vergleich mit anderen Strahlenarten übersehen worden, daß bei der betreffenden Dosierung die Voraussetzungen für gleich starke Ionisationsprozesse in gleich großen Plasmamengen nicht gegeben waren. Und diese Voraussetzung ist natürlich wegen des verschiedenen Ionisations- und Eindringungsvermögens der einzelnen Strahlenarten nicht an die Energiegleichheit der verglichenen Strahlungen gebunden.

**Zellschädigung.** Die schädigende Wirkung der Strahlen erkennt man schon bei zellphysiologischen Studien. Zunächst tritt eine erhöhte Färbbarkeit auf, die auch sonst häufig Ausdruck von Schädigungen, auch von reversiblen Schädigungen ist. Stärkere Dosen führen zur Vakuolenbildung, zur Zusammenballung des Zellinhalts und zum Zerfall des Plasmas in Schollen; schließlich zur Körnchenbildung im Plasma (FEICHTINGER). Auch Viskositätsveränderungen treten ein, so bei *Spirogyra* zunächst eine Herabsetzung, dann eine Erhöhung der Viskosität. Die starke Zellschädigung kommt ferner in einer Kontraktion, also in einem (anfänglich reversiblen) Verlust der Turgeszenz zum Ausdruck, wieder eine Wirkung, die nicht für die durch Strahlen hervorgerufenen Schäden spezifisch ist. Beispielsweise sind bei der Röntgenstrahlenwirkung auf Wurzeln solche Kontraktionen festgestellt worden (HEEREN). Der partielle oder (später) vollständige Turgorverlust ist eine Folge des Semipermeabilitätsverlustes, der auch mit anderen Methoden nachweisbar ist; so ist bei *Bryum capillare* eine Permeabilitätserhöhung für Harnstoff und KCl unter dem Einfluß von  $\alpha$ -Strahlen ermittelt worden (BIEBL).

Trotz dieser deutlichen Zellschädigungen sind gelegentlich auch fördernde Wirkungen der Bestrahlung beschrieben worden. Diese günstigen Erfolge sind aber an die Anwendung schwacher Dosen gebunden; sie entsprechen den fördernden Wirkungen, die auch sonst durch geringfügige Schädigungen — etwa auf die Atmung und das Wachstum — ausgeübt werden können. So wie Wachstum und Atmung (SHULL und

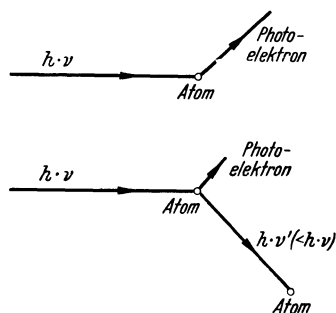


Abb. 135. Schema zur Erklärung der ersten Vorgänge während einer Strahlungsabsorption. Das von links kommende Quant mit der Energie  $h \cdot \nu$  kann auf ein Atom treffen und dort absorbiert werden; die Energie geht dann zum Teil auf ein Elektron des Atoms über, das infolgedessen als Photoelektron herausgeworfen wird (oben). Das Quant kann aber beim Auftreffen auf ein Atom in anderen Fällen (unten) auch nur einen Teil seiner Energie an ein Elektron dieses Atoms angeben, so daß ein Photoelektron geringerer Energie als im erstgenannten Fall herausgeworfen wird und das Quant selber mit verminderter Energie in anderer Richtung weiter in das absorbierende Substrat eindringt und beim Auftreffen auf ein zweites Atom nach dem oberen oder unteren Schema weiter wirkt.

MITCHELL) kann auch die Plasmaströmung durch geringe Dosen von Röntgenstrahlen beschleunigt werden, während stärkere Einwirkungen sie hemmen (NADSON und ROCHLIN). Durchweg sind die Förderungen — wie auch nach andersartig bedingten Schäden — vorübergehender Natur; verfolgt man einen längeren Zeitabschnitt der Entwicklung, so findet man demgemäß keine günstigen Wirkungen, obgleich oft danach gesucht worden ist (SCHWARZ, CZEPA und SCHINDLER).

Es wird sich kaum allgemein entscheiden lassen, welche Zellsubstanzen es besonders sind, durch deren Zerstörung die Schädigung zustande kommt; das wird von Fall zu Fall verschieden sein. Gelegentlich scheinen *Enzym-inaktivierungen*, die auch in vitro durch Röntgenbestrahlung möglich sind, beteiligt zu sein. Bei höheren Pflanzen kommen oft Wachstumshemmungen durch *Auxinzerstörung* zustande. Auch die Auxininaktivierung ist, beispielsweise durch Röntgenstrahlen, in vitro möglich (SKOOG). Die Zerstörung des Wuchshormons innerhalb der Pflanze erklärt zudem eine oft beobachtete Wirkung der Röntgenstrahlen auf den Entwicklungsgang der höheren Pflanze: es bilden sich reichlich Seitenzweige infolge des Auswachsens der normalerweise ruhenden Achselknospen. Wir haben ja schon erwähnt, daß das Austreiben der Seitenknospen durch Auxin verhindert wird; Auxininaktivierung durch Röntgenstrahlen muß also diese Hemmung beseitigen. Aber die Auxininaktivierung ist jedenfalls für die strahlenbedingte Wachstumshemmung nicht allein verantwortlich. Vor allem werden Plasmaschädigungen beteiligt sein; denn plasmareiche Organe (Vegetationspunkte) sind besonders empfindlich.

Es ist bekannt, daß Strahlen, beispielsweise Röntgenstrahlen, zu Genumwandlungen, also zu Mutationen führen können. Wir gehen hier auf diese genetisch interessante Reaktion nicht näher ein; erwähnt sei nur, daß solche Mutationen durch Radium- und Röntgenstrahlen auch in somatischen Zellen möglich sind; die Formbeeinflussung bestrahlter Pflanzen beruht also teilweise auf Mutationen.

Bei niederen Pflanzen sind die Wirkungen der Strahlen grundsätzlich ähnlicher Natur wie bei höheren. Stärkere Dosen bedingen stets Wachstumshemmung oder Abtötung. Nach Wachstumsförderungen ist oft, aber durchweg vergeblich gesucht worden (WYCKOFF und LUYET). Bei Hefe wurde allerdings ein vorübergehender Anstieg der Gärung (der ja auch durch andere schädigende Einflüsse herbeiführbar ist) ermittelt (ZELLER). — Pilze, die sich im Innern der Samen höherer Pflanzen befinden (z. B. *Ustilago Tritici* in Weizen), lassen sich durch Röntgenstrahlen oft zur Abtötung bringen, während die Samen, die im trockenen Zustand gegen Strahlen ebenso wie gegen andere schädliche Einflüsse sehr resistent sind, lebensfähig bleiben (PICHLER und WÖBER).

An den Sporangienträgern von *Phycomyces* wurde eine Radiumwachstumsreaktion gefunden (BLAAUW und HEYRINGEN). Die Bestrahlung, für deren Wirkung vor allem die  $\gamma$ -Strahlen verantwortlich waren, bedingte (im Gegensatz zu sichtbarem Licht) eine reversible Hemmung des Wachstums, der eine Förderung folgte. Eine Krümmung kann bei seitlichem Einfall der Strahlen trotz dieser Wachstumsreaktion nicht entstehen, da die Strahlen zu tief eindringen, also in allen Teilen des Sporangienträgers eine Wachstumshemmung bedingen. Mit Radiumstrahlen konnten übrigens an höheren Pflanzen positive Krümmungen erzielt werden. Eine derartige Wirkung ist bei der Teilnahme von  $\alpha$ -Strahlen durchaus möglich, da diese nur wenig in das Organ eindringen, bei *Crepis*-Wurzeln beispielsweise etwa 30  $\mu$ .

Für Bakterien und Hefen erhält man beim Vergleich der Wirkung verschieden starker Dosen der schädigenden Strahlenarten Abtötungskurven, die sich nicht aus der unterschiedlichen Empfindlichkeit der einzelnen Individuen erklären, sondern daraus, daß je nach der angewandten Strahlenmenge eine verschieden große Anzahl von Individuen ein Quant absorbiert, oder doch in einer empfindlichen Region des Körpers absorbiert; die anderen Individuen lassen das Quant durch den ganzen Körper durchdringen oder werden gar nicht getroffen (oder absorbieren in Körperregionen, die unempfindlich sind). Aus einfachen Wahrschein-

lichkeitsgründen ist dabei zu erwarten, daß im Bereich geringer Dosen eine Vergrößerung der Dosis keine erhebliche Zunahme der Zahl wirksam getroffener Individuen bedingt, während diese Vergrößerung im Bereich mittlerer Dosen sehr ansehnlich und endlich im Bereich großer Dosen wieder eine starke Zunahme der Dosis erforderlich ist, um auch die letzten, noch nicht getroffenen Individuen zu töten (Abb. 136). Man kann mit solchen Wahrscheinlichkeits-erwägungen aus den experimentell gefundenen Kurven erschließen, wieviele Quanten zur Abtötung absorbiert werden müssen. Beispielsweise hat sich ergeben, daß bei *Bact. coli* je Zelle nur ein absorbiertes Quant der Röntgenstrahlung zur Abtötung erforderlich ist, bei Hefe 5 Quanten. Auch ein einziges  $\alpha$ -Teilchen kann ein Bakterium abtöten (WYCKOFF; GLOCKER, LANGENDORFF und REUSS; LEA, HAINES und LOULSEN).

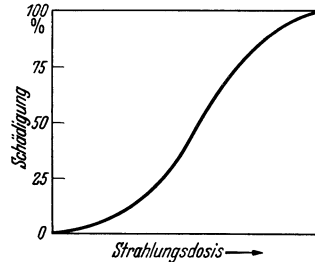


Abb. 136. Schematische Darstellung der Beziehung zwischen Strahlungsdosis und Schädigung einer Bakteriensuspension.

### 3. Wirkungen kurzwelligen Ultravioletts.

**Spektrale Wirkungsunterschiede.** Der physiologische Erfolg einer Bestrahlung mit Ultraviolett kann im Prinzip der gleichen Art sein, wie der Erfolg einer Bestrahlung mit langwelliger Röntgenstrahlung; denn auch die Ultraviolettstrahlung führt zur Bildung von Photoelektronen; COMPTON-Elektronen werden praktisch nicht mehr gebildet. Ultraviolett wirkt daher im allgemeinen ebenfalls schädigend oder (in stärkeren Dosen) abtötend. Die Energie der Photoelektronen ist aber begrifflicherweise kleiner als bei der Anwendung von Röntgenstrahlen, da die Quanten ja energieärmer sind; die Sekundärwirkung, also das Auswerfen von Elektronen aus weiteren Atomen mittels jener Photoelektronen, tritt daher stark zurück. So erklärt es sich, daß es für die Ultraviolettwirkung schon sehr darauf ankommen kann, in welchen Substanzen der Zelle das Quant absorbiert wird. Ist diese Substanz lebensnotwendig oder ist sie für die Steuerung anderer Prozesse besonders wichtig, so wird ihre Beeinflussung durch die Absorption des Quants physiologisch viel bedeutungsvoller sein, als die Absorption in anderen Substanzen. Durch Vergleich der physiologischen Wirkung ultravioletter Strahlen verschiedener Wellenlängen besteht die Möglichkeit, zu entscheiden, welche Substanzen die physiologisch wirksamste Absorption vollziehen; man wird zu diesem Zweck die spektrale Empfindlichkeitskurve mit der Absorptionskurve wichtiger Zellsubstanzen vergleichen, um nach Übereinstimmungen zu suchen. Bei solchen Untersuchungen, die namentlich an Einzellern (Bakterien, Hefen und Algen) ausgeführt wurden, hat sich durchweg *der Bereich um 260 m $\mu$  als besonders wirksam* erwiesen (GATES; HERČIK, MEIER). Beispielsweise sind bei *Bact. coli* die in nebenstehender Tabelle angegebenen Bestrahlungen mit verschiedenen Spektrallinien des Ultravioletts zur Abtötung von 50% der bestrahlten Individuen erforderlich.

*Diesem Bereich stärkster Wirkung von 2600 Å entspricht eine starke Absorption in Eiweißstoffen.*

Tötung von <i>B. coli</i> durch UV.	
Wellenlänge Å <sup>1</sup>	Notwendige Bestrahlung Erg/cm <sup>2</sup>
3126	2500000
3020	315000
2675	8800
2400	22000
1300	12000

<sup>1</sup> 1 Å = 0,1 m $\mu$ .

Noch spezieller hat sich eine Parallelität mit der *Absorptionskurve der Nukleinsäure* ergeben (Abb. 137, 138). Für die Rolle dieser Substanz bei der Strahlungsabsorption spricht auch, daß Hefezellen, die sich in Teilung befinden, empfindlicher sind als andere.

Aus diesen Beobachtungen folgt noch nicht mit Sicherheit, daß es für die

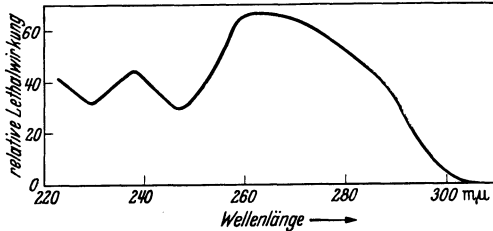


Abb. 137. Spektrale Empfindlichkeit von *Chlorella vulgaris* für UV verschiedener Wellenlänge. Auf der Ordinate: tödliche Wirkung in willkürlichen Einheiten. Nach MEIER.

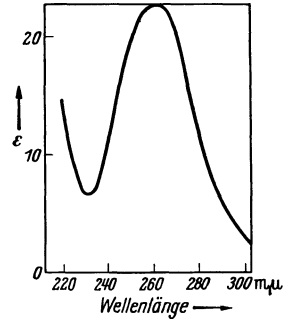


Abb. 138. Extinktionskurve von Hefenukleinsäure. Vgl. dazu die Wellenlängenabhängigkeit der UV-Schädigung (Abb. 137). Nach CASPERSSON.

schädigende oder tödliche Wirkung des Ultraviolett auf die Zerstörung von Eiweißen bzw. Nukleinsäuren ankommt; denn diese Verbindungen sind in den untersuchten Zellen der Bakterien und Hefen in so großer

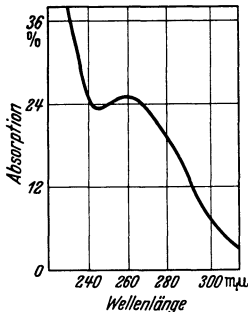


Abb. 139. Ultraviolettabsorption durch eine Schicht von *Bact. coli* in 0,8  $\mu$  Dicke. Ein Maximum der Absorption bei 260  $m\mu$ ; im kurzwelligeren Ultraviolett dann ein weiterer Anstieg der Absorption. Nach GATES.

Menge vorhanden, daß sie überhaupt das Gesamtabsorptionsvermögen der Zelle bestimmen; d. h. die Absorptionskurve einer Zelle stimmt in den Hauptzügen mit der ihrer Eiweißkomponente überein (Abb. 139). Das heißt, wenn auch die Eiweißkörper durch ihre starke Absorption bei etwa 2600 Å die starke Wirkung dieses Spektralbereichs bestimmen, so doch vielleicht nicht darum, weil es auf spezifische Umwandlungen in diesen (oder in den Nukleinsäuren) ankommt, sondern weil sie durch ihre reichliche Anwesenheit besonders leicht die im Prinzip auch von anderen Substanzen lieferbaren Photoelektronen erzeugen. Dann könnte die Beeinflussung einer anderen, in diesem Bereich nicht elektiv absorbierenden Substanz durch diese Photoelektronen den entscheidenden Prozeß darstellen. Aber die hohe Empfindlichkeit für den Bereich um 2600—2800 Å besteht vielfach auch dann noch, wenn so bestrahlt wird,

daß die Absorption aus allen Bereichen gleich stark ist. Es ist also wirklich, wie die zweite Tabelle zeigt, eine unterschiedliche Energieabsorption aus verschiedenen Spektralbereichen erforderlich, wenn gleiche physiologische Effekte erzielt werden sollen.

*B. coli*; erforderliche Energieabsorption je Bakterium, um 50% der Individuen abzutöten.

$\lambda$ , Å	Absorbierte Energie in Erg
2536	$2,75 \cdot 10^{-5}$
2803	$2,50 \cdot 10^{-5}$
3132	$10,90 \cdot 10^{-5}$

Man hat zur Erklärung der Ultraviolett-schädigungen (ähnlich wie bei den Röntgenstrahlenschädigungen) oft auf die mögliche *Enzymzerstörung* hingewiesen, zumal solche Inaktivierungen auch in vitro beobachtet worden sind, so bei Amylase und Pepsin (THOMPSON und HUSSEY). Seitdem wir wissen, wie sehr die Enzymaktivität im Organismus vom Kolloidzustand des Plasmas abhängt, und daß auch die Enzymträger selber

kolloidalen Natur sind, können wir eine solche Vorstellung, der eine Teilberechtigung zukommen mag, sogar mit der besonders starken Wirkung des vornehmlich im Eiweiß absorbierten Spektralbereichs vereinbaren.

Bei höheren Pflanzen wird auch der *Inaktivierung des Auxins* durch Ultraviolett eine Bedeutung zukommen. Namentlich eine bestimmte Auxinverbindung, nämlich das Auxin-a-Lakton, kann durch Ultraviolett direkt, also ohne Vermittlung von Sensibilisatorsubstanzen inaktiviert werden (KÖGL) (vgl. S. 170). So werden Wachstumshemmungen durch Ultraviolett verständlich.

Bei Studien über die Ultraviolettwirkung wurde ähnlich wie bei denen über die Einflüsse von Röntgen- und Korpuskularstrahlen nach Förderungen gesucht, die man bei der Einwirkung geringer Strahlungsintensität und bei kurz dauernder Bestrahlung erwartete; aber wenn solche Stimulierungen eintreten, sind sie vorübergehender Natur, können sich also bei länger dauernden Versuchen nicht bemerkbar machen. Höchstens das langwellige Ultraviolett über 2900 Å, dessen physiologischer Einfluß schon mehr dem des sichtbaren Lichts entspricht, kann gelegentlich fördernde Wirkungen entfalten.

Von den Schäden werden bei den höheren Pflanzen vornehmlich die äußeren Teile betroffen, in denen die Strahlung bereits sehr stark absorbiert wird; denn die verschiedensten Zellbestandteile absorbieren Ultraviolett durchweg stärker als sichtbares Licht. Die inneren Gewebe erhalten also nur eine sehr abgeschwächte Strahlung. Besonders die verholzten und kutinisierten Wände, weniger das Plasma, absorbieren die Strahlung, auch schon die langwellige Ultraviolettstrahlung, sehr stark. Oft kann bereits der Zellsaft der Epidermis einen wirksamen Strahlenschutz für die tieferen Gewebe bilden, nämlich dann, wenn er Gerbstoffe, Anthocyane oder Flavone gelöst enthält, die (schon im langwelligen Ultraviolett) stark absorbieren. Die starke Absorption des Ultravioletts äußert sich gelegentlich in der Fluoreszenz der die Strahlung absorbierenden Zellbestandteile im Ultraviolett [METZNER (2)]. Da die Strahlung um so stärker absorbiert wird, je kurzwelliger sie ist, verstehen wir, daß die Pflanzen in der freien Natur selbst dann, wenn die Strahlung reich an Ultraviolett ist, keine nennenswerten Schädigungen erleiden.

In der Literatur finden sich zahlreiche Angaben über die günstige Wirkung des Ultraviolett auf Wachstum, Entwicklung, Blütenbildung usw. Leider waren aber die Versuchsbedingungen zumeist nicht klar genug definiert.

Eine Förderung der Zellteilung ist von mehreren Autoren (vor allem GURWITSCH) der Strahlung zwischen 1900—2500 Å zugeschrieben worden. Solche Strahlen sollen in sehr geringen Intensitäten von den Organismen selber geliefert werden; sie wurden als mitogenetische Strahlen bezeichnet. Mehrere sorgfältige Experimentatoren waren nicht imstande, die mitogenetische Strahlung aufzufinden oder eine Teilungsförderung durch entsprechende Dosen experimentell erzeugten Ultravioletts sicherzustellen (RAHN; GERLACH).

#### 4. Wirkung des sichtbaren Lichts und der angrenzenden Spektralbereiche.

##### a) Physikalische und methodische Fragen.

**Allgemeines.** Nach dem (natürlich nicht nur für die sichtbare Strahlung gültigen) Gesetz von DRAPER und GROTHUS kann nur die absorbierte Strahlung physikalische und chemische Prozesse einleiten. Die Art dieser Vorgänge ist mannigfaltig. Häufig wird die Energie einfach in *Wärme* transformiert und sie kann dann als solche im Organismus physiologische Wirkungen entfalten, die auch durch direkte Zufuhr von

Wärme, also etwa durch Überführung in Luft höherer Temperatur erzielbar sind. Die Anregung der absorbierenden Atome durch die zugeführte Energie kann aber auch zur *Abspaltung von Elektronen* führen; ein Prozeß, der bekanntlich bei Alkalimetallen (in Photozellen!) leicht eintritt. Die mit dem absorbierten Quant zugeführte Energie wird also teilweise (im Grenzfall vollständig) auf diese Elektronen übertragen. Die absorbierte Energie kann aber von dem angeregten Atom auch in Form strahlender Energie, also als *Fluoreszenzlicht* wieder abgegeben werden; dabei geht ebenfalls ein Teil der Energie verloren, so daß die Quanten des Fluoreszenzlichtes energieärmer als die des absorbierten sind, d. h. das Fluoreszenzlicht hat eine größere Wellenlänge. Weiterhin können *chemische Prozesse* eingeleitet werden. Zunächst einmal dadurch, daß das absorbierende und somit angeregte Molekül selber eine chemische Umwandlung erleidet; es kann zur Isomerisation, Polymerisation, Spaltung usw. veranlaßt werden. Aber die absorbierte Energie kann auch auf andere Moleküle übertragen werden, die dadurch nunmehr ihrerseits eine Anregung erfahren und demgemäß leichter chemische Reaktionen eingehen. In diesem letzteren Fall, der physiologisch oft verwirklicht ist, wirkt das absorbierende Molekül also nur als *Energieüberträger* (Sensibilisator); es erleidet keine chemische Umwandlung, sondern nur eine reversible Anregung. — An diese einleitenden Vorgänge können sich natürlich im Organismus die verschiedenartigsten Prozesse anschließen.

Alle hier genannten Möglichkeiten werden auch bei den lichtphysiologischen Prozessen im Organismus vorkommen. Allerdings ist erst in wenigen Fällen eine bis zu diesen elementaren Abläufen vordringende Analyse angebahnt worden. Zu den bekanntesten Vorgängen gehört in dieser Hinsicht die Photosynthese, bei der nach den neueren Untersuchungen das Chlorophyll offenbar als Sensibilisator wirkt, wir aber immer noch nicht genau wissen, ob es dann auf die Energieübertragung vom Chlorophyll auf die Sauerstoffmoleküle oder auf Moleküle anderer Substanzen ankommt. Da die Photosynthese von speziell stoffwechselphysiologischem Interesse ist, wird sie uns hier nicht näher beschäftigen, obwohl — wie wir sehen werden — die Sensibilisatorwirkung des Chlorophylls auch reizphysiologisch wichtig werden kann.

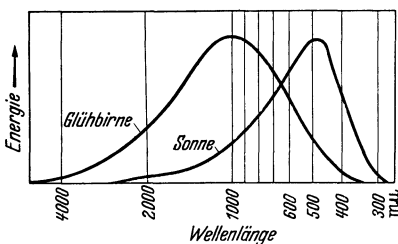


Abb. 140. Relative Energieverteilung in der von der Sonne zur Erde gelangenden und in der von einer Glühbirne emittierten Strahlung. Das Sonnenlicht enthält also vom grünen Licht ( $\lambda$  ungefähr 500  $m\mu$ ) relativ am meisten; die Glühbirne zeigt ihre maximale Strahlung im Ultrarot, allerdings noch ziemlich nahe dem Gebiet der sichtbaren Rotstrahlung.

#### Lichtquellen und -filter (NUERNBERGK).

Bei lichtphysiologischen Untersuchungen spielt die Vergleichung des Effektes verschiedener Spektralbereiche eine erhebliche Rolle und die Erfolge der Untersuchungen sind weitgehend an die Fortschritte der Technik für die Isolierung solcher Bereiche gebunden. Daher sei hier ganz kurz auf das Prinzipielle dieser Methoden eingegangen.

Als *Lichtquellen* dienen einerseits Glühlampen (Abb. 140) oder Kohlebogenlampen, die beide ein kontinuierliches Spektrum liefern; darin ist auch die ultraviolette

Strahlung vertreten, die sich aber bei Glühlampen nur dann bis zum kurzwelligen Ultraviolett erstreckt, wenn für die Herstellung der Lampen ein ultraviolettdurchlässiges Glas benutzt wurde. Vorwiegend senden diese Lichtquellen jedoch ultrarote Strahlung aus. Andererseits können Quarzquecksilberdampflampen benutzt werden; die in ihnen vom

Quecksilberdampf abgegebene Strahlung setzt sich aus zahlreichen einzelnen Spektrallinien zusammen (Abb. 141). Außerdem werden noch mehrere andere Gasentladungslampen hergestellt, die das Spektrum von Edelgasen oder Metaldämpfen aussenden.

Will man bei physiologischen Untersuchungen mit *einzelnen Spektrallinien* arbeiten, so müssen als Lichtquelle die Quarzquecksilberlampe oder die letztgenannten Spektrallampen dienen und durch geeignete Glas-, Flüssigkeits- oder Gelatinefilter die gewünschten Spektrallinien isoliert werden. Genügen dagegen *schmale Spektralbereiche*, so kann man von dem kontinuierlichen Spektrum ausgehen, und dieses entweder im Prisma zerlegen oder auch wieder durch Benutzung von Filtern einzelne Bereiche isolieren. Für die spektrale Zerlegung sind besondere Monochromatoren konstruiert worden, die aber oftmals infolge Reflexion und Streuung in der Apparatur doch noch keine ganz reinen Spektralbereiche liefern; gerade in der Reizphysiologie können diese für andere Zwecke bedeutungslosen Fehler sehr stören. Man wird daher zum mindesten nicht ungünstiger arbeiten, wenn man zur Isolierung Flüssigkeits- und Glasfilter benutzt. Gegenwärtig wird eine große Zahl von Farbgläsern produziert, deren Eigenschaften die nötige Konstanz besitzen, und die, namentlich dann, wenn Kombinationen mehrerer Gläser (oder auch Kombinationen mit Flüssigkeiten) benutzt werden, genügend schmale und reine Spektralbereiche liefern.

Sehr gut verwertbar, aber in der Pflanzenphysiologie erst wenig angewandt ist das Prinzip der CHRISTIANSEN-WEIGERT-Filter.

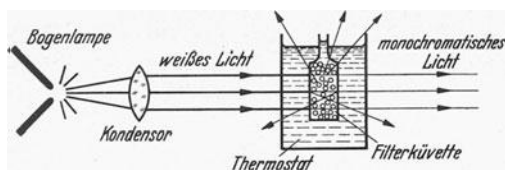


Abb. 142. Schema zur Erklärung des Monochromatorprinzips nach CHRISTIANSEN-WEIGERT. Das Licht der Bogenlampe (links) dringt, nachdem ein Teil davon durch den Kondensator zum parallelen Strahlenbündel vereinigt worden ist, durch den Thermostaten (mit Wasser) in die Filterküvette (Glaspulver mit organischer Flüssigkeit); alle Strahlenqualitäten bis auf eine werden zerstreut, so daß nur Strahlen einer Qualität (Abb. 143) den Thermostaten in der alten Richtung verlassen.

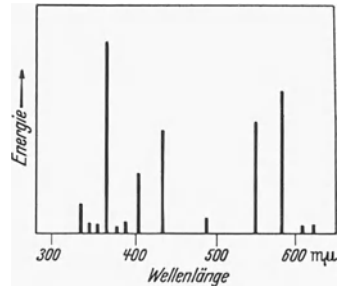


Abb. 141. Energieverteilung in der Quarz-Quecksilberlampe.

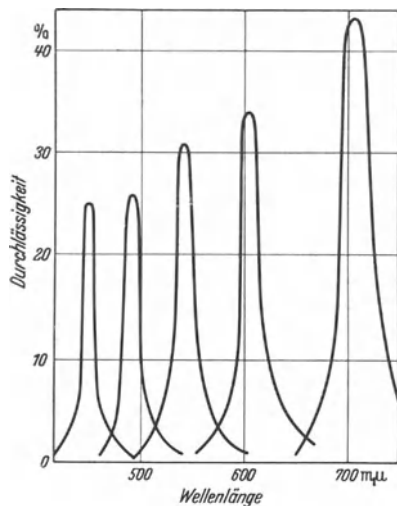


Abb. 143. Einige der mit CHRISTIANSEN-WEIGERT-Filtern gewonnenen Spektralbereiche. Filtertemperatur immer 20°. Variation der spektralen Durchlässigkeit durch Änderung des Mischungsverhältnisses von Schwefelkohlenstoff und Benzin. Für die Isolierung des blauen Bereichs wurden 4%, für den Rotbereich 20%, für die anderen Bereiche entsprechende Zwischenstufen der Schwefelkohlenstoffkonzentration im Lösungsgemisch benutzt. Nach MCALISTER.

Das Filter besteht aus Körnern farblosen Glases in einer organischen Flüssigkeit (z. B. Benzol-Schwefelkohlenstoffgemisch). In diesem Filter haben Glas und Flüssigkeit nur für einen schmalen Spektralbereich den gleichen Brechungsindex. Lediglich dieser Bereich kann das Filter in unveränderter Richtung passieren; alle anderen werden gebrochen oder reflektiert (Abb. 142). So läßt sich ein sehr enger Spektralbezirk isolieren. Man



braucht nur den Brechungsexponenten der Flüssigkeit zu variieren (z. B. durch Benutzung verschiedenartiger Mischungen von Benzol und Schwefelkohlenstoff), um den jeweils gewünschten Spektralbereich zu gewinnen (Abb. 143). Es kann sogar immer mit derselben Flüssigkeit gearbeitet werden, wenn man die Temperatur variiert; denn die Brechungsexponenten von Glas und Flüssigkeit besitzen eine verschiedene Temperaturabhängigkeit (WEIGERT; MCALISTER).

**Messung.** Ebenso wichtig wie die sorgfältige Isolierung der einzelnen Spektralbereiche ist die Messung der auf das Objekt einstrahlenden Energie; denn diese ist natürlich je nach der Durchlässigkeit des Filters und vor allem auch je nach der spektralen Energieverteilung der Lichtquelle sehr verschieden. Zur Messung der Energie (an der Stelle, an der sich das zu bestrahlende Versuchsobjekt befindet) kann man diese entweder in einem geschwärzten, also alle Spektralbereiche absorbierenden Körper auffangen und die eintretende Temperaturerhöhung an dem von ihr bewirkten Thermostrom mit einem empfindlichen Galvanometer messen; d. h. man benutzt eine Thermosäule in Verbindung mit einem Galvanometer. Einfacher ist die Messung mit einer Photozelle, etwa einer Selenzelle, in der die einfallende Strahlung einen Photostrom erzeugt, der wieder galvanometrisch gemessen wird. Dabei muß natürlich die (recht unterschiedliche) Empfindlichkeit der Zelle für die einzelnen Spektralbereiche bekannt sein und bei der Auswertung des Galvanometerausschlags berücksichtigt werden.

Die *Intensität der Strahlung* bezeichnen wir mit der Anzahl Kalorien oder Erg, die in der Zeiteinheit auf die Einheit der bestrahlten Fläche fallen, also in  $\text{Erg/cm}^2/\text{sec}$  oder in  $\text{cal/cm}^2/\text{sec}$  (bzw.  $\text{Cal/cm}^2/\text{sec}$ ). Die gesamte während der Versuchszeit *eingestrahelte Energie* wird in Erg oder cal (bzw. Cal) angegeben. Oft wird auch noch das weniger brauchbare *Helligkeitsmaß* (MK) benutzt, und die zugeführte Lichtmenge in MKS (Meterkerzensekunden) angegeben. Das ist insofern nicht ganz exakt, als ein und derselben Helligkeit weißen Lichtes je nach der spektralen Zusammensetzung der benutzten Lichtquelle eine unterschiedliche Strahlenergie entsprechen kann, zudem muß das Maß auf weißes Licht beschränkt bleiben.

Von den zahlreichen Wirkungen des Lichtes auf die Pflanze interessieren uns hier natürlich vor allem die Wirkungen auf Wachstums- und Bewegungsvorgänge.

#### b) Allgemeines über die Aufnahme der Lichtreize.

**Spektrale Empfindlichkeitskurve.** Man pflegt die Lichtreizreaktionen der Pflanze etwa einzuteilen in *phototaktische Bewegungen*, die wir bei vielen mit Geißeln ausgerüsteten Algen und Flagellaten vorfinden, in die *phototropischen und photonastischen Krümmungen* der höheren Pflanzen, in die *Lichtwachstumsreaktionen*, d. h. die durch einen Lichtreiz induzierten vorübergehenden Schwankungen der Wachstumsintensität und in die erst später, bei länger dauernden Versuchen in *formativen Wirkungen* zum Ausdruck kommenden Wachstumsbeeinflussungen. Es gibt dann noch zahlreiche Sonderreaktionen, wie z. B. die Beeinflussung der Ausbildung bestimmter Organe, etwa der Fruchtkörper bei Pilzen, die Beeinflussung der Sporenentleerung mancher Pilze, der Plasmaströmung und anderer Zellvorgänge, unter denen namentlich noch die Permeabilität zu nennen ist. Bei dieser Einteilung werden aber

Erscheinungen, die einander physiologisch sehr verwandt sind, auseinandergerissen und andere, die wenig miteinander zu tun haben, unter einem Namen zusammengefaßt. Zum Beispiel kann eine phototropische Krümmung auf ganz verschiedenartige Zellvorgänge zurückgehen, während in anderen Fällen Phototropismus, Phototaxis und formative Wirkung sekundäre Folgen ein und desselben elementaren Vorgangs sind. Die Forschung ist gegenwärtig noch nicht soweit, daß eine endgültig befriedigende Anordnung bei der Darstellung der verschiedenen Lichtreizwirkungen möglich ist. Um so wichtiger ist es, auf die Erscheinungen besonders hinzuweisen, die die physiologische Verwandtschaft verschiedenartiger Lichtreizwirkungen erkennen lassen.

Hierher gehört in erster Linie die *vielen Lichtreaktionen gemeinsame eigentümliche Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes*, nämlich die starke Wirkung des blauen und violetten Lichts, die verminderte Wirkung des (langwelligen) Ultraviolett und des längerwelligen sichtbaren Lichts. Diese spektrale Empfindlichkeitskurve ist bei den phototropischen Krümmungen zuerst von BLAAUW einigermaßen sorgfältig ermittelt worden, und zwar für die *Avena*-Koleoptilen und die *Phycomyces*-Sporangienträger. Man hat zur Erklärung dieser Abhängigkeit bis in die neueste Zeit hinein vor allem auf die größere Energie der Quanten des kurzwelligen Lichtes verwiesen. Aber dabei bleibt ungeklärt, warum die Wirksamkeit schon im äußersten Violett und noch mehr im Ultraviolett wieder abnimmt (ohne auch dort ganz zu fehlen); und andererseits zeigt die, wenn auch sehr geringe, Wirksamkeit des längerwelligen Lichts (grün und gelb), daß die energiearmen Quanten des grünen und gelben Lichts an sich sehr wohl in der Lage sind, phototropische Vorgänge einzuleiten. So mußte aus den Beobachtungen geschlossen werden, daß es für die Einleitung der phototropischen Vorgänge nicht auf die in irgendwelchen beliebigen Zellbestandteilen absorbierte Energie ankommt (denn die Absorption grüner, gelber und roter Strahlen ist auch in chlorophyllfreien Geweben recht ansehnlich), sondern nur auf die Absorption in einer Substanz, die vorwiegend Blau-Violett absorbiert. Die Deutung der *spektralen Empfindlichkeitskurve als Ausdruck der Absorptionskurve einer Substanz mit spezifischer Funktion bei den Lichtreizwirkungen* wurde aber durch die Beobachtung, daß die Empfindlichkeitskurve in Wahrheit nicht eingipflig ist, sondern zwei einander benachbarte Maxima zeigt, unumgänglich. Diese Maxima liegen sowohl für die *Avena*-Koleoptile (Abb. 144) als auch für die Sporangienträger von *Pilobolus* bei etwa 445 und 480  $m\mu$  (Abb. 145). — Zur Bestimmung der spektralen Empfindlichkeitskurven kann entweder das Kompensationsverfahren dienen (die Pflanze wird zwischen die beiden zu vergleichenden Lichtquellen gestellt und die Richtung der Krümmung ermittelt) oder es wird die zur Schwellenreizung (also zum eben sichtbaren Erfolg) bzw. die zur Erreichung eines bestimmten Krümmungsgrades notwendige Energiemenge bestimmt.

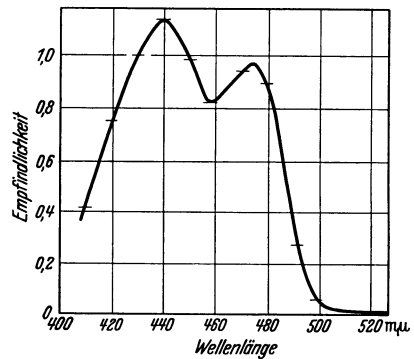


Abb. 144. Empfindlichkeit der Koleoptilen von *Avena sativa* für Licht verschiedener Wellenlängen. Die Empfindlichkeit für  $\lambda$  430  $m\mu$  wurde als 1 bezeichnet. Ein Hauptmaximum der Empfindlichkeit liegt im Blauviolett, ein geringeres Maximum im Blaugrün.  
Nach JOHNSTON.

**Karotin.** Von den in der Pflanze verbreiteten Substanzen zeigen namentlich die Karotinoide eine dieser Empfindlichkeitskurve entsprechende Absorptionskurve (Abb. 146). Bei *Pilobolus* wurde auch ermittelt,

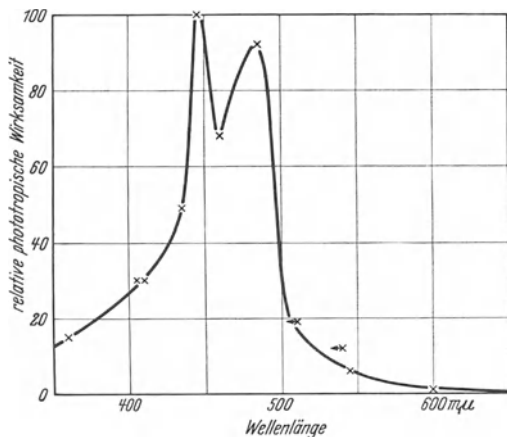


Abb. 145.

Abb. 145. *Pilobolus Kleinii*. Relative phototropische Empfindlichkeit für Strahlen verschiedener Wellenlängen. 2 Maxima.

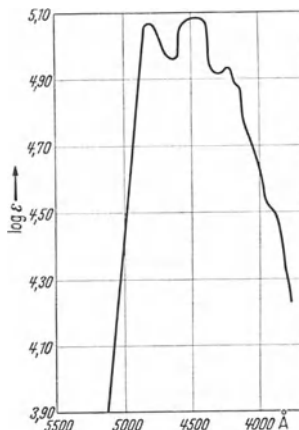


Abb. 146.

Abb. 146. Extinktionskurve von Karotin in Hexan.  $c = 1$  Mol/Liter.  $d = 1$  cm. Je ein Maximum im Blaugrün und im Blauviolett; ein geringes Maximum im Violett. Nach SPRECHER v. BERNEGG, HEIERLE und ALMASY.

daß die Absorptionsbänder des in der lebenden Zelle lipid gelösten Karotins mit den Gipfelpunkten der phototropischen Empfindlichkeitskurve übereinstimmen [BACHMANN und BERGANN; CASTLE (2); JOHNSTON; BÜNNING (2)].

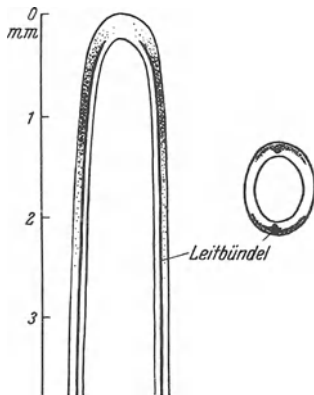


Abb. 147.

Abb. 147. *Avena*-Koleoptile im Längsschnitt (links) und im Querschnitt (rechts). Das Chlorophyll bzw. Karotin enthaltende Gewebe ist dunkel gezeichnet. Das Vorhandensein von Karotin ist ebenso wie die hohe phototropische Empfindlichkeit auf die Spitze beschränkt.

Abb. 148. Oberer Teil des Sporangienträgers von *Pilobolus Kleinii*, phototropisch gekrümmt. Eine Pigmentzone liegt dicht unterhalb des Sporangiums, eine zweite am Übergang des zylindrischen Teils in den blasenförmigen.

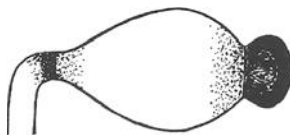


Abb. 148.

Die blasenförmige Erweiterung der Trägerzelle gebrochen werden muß, wenn eine phototropische Krümmung oder eine Lichtwachstumsreaktion eintreten soll (Abb. 148 und 156).

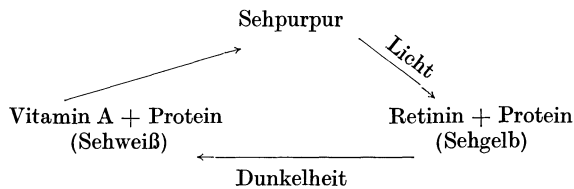
Tatsächlich findet sich überall dort, wo eine Zelle oder ein Gewebe phototropisch für blauviolett Licht besonders empfindlich ist, auch Karotin, und zwar ist, soweit die bisherigen Versuche zeigen, immer  $\beta$ -Karotin (vgl. S. 78) wichtig. In der Gramineenkoleoptile enthält nur die Spitze Karotin und die Karotinverteilung stimmt hier einigermaßen mit der Verteilung der Lichtempfindlichkeit überein (Abb. 147). Auch die phototropisch empfindlichen Spitzen der *Phycomyces*-Sporangienträger enthalten reichlich  $\beta$ -Karotin. In den Sporangienträgern von *Pilobolus* findet sich der Farbstoff fast ausschließlich an der Stelle, zu der das Licht durch die als Linse wirkende

gebrochen werden muß, wenn eine Lichtwachstumsreaktion eintreten soll (Abb. 148 und 156).

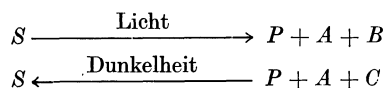
Die Beobachtungen über die Rolle des Augenflecks (Stigma) der Flagellaten und Volvocales bei deren phototaktischen Bewegungen sprechen ebenfalls für die Bedeutung von Karotinoiden bei der Aufnahme von Lichtreizen. Dieser Pigmentfleck enthält Karotinoide noch nicht näher bekannter Natur. Nach den Angaben mehrerer Autoren ist nur das den Augenfleck treffende Licht phototaktisch wirksam. Oft (so bei manchen Volvocalen) sind sogar linsenartige Bildungen vorhanden, die das Licht auf den Pigmentfleck lenken (Abb. 179). Die Orangefärbung des Stigmas zeigt schon, daß er vorzugsweise das Licht absorbiert, das sich auch als phototaktisch am wirksamsten erwiesen hat, nämlich das blaue. Allerdings sind die Angaben über die spektrale Empfindlichkeitskurve der Flagellaten und Volvocales noch etwas widerspruchsvoll; für einige Arten ist ein Maximum im Blauviolett angegeben worden, für andere ein Maximum im Blaugrün. Das kann zum Teil damit zusammenhängen, daß die Absorptionskurve der Farbstoffe bei einzelnen Arten verschieden ist.

**Physiologische Primärwirkung.** Diese eigentümliche, durch Absorption im Karotin oder einem Karotinoid zu erklärende unterschiedliche Wirksamkeit einzelner Spektralbereiche kommt, wie wir sehen werden, bei sehr vielen Lichtreizwirkungen in der Pflanze vor; ihnen allen liegt also wohl der gleiche Reizaufnahmeprozess zugrunde. Die Kenntnis dieses Aufnahmeprozesses wäre besonders interessant, weil nach neueren Untersuchungen auch in den tierischen Lichtsinnesorganen Karotinoide eine erhebliche Rolle spielen. Der wichtigste Bestandteil des Sehpurpurs ist ein Karotinoid, das allerdings nicht, wie in der höheren Pflanze, lipoid gelöst ist, sondern sich in einer physikalischen Bindung mit einem Eiweiß befindet. Hierbei scheint sogar wieder  $\beta$ -Karotin hervorragend beteiligt zu sein. Durch diese Bindung an ein Eiweiß ändert der Farbstoff sein Absorptionsverhalten: er zeigt nur noch ein Maximum, und zwar im Grünen; dementsprechend ist auch die Empfindlichkeit des Auges für grünes Licht bekanntlich am größten (Abb. 151).

Beim tierischen Sehprozeß ist die Strahlungsabsorption im Sehpurpur mit dessen chemischer Veränderung verknüpft; es erfolgt ein Ausbleichen, das zunächst in der Befreiung des Karotinoids aus seiner Bindung am Eiweiß besteht; später wird auch das Karotinoid selber (Sehgelb, Retinin) chemisch umgewandelt, aus ihm entsteht (unter Farbverlust) Vitamin A. Im Dunkeln kann dann der Sehpurpur aus Vitamin A regeneriert werden (WALD):



Die Vorstellung eines derartigen Kreislaufes läßt sich mit der Anschauung vereinbaren, die man sich schon vorher auf Grund des Studiums der Adaptationsprozesse gemacht hatte; man wurde nämlich zwangsläufig zur Ansicht geführt, daß in der Retina Vorgänge folgender Art ablaufen (wobei die Buchstaben unbekannte Substanzen bedeuten):



Die Reizwirkung wird der Komponente *B* zugeschrieben, die rasch aus der Retina diffundiert, während die Regeneration der empfindlichen Substanz *S* mit Hilfe einer nicht erst beim Sehprozeß gebildeten Substanz *C* vollzogen werde (HECHT). Die Substanz *S* würde also dem Sehpurpur entsprechen, *P* und *A* dem Vitamin A bzw. Eiweiß.

Wiewohl sich nun der oben genannte Prozeß in der Retina recht verschiedener Tiere hat nachweisen lassen, ist eine Übertragung der Befunde auf die Pflanze doch nicht ohne weiteres möglich, vor allem darum nicht, weil das Karotin hier anscheinend einfach lipoid gelöst ist, und daher ein der Bildung von Retinin analoger Prozeß nicht möglich ist, und gerade diese Reaktion ist in der Retina die photochemische, während die sich anschließende Umwandlung in Vitamin A unabhängig vom Licht stattfindet. Will man eine tiefere Übereinstimmung zwischen den Vorgängen der Lichtreizaufnahme in der Pflanze und im Tier annehmen, so müßte man vermuten, daß schon die Retininbildung nicht lediglich in der Aufhebung der Eiweiß-Karotinoidverbindung besteht, sondern sie vielmehr bereits die Umwandlung von  $\beta$ -Karotin (das im Sehpurpur nachgewiesen worden ist) in Retinin (dessen Absorptionskurve auch nicht mehr mit der des Karotins übereinstimmt) einschließt. Der eigentliche, und auch in der Pflanze mögliche photochemische Vorgang wäre dann die Bildung von Retinin aus Karotin, die Befreiung aus der Bindung an Eiweiß eine dort notwendige Begleiterscheinung oder Folge dieser Umwandlung, wo eine solche Bindung besteht.

Für die Annahme, daß bei der tierischen und pflanzlichen Lichtreizwirkung die Strahlungsabsorption zu einander ähnlichen physiologischen Primärwirkungen führt, spricht eindringlich die Analogie der *Adaptationsprozesse*. Im Licht erfolgt bekanntlich eine Herabsetzung der Empfindlichkeit, die dann im Dunkeln allmählich wiederhergestellt wird. Die Messung der Reizschwellen oder auch der Reaktionszeiten ist zur Er-

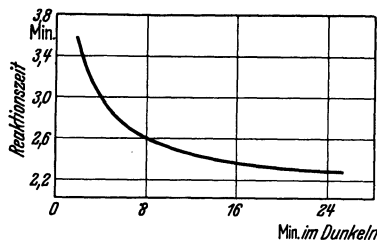


Abb. 149. Dunkeladaptation im Sporangienträger von *Phycomyces*. Nach der Übertragung aus dem Licht ins Dunkle erhöht sich allmählich wieder die Lichtempfindlichkeit; das kommt in der Verringerung der Reaktionszeit der Lichtwachstumsreaktion im Falle einer neuen Lichtreizung zum Ausdruck. Nach CASTLE (2).

mittlung des Verlaufs der Adaptation geeignet. Es ist bei Pflanzen nicht immer leicht, den Verlauf des eigentlichen Adaptationsprozesses zu ermitteln; namentlich bei den höheren Pflanzen liegen die Verhältnisse oft viel zu kompliziert; dagegen konnte der Vorgang beispielsweise auf Grund der Reaktionszeit der Lichtwachstumsreaktion bei den Sporangienträgern von *Phycomyces* gut beobachtet werden (Abb. 149). Daß aber auch bei höheren Pflanzen ein entsprechender Vorgang stattfindet, mag etwa aus der Beobachtung hervorgehen, daß bei *Avena*-Koleoptilen und *Sinapis*-Hypokotylen eine intermit-

tierende Reizung wirksamer ist als kontinuierliche mit gleicher Reizmenge (GÜNTHER-MASSIAS). Bei der Einschlebung von Dunkelpausen besteht ja immer wieder die Möglichkeit einer partiellen Dunkeladaptation, die den Erfolg des nächsten Teilreizes natürlich erhöht. — Übrigens stimmt der bei *Phycomyces* beobachtete Adaptationsprozeß auch hinsichtlich seiner Zeitdauer (30 bis 40 Minuten) ungefähr mit dem Adaptationsprozeß im tierischen Lichtsinnesorgan überein.

Es liegt nahe, den Prozeß der Dunkeladaptation mit der Neubildung von Sehpurpur bzw. (bei den Pflanzen) mit der Neubildung

des Karotins aus den Produkten der photochemischen Zerstörungen in Zusammenhang zu bringen. Jedoch besteht dabei insofern eine Schwierigkeit, als die Menge unzerstörten Karotins sich in der Pflanze auch bei starker Lichtreizung nur so unbedeutend vermindert, daß die Abnahme der Empfindlichkeit im Licht nicht aus der verminderten Karotinmenge erklärbar wird. Der Adaptationsprozeß steht also wohl mit einem sekundären Vorgang im Zusammenhang.

Für die Deutung der Reaktionen, die die im Karotin absorbierte Energie einleitet, verdient noch die eigentümliche Rolle der Lichtintensität Beachtung. Man kann nicht, wie es zunächst wahrscheinlich sein, und auf Grund des Reizmengengesetzes erwartet werden müßte, mit einer schwachen Lichtintensität durch entsprechend längere Einwirkung den gleichen Erfolg erzielen wie mit einer höheren Intensität. Zwar bestimmt nicht allein die Intensität den Erfolg einer Reizung; es ist auch eine gewisse Wirkungs-dauer notwendig, jedoch beträgt diese nur wenige Sekunden; längere Fortsetzung der Belichtung mit der gleich niedrigen Intensität ist dann wirkungslos. Auch diese Gesetzmäßigkeit, die übrigens bei tierischen Lichtsinnesorganen ebenfalls gefunden wurde, läßt sich wieder nur an so einfachen Systemen wie den Sporangienträgern von *Phycomyces* untersuchen und kann dort beispielsweise durch die Messung der Reaktionszeit der Lichtwachstumsreaktion demonstriert werden (Abb. 150).

Diese Eigentümlichkeit ist dadurch zu verstehen, daß im Organismus schon während der Belichtung eine *Gegenreaktion* einsetzt, durch die das für die Reizwirkung verantwortliche Produkt des photochemischen Prozesses (also die Substanz *B* des oben gegebenen Schemas) wieder zerstört wird. Dieser Zerstörungsprozeß muß ja zur Verhinderung eines Dauerreizzustandes auch noch im Dunkeln ablaufen und seine Geschwindigkeit kann demgemäß von der Lichtintensität unabhängig sein. Daher wird sich die die Reizwirkung ausübende Substanz in um so höherer Konzentration anreichern, je stärker die Lichtintensität, also der Bildungsprozeß der Substanz ist; einige Zeit nach Beginn der Belichtung hat die Substanz die Konzentration erreicht, die dem Gleichgewicht zwischen der Geschwindigkeit des Prozesses ihrer Bildung bei der betreffenden Intensität und dem ihrer Zerstörung entspricht, von diesem Zeitpunkt an ist die weitere Beleuchtung daher wirkungslos.

Es ist nicht anzunehmen, daß durch die Strahlungsabsorption im Karotin immer nur Prozesse dieser Art in der Pflanze eingeleitet werden. Das Karotin wird zum Teil auch als Sensibilisator wirken, also selber chemisch unverändert bleiben und andere Stoffe zur Reaktion veranlassen. Karotin kann tatsächlich solche Prozesse einleiten, es hat sich nämlich als photodynamisch wirksam erwiesen; und wir wissen zudem, daß auch andere als Sensibilisatoren wirksame Stoffe in der Pflanze Reizreaktionen einzuleiten vermögen. Das gilt z. B. für Chlorophyll; die im grünen Farb-

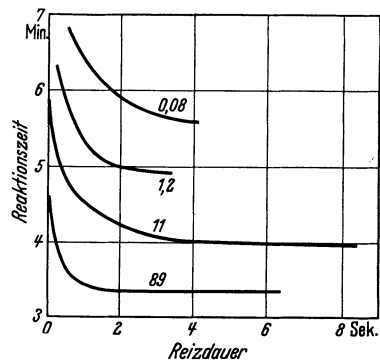


Abb. 150. *Phycomyces*-Sporangienträger wurden mit verschiedenen Lichtintensitäten verschieden lange gereizt. Die Intensitäten sind in Fußkerzen (eine Fußkerze = etwa 10 MK) neben den Kurven angegeben; die Reizdauer ist auf der Abszisse, die Reaktionszeit der Lichtwachstumsreaktion auf der Ordinate angegeben. Mit jeder Intensität läßt sich ein gewisses Minimum der Reaktionszeit erreichen; bald aber hat die Vergrößerung der Reizdauer keinen Einfluß mehr auf die Abkürzung der Reaktionszeit, nur erhöhte Lichtintensität vermag sie weiter abzukürzen. Nach CASTLE und HONEYMAN.

stoff absorbierte Strahlung kann in manchen Fällen sogar recht beträchtlich phototropisch wirksam sein, wenn auch nie so stark wie die im Karotin

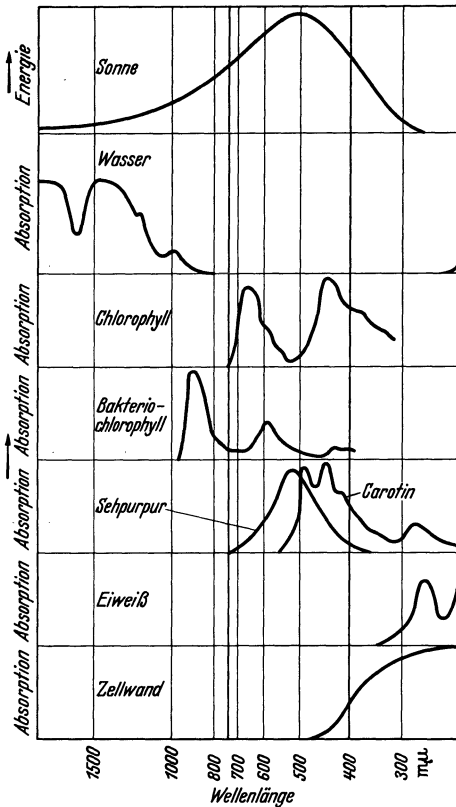


Abb. 151. Schema zur Veranschaulichung der wichtigsten pflanzenphysiologischen Strahlungsabsorptionen. Die Abszissen geben die Wellenlängen an; die Ordinaten bedeuten Absorption (in der obersten Kurve Energiemengen); die beiden kräftigeren Vertikallinien geben die Grenzen des Bereichs sichtbarer Strahlung an. Kurve I Energieverteilung im Sonnenlicht. II. Absorption durch Wasser; der größte Anteil des Sonnenlichts, namentlich die sichtbare Strahlung wird vom Wasser in geringer Schichtdicke noch nicht merklich absorbiert, daher kann die Strahlung auch ausreichend zu den Submersen gelangen, und sie kann durch wasserreiches Gewebe in die inneren Teile der Pflanzen vordringen. III. Absorption durch Chlorophyll; gute Ausnutzung der (im Sonnenlicht überwiegenden) sichtbaren Strahlung. IV. Absorption durch Bakteriochlorophyll; Ausnutzung der langwelligeren, aber in das Wasser noch gut eindringenden Strahlung, d. h. des kurzwelligsten Anteils vom Ultrarot; geringe Ausnutzung der sichtbaren Strahlung. V. Absorption durch Karotin (häufige Form der Lichtreizabsorption bei Pflanzen) und durch Sehpurpur (Lichtreizabsorption in tierischen Sehorganen). VI. Absorption in Eiweißsubstanzen; die Absorption ist erst in dem Bereich des UV stark, der im Sonnenlicht kaum noch vorhanden ist, so daß UV-Schädigungen in der freien Natur nicht leicht eintreten. VII. Absorption durch Zellwände (die Kurve wird je nach der chemischen Beschaffenheit der Zellwände recht verschieden sein können); Schutz des Protoplasmas gegen UV!

absorbierte; und auch experimentell eingeführte Sensibilisatoren, wie die fluoreszierenden Eosinfarbstoffe sind in dieser Hinsicht wirksam. Wir werden auf den nächsten Seiten gelegentlich Lichtreizwirkungen kennenlernen, bei denen die Strahlungsabsorption in anderen Substanzen als dem Karotin wichtig ist. Einen vorläufigen Überblick kann uns Abbildung 151 geben, die uns die Ausnutzung des Sonnenlichtes durch die Pflanze veranschaulichen soll.

Nunmehr soll versucht werden, einige der speziellen Endreaktionen, die ganz oder vorwiegend durch eine Strahlungsabsorption in Karotinoiden eingeleitet werden, zu analysieren.

### c) Wirkung des Lichtes auf die Membrandehnbarkeit.

Zunächst sei an einigen einfachen Beispielen eine Lichtreizreaktion erläutert, nämlich die *Erhöhung der Zellwanddehnbarkeit*, die auch bei den komplizierteren Wachstums- und Krümmungsreaktionen beteiligt, in den hier zu besprechenden Beispielen aber der Analyse besonders leicht zugänglich ist.

Der genannte Effekt kann beim Lichteinfluß auf die Entleerung von Sporen und Schwärmern aus ihren Behältern beobachtet werden, recht gut auch beim Lichteinfluß auf das Abschießen der Sporangien von *Pilobolus*. Den Vorgang des Sporangienabschusses beim letztgenannten Objekt haben wir schon beschrieben (S. 94): Dicht unterhalb des Sporangiums befindet sich ein stark dehnbare Ring; die Dehnbarkeit nimmt während der Reifung noch zu, bis schließlich die Spannung zwischen dem Ring und der wenig dehnbaren Columella so groß wird, daß es zum Aufreißen kommt. Dieser

Prozeß, d. h. die Dehnbarkeitszunahme läßt sich durch Licht beschleunigen. Das beruht nicht auf einer *direkten* Beeinflussung der Wand durch

das Licht, sondern primär ist auch hier eine Absorption im Karotin wichtig, das sich gerade an dieser Stelle reichlich vorfindet (Abb. 148) [BULLER; BÜNNING (3)]. Wie es dadurch zur Erhöhung der Membrandehnbarkeit kommt, ist noch unbekannt.

Bei den Ascomyceten wird die Sporenentleerung aus den Asci durch eine Membranverquellung am Ascusscheitel eingeleitet, also durch eine Wandveränderung, die man wohl mit der bei *Pilobolus* eintretenden vergleichen darf. Auch bei den Ascomyceten (z. B. *Ascobolus*) kann der Prozeß durch Licht gefördert werden. — Als weiteres Beispiel mag noch die Entleerung der Schwärmer von *Heterococcus viridis* genannt werden. Durch eine kurze Beleuchtung der Mutterzellen wird das Ausschwärmen der Zoosporen sehr beschleunigt; der Vorgang wird durch eine mikroskopisch erkennbare Zunahme der Membranquellung eingeleitet (HEITZ). — Die Art der Reizaufnahme ist in den beiden letztgenannten Fällen noch nicht untersucht worden, jedoch spricht (bei *Heterococcus*) die geringe erforderliche Lichtmenge, sowie das Vorhandensein einer Reaktionszeit (bei *Heterococcus* ähnlich wie bei *Pilobolus* etwa  $\frac{1}{4}$  Stunde) dafür, daß auch hier keine direkte Wirkung auf die Wand vorliegt.

d) Die Lichtwachstumsreaktionen.

Die bei vielen Pflanzen während oder nach einer Beleuchtung eintretende Schwankung der Wachstumsintensität entsteht sicher in den einzelnen Fällen durch verschiedenartige Prozesse, wenn auch nach den Angaben über die Wirksamkeit verschiedener Spektralbereiche primär im allgemeinen eine Absorption in Karotin entscheidend ist. Außerlich kommen die Unterschiede schon darin zum Ausdruck, daß die Reaktion bei einigen Pflanzen, namentlich bei den Organen der höheren Pflanzen (so auch bei den *Avena*-Koleoptilen) in einer vorübergehenden Hemmung, bei anderen (etwa den Sporangienträgern von *Phycomyces* und *Pilobolus*) in einer vorübergehenden Beschleunigung des Wachstums besteht (Abb. 152, 153).

Zur Beobachtung der Lichtwachstumsreaktion wird man eine Beleuchtung von oben anwenden, oder bei seitlicher Beleuchtung entweder zwei Lichtquellen benutzen, zwischen denen die Pflanze steht bzw. nur

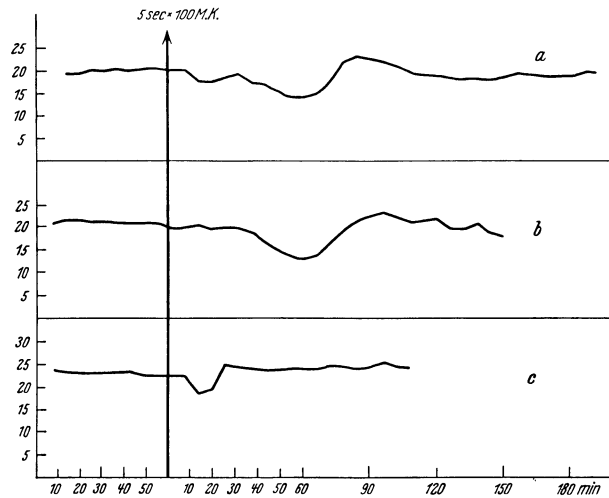


Abb. 152. Lichtwachstumsreaktionen von *Avena*-Koleoptilen; auf den Ordinaten: Wachstumsgeschwindigkeiten. Beleuchtung 100 MK  $\times$  5 Sekunden (allseitig). Die Beleuchtungszeit ist durch den Pfeil angegeben. *a* ganze Pflanze belichtet, *b* nur die Spitze, *c* nur die Basis belichtet. Nach F. W. WENT.

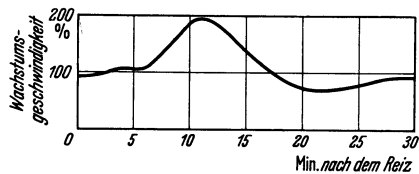


Abb. 153. Lichtwachstumsreaktion (vorübergehende Wachstumsförderung) eines Sporangienträgers von *Phycomyces*. Abszisse: Zeit nach dem Lichtreiz; Ordinate relative Wachstumsgeschwindigkeit.



eine Lichtquelle und das Objekt auf dem Klinostaten bei vertikal stehender Achse rotieren. Man beobachtet dann beispielsweise bei *Phycomyces* einige Minuten nach dem Beginn der Beleuchtung die Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit; ihr folgt einige Minuten darauf eine Hemmung, so daß der Träger, längere Zeit später untersucht, doch ungefähr den gleichen Zuwachs zeigt wie ein nicht beleuchteter (BLAAUW). Wir sahen schon, daß sich die Reaktionszeit durch Erhöhung der Lichtintensität abkürzen läßt, das ist aber nur bis zu einem gewissen Mindestbetrag möglich. Das heißt im Träger laufen nach der Reizung Prozesse ab, die eine gewisse Mindestzeit erfordern; und die Notwendigkeit dieser nicht mehr an die weitere Gegenwart des Lichts gebundenen Prozesse wird ja auch aus der bereits erwähnten Tatsache deutlich, daß die Reaktionszeit (Latenzzeit) wesentlich größer ist, als die nur wenige Sekunden dauernde Zeit, während der der Lichtreiz überhaupt wirksam ist. Von diesen Zwischenreaktionen wissen wir nur, daß sie schließlich zur Erhöhung der Membrandehnbarkeit in der Wachstumszone (die mit der Reizaufnahmezone identisch ist) führen. Das gilt in gleicher Weise für *Pilobolus* und *Phycomyces*. Diese Membranerweichung ermöglicht eine verstärkte Turgordehnung. Die grundsätzliche Übereinstimmung dieses Vorgangs mit den im vorigen Abschnitt (S. 168) besprochenen liegt auf der Hand. Zur Auslösung der Lichtwachstumsreaktion genügt bei *Phycomyces* die Absorption von etwa  $1,9 \cdot 10^{-7}$  Erg.

Während der Verdunkelung eines Sporangienträgers von *Phycomyces*, der längere Zeit im Licht gestanden hat, beobachtet man eine entgegengesetzte, also mit Hemmung beginnende Dunkelwachstumsreaktion.

Bei höheren Pflanzen können schon an ein und demselben Objekt verschiedenartige Reaktionen beobachtet werden. Das gilt speziell für die am genauesten untersuchte *Avena*-Koleoptile. Man unterscheidet hier eine bei Beleuchtung der Spitze mit etwa  $\frac{1}{2}$ stündiger Reaktionszeit eintretende Spitzenreaktion, und eine bei Beleuchtung der Basis nach wenigen Minuten eintretende Basisreaktion (Abb. 152). Im allgemeinen, d. h. bei Beleuchtung der ganzen Pflanze, erhält man Kombinationen beider Reaktionen.

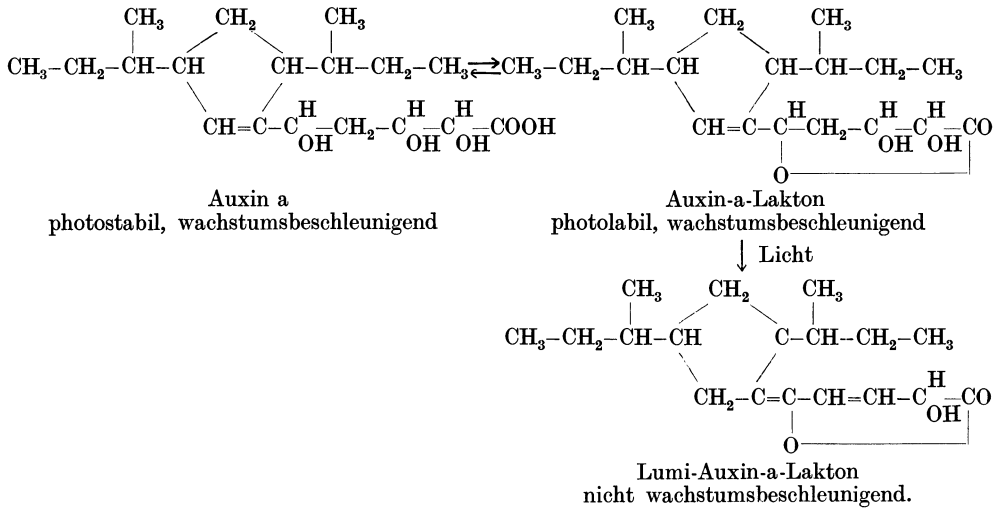
Es ist übrigens nicht sicher, ob alle sog. Lichtwachstumsreaktionen wirklich Wachstumsreaktionen sind. Eine verminderte Längenzunahme der Pflanze kann ja auch Folge eines Turgorverlustes in einzelnen Zonen sein. Das könnte speziell für die Basisreaktion der *Avena*-Koleoptile zutreffen (CHOLODNY).

Die vorübergehende Wachstumshemmung erklärt sich teilweise aus einer Auxininaktivierung, die, wie schon erwähnt, im ultravioletten Licht direkt, im sichtbaren unter der Mitwirkung von Sensibilisatoren möglich ist und auch in der lebenden Pflanze beobachtet wurde (v. OVERBEEK; KONINGSBERGER und VERKAAIK). Die lichtempfindliche Form des Auxins, nämlich das Auxin-a-Lakton, geht im Organismus leicht aus dem Auxin hervor; auch das Lakton wirkt als Wachstumshormon, nicht aber das bei Bestrahlung aus ihm entstehende Lumi-Auxin-a-Lakton (S. 171).

Bei der Photoinaktivierung könnte unter anderem Karotin als Sensibilisator wirken, leichter aber wird dieser Vorgang durch Strahlungsabsorption in Chlorophyll verursacht (S. 176).

Häufiger scheint die Lichtwachstumsreaktion jedoch ohne Änderung der Auxinmenge und auch ohne Beeinflussung des Auxintransports zustande zu kommen<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Umfangreiche Literaturzusammenstellung bei NUERNBERGK und DU BUY (1—3).



e) Lichtbedingte Wachstums- und Turgorbewegungen.

**Mucorineen-Sporangiophoren.** Einfache auf Wachstumsbeeinflussungen beruhende Bewegungen sind die positiv phototropischen Krümmungen der einzelligen Mucorineen-Sporangienträger (*Phycomyces*, *Pilobolus*) (Abb. 148). Die Analyse ist hier durch die Beschränkung des Vorganges auf eine einfach gebaute Einzelzelle, sowie durch das Fehlen einer Reizleitung (Aufnahme- und Reaktionszone stimmen überein) viel leichter als bei den höheren Pflanzen. Auch die Asci mancher Ascomyceten können hier genannt werden (Abb. 154).

Bei den ungefähr zylindrischen Trägern von *Phycomyces* wird das einseitig einfallende parallele Licht so gebrochen, daß die Strahlen in der vom Licht abgewandten Trägerhälfte einen um etwa 25% größeren Weg zurückzulegen haben als in der dem Licht zugewandten Seite (Abb. 155).

Daher kann, obwohl ein Teil der eintretenden Strahlung schon auf der dem Licht zugewandten Seite absorbiert wird, die Absorption in der abgewandten Seite doch stärker werden als in jener, so daß die der Lichtwachstumsreaktion entsprechende, durch Strahlungsabsorption im Karotin eingeleitete Wachstumsbeschleunigung auf der Rückseite größer ist als auf der Vorderseite, also eine positiv phototropische Krümmung möglich wird. Wird der für diese Absorptionsdifferenz, also die positiv phototropische Krümmung notwendige konvergente Strahlengang im Träger durch dessen Übertragung in ein Medium stärkeren Lichtbrechungsvermögens als es die Luft besitzt, verhindert, so tritt auch die zu erwartende negative Krümmung ein [BUDER (1)]. Unter normalen Bedingungen sind aber negativ phototropische Krümmungen an diesem Objekt nicht möglich;

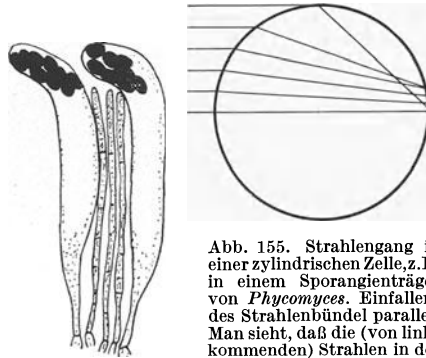


Abb. 154. *Ascobolus* spec. Positiver Phototropismus der Asci.

Abb. 155. Strahlengang in einer zylindrischen Zelle, z.B. in einem Sporangienträger von *Phycomyces*. Einfallendes Strahlenbündel parallel. Man sieht, daß die (von links kommenden) Strahlen in der lichtabgewandten Seite des (von oben gesehenen) Trägers einen größeren Weg zurücklegen als in der dem Licht zugekehrten Seite. Nach CASTLE (1).

zwar wurden sie gelegentlich auf Grund von Versuchen mit sehr hohen Lichtintensitäten angegeben, jedoch sind die Krümmungen dann dem Einfluß der Ultrarotstrahlung zuzuschreiben, also besser als thermotrop zu bezeichnen. In noch jugendlichen, blasenfreien Trägern von *Pilobolus* liegen die Verhältnisse ebenso. Ist jedoch die Endblase fertig ausgebildet, so wirkt diese als Sammellinse und konzentriert das einfallende Licht mehr oder weniger auf die das Karotin enthaltende Reizaufnahmezone. Diese Art der Reizaufnahme bedingt es, daß für den fertig ausgebildeten Träger das Resultantengesetz nicht mehr gültig ist. Junge Träger folgen dem Gesetz (ebenso wie die *Phycomyces*-Träger) sehr gut, d. h. bei einer Bestrahlung von zwei einander nicht genau gegenüberliegenden

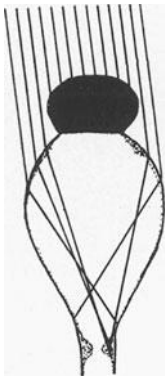


Abb. 156. *Pilobolus Kleinii*. Strahlengang in der Trägerzelle des Sporangiums bei schräg von oben einfallendem Licht. Der von der Lichtseite abgewandte Teil der Pigmentanhäufung erhält mehr Licht als der dem Licht zugewandte Teil, dadurch wird die auf einer Wachstumsbeschleunigung beruhende positiv phototropische Krümmung möglich. Hauptsächlich nach VAN DER WEY.

Seiten findet die Krümmung in einer zwischen der Angriffsrichtung beider Reize gelegenen Richtung statt, und zwar ist diese Richtung der stärkeren Reizquelle genähert. Die fertig ausgebildeten Träger dagegen krümmen sich bei einer derartigen Belichtung entweder zur einen oder zur anderen Lichtquelle; nur wenn die beiden Reizangriffsrichtungen in sehr spitzem Winkel aufeinander stehen, erweist sich das Resultantengesetz noch als gültig. Man kann diese Eigentümlichkeit am einfachsten auf Grund des Sporangienabschlusses studieren, der ja genau in der Richtung der phototropischen Einstellung des Trägers erfolgt. Die Erklärung dieses eigentümlichen Verhaltens findet sich darin, daß das Licht phototropisch um so wirksamer ist, je spitzer sein Einfallswinkel ist; denn um so besser wird es zur Aufnahmezone gebrochen (Abb. 156). Der Träger muß sich also zu der Lichtquelle krümmen, der er sich zufällig, aus endogenen Schwankungen der Wachstumsrichtung, etwas nähert; diese Annäherung bedeutet ja eine erhebliche Verstärkung der Reizwirkung, bedingt daher eine immer weitere Annäherung an diese Richtung [VAN DER WEY; PRINGSHEIM und CZURDA; BULLER; BÜNNING (2)].

Die phototropische Krümmung beginnt bei den Mucorineen-Sporangienträgern nach einer kurzen Latenzzeit, die der der Lichtwachstumsreaktion entspricht. Für diese Objekte besteht also ein einfacher, vor allem auch nicht durch Reizleitung gestörter Zusammenhang zwischen Lichtwachstumsreaktion und phototropischer Krümmung im ursprünglichen Sinne der sog. BLAAUWSchen Theorie: Die Krümmung entsteht durch unterschiedlich starke Lichtwachstumsreaktionen verschiedener Flanken. (Daran ist gelegentlich gezweifelt worden, weil man nur die Beleuchtung von Vorder- und Rückwand verglich; ein Vergleich, der zuungunsten der Rückseite ausfällt, weil hier zwar eine schmale Zone durch die Lichtkonzentration stärker, die anderen Teile aber beträchtlich weniger beleuchtet werden. Es kommt aber ja nur auf den oben genannten Absorptionsweg an.)

Man kann bei der Krümmungsreaktion noch leichter als bei der nach allseitiger Beleuchtung eintretenden Lichtwachstumsreaktion oder der Abschußreaktion (S. 168) nachweisen, daß die unmittelbare Ursache der Krümmung in einer (am meisten auf der Konvexseite) erhöhten Membrandehnbarkeit besteht; denn eine Erhöhung oder Erniedrigung der

dehnenden Turgorkraft (Zufuhr bzw. plasmolytischer Entzug von Wasser) wirkt sich auf der Konvexseite stärker aus; d. h. die Krümmung verstärkt sich dann bzw. sie geht zurück (Abb. 157).

Eine Gültigkeit des Reizmengengesetzes darf selbst für diese einfach gebauten Objekten nicht erwartet werden; das ergibt sich schon aus unseren Betrachtungen über die durch eine Strahlungsabsorption im Karotin bedingten physiologischen Primärvorgänge. Wir haben auf die Unmöglichkeit, mit einer geringen Intensität durch entsprechend verlängerte Reizdauer den gleichen Effekt zu erzielen wie mit einer hohen Intensität bereits hingewiesen. Werden nun Reizmengen angewandt, bei denen der Zeitfaktor sich noch in der Größenordnung hält, in dem auch ihm eine reaktionsbeschleunigende Wirkung zukommt (wo er also nach unseren Betrachtungen auf S. 167 höchstens einige Sekunden beträgt), so können begrifflicherweise recht komplizierte Verhältnisse auftreten. So waren z. B. zur Erreichung des ersten Krümmungsmaximums an *Phycomyces* bei der Anwendung verschiedener Intensitäten die in folgender Tabelle genannten Belichtungszeiten sowie die daraus berechneten Lichtmengen erforderlich (OEHLKERS).

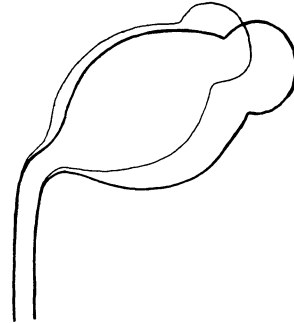


Abb. 157. *Pilobolusträger*, phototropisch gekrümmt. Erst in feuchter Luft (kräftige Umrandung), dann in trockener Luft (schwache Umrandung). Die Krümmung geht bei der Entspannung teilweise zurück, da ihr eine erhöhte elastische Dehnbarkeit der Konvexseite entspricht.

Intensität in MK . . . . .	0,35	2,5	13	52	208	433
Erforderliche Reizzeit, Sek..	1—4	1/5—1	1/10—1/5	1/50—1/10	1/50	< 1/50
Also MKS . . . . .	0,35—1,4	0,5—2,5	1,3—2,6	1,4—5,2	4	< 8

Noch deutlicher wird die Ungültigkeit des Reizmengengesetzes, wenn die Verhältnisse durch Anwendung von Dauerlicht weiter kompliziert werden und dann beispielsweise (wieder bei *Phycomyces*) die bei verschiedenen Intensitäten bis zur Erreichung der phototropischen Endlage notwendigen Belichtungszeiten miteinander verglichen werden (OEHLKERS):

Intensität in MK . . . . .	0,35	2,5	13	20	52	208	433
Notwendige Dauerlichtzeit, Min. . .	90	80	66,5	59,5	60,4	64,5	93
Also MKS (in Tausenden) . . . . .	1,9	12	51,9	71,4	188,4	803,9	2417,2

Die Entstehung dieser Daten im einzelnen zu analysieren, ist praktisch unmöglich. Bei der Anwendung von Dauerlicht ist vor allem noch zu bedenken, daß der Lichtstrahl schließlich, wenn die Krümmung begonnen hat, schräg einfällt; dabei ändert sich fortgesetzt das Absorptionsverhältnis von Vorder- und Rückseite; vielleicht absorbiert schließlich sogar die Vorderseite stärker als die Rückseite, so daß dann vorübergehend Gegenreaktionen eintreten. Außerdem sind für die Geschwindigkeit der Krümmung zahlreiche Vorgänge, wie z. B. die Lieferung von Baumaterial für die Zellwände notwendig, die mit der Beleuchtung nichts zu tun haben. Die erhebliche Rolle solcher Faktoren kann man beispielsweise daraus ersehen, daß ein Träger erst einige Stunden nach einer Beleuchtung auf einen zweiten Lichtreiz wieder die bei dem betreffenden Reiz maximal mögliche Lichtwachstumsreaktion ergibt (OORT), obwohl, wie uns die Untersuchung der Latenzzeit zeigte, die Adaptation schon nach 1/2 Stunde vollzogen ist.

**Höhere Pflanzen.** Nach diesen Erfahrungen an einfach gebauten Objekten verstehen wir die Schwierigkeiten, die bei der Analyse der phototropischen Krümmungen höherer Pflanzen aufgetreten sind. Diese Krümmungen können bekanntlich sowohl positiv (wie bei den meisten

Sproßorganen) als auch negativ (wie bei vielen Wurzeln — Abb. 158 —, sowie bei Rhizoiden) sein. Außerdem kommen noch transversalphototropische Reaktionen vor, bei denen sich das Organ senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes einstellt (Blattspreiten, Lebermoosthali). Am gründlichsten wurden die phototropischen Reaktionen der Gramineen- (namentlich *Avena*-) Koleoptilen (Abb. 159) und die der Dikotylenhypokotyle untersucht [NUERNBERGK und DU BUY (1—3)].



Abb. 158. Die Haftwurzeln einer an einem Baumstamm emporkletternden Aracee legen sich durch negativen Phototropismus dem Substrat eng an.  $\frac{1}{2}$ , der natürl. Größe.

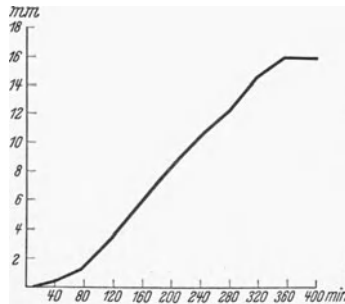


Abb. 159. Verlauf der phototropischen Krümmung einer *Avena*-Koleoptile, die mit 360 MKS gereizt worden war und daraufhin auf der horizontalen Klinostatnache rotierte. Auf der Abszisse sind die Zeiten nach dem Reizbeginn; auf der Ordinate ist die Ablenkung der Spitze aus der ursprünglichen Vertikallage in Millimetern angegeben. Nach ARISZ.

Hinsichtlich der Gramineenkoleoptile erwähnten wir schon, daß in ihr vornehmlich, und zwar infolge Karotinreichtums, die Spitze empfindlich, also für die Reizaufnahme verantwortlich ist. Die Reaktionszone liegt einige Millimeter unterhalb der Spitze, nämlich in der Zone größter Wachstumsgeschwindigkeit. Es findet also eine Reizleitung statt (wobei wir diesen Ausdruck in seiner umfassendsten Bedeutung benutzen).

Die Reizdauer darf wesentlich kürzer bleiben als die Latenzzeit (Reaktionszeit). So genügen bei hohen Intensitäten Bruchteile einer Sekunde zur Hervorrufung einer Krümmung, d. h. die „Präsentationszeit“ (zur Krümmung notwendige Mindestreizdauer) ist sehr kurz. Die Krümmung selber beginnt aber erst nach einigen Minuten.

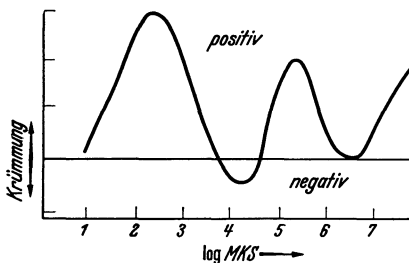


Abb. 160. Wechsel von positiv und negativ phototropischer Krümmung bei *Avena*-Koleoptilen in der Beziehung zur Lichtmenge. Abszisse: Logarithmen der Lichtmengen (MKS), Ordinate: Richtung und ungefähre Stärke der phototropischen Krümmung. Schematisch. Nach DU BUY-NUERNBERGK und WENT-THIMANN.

Selbst ein so einfach gebautes Objekt wie die Gramineenkoleoptile erweist sich schon dadurch als viel komplizierter gegenüber den Mucorineensporangienträgern, daß die Reaktionen bei gleicher Einfallrichtung des Lichtes (experimentell wird meist senkrecht zur Organlängsachse beleuchtet) sowohl positiv als negativ sein können. Die Reizschwelle wird bei einer Lichtmenge von 3—25 MKS erreicht; die Reaktionen sind dann positiv und zeigen den gleichen Charakter, wenn die Lichtmenge bis zu etwa 3400 MKS beträgt („erste positive Krümmung“). Reizmengen zwischen 6000 und 20000 MKS bedingen die „erste negative Krümmung“. Für die zweite positive Krümmung, die der auch in der freien Natur auftretenden entspricht, sind Lichtmengen zwischen 40000 und 500000 MKS notwendig, für die „zweite negative“ 870000—2200000 MKS, endlich für die „dritte positive Krümmung“ 5000000—25000000 MKS. Dazwischen liegen jeweils Indifferenzstadien (Abb. 160). Diese Zahlen können

aber nur einen ungefähren Anhalt geben, da naturgemäß auch hier eine Gültigkeit des Reizmengengesetzes ausgeschlossen ist, und daher die Zusammensetzung der betreffenden Reizmenge (Intensitäts- und Zeitfaktor) wichtig ist; so bleiben dann, wenn der Zeitfaktor groß, die Intensität also niedrig ist, die negativen Krümmungen ganz aus; d. h. die Krümmung vollzieht sich nur zur Lichtquelle hin. In entsprechenden intermediären Fällen kann man auch das Abwechseln antagonistischer Krümmungsphasen an einem nur einmal gereizten Individuum beobachten.

Ob es sich bei allen diesen Reaktionen stets um Wachstumskrümmungen handelt, ist unsicher. Namentlich bei der dritten positiven Krümmung dürften schon Schädigungen beteiligt sein, die auch von Turgorsenkungen in den Zellen der beleuchteten Seite begleitet sind. Bei weniger intensiver Reizung sind sowohl Wachstumsbeeinflussungen der Lichtseite als auch der Schattenseite im Spiel. Es ist nicht so, wie man zunächst meinen möchte, daß die Krümmung in erster Linie durch Wachstumshemmung der Lichtseite (positive Krümmung) oder durch Wachstumsbeschleunigung dieser Seite (negative Krümmung) zustande kommt. Bei der positiven Krümmung ist stets eine ansehnliche Wachstumsbeschleunigung der Schattenseite (neben einer Hemmung auf der Lichtseite) beteiligt. Das deutet schon auf die hervorragende Rolle des organischen Zusammenhangs zwischen Licht- und Schattenseite bei der Entstehung der Krümmung hin; direkt kann man die Wichtigkeit dieses Zusammenhangs demonstrieren, wenn er durch Einschiebung eines Plättchens aus fester Substanz (Glas, Glimmer, Platin) unterbrochen wird; die Krümmung wird dann nämlich ganz oder doch weitgehend verhindert. Auch an der negativen Krümmung sind beide Flanken in entsprechend antagonistischer Weise beteiligt.

Eine weitere Komplikation zeigt sich bei der Gramineenkoleoptile darin, daß schon zwei ganz verschiedenartige Reizaufnahmeprozesse möglich sind; nämlich eine durch das Karotin vermittelte Reizaufnahme in der Spitze und eine (erheblich weniger wirksame) Aufnahme in den einige Millimeter tiefer liegenden Regionen. Jene ist an der typischen spektralen Empfindlichkeitskurve (Abb. 144) erkennbar; die in den basaleren Teilen vollzogene dagegen ist dadurch ausgezeichnet, daß das Maximum der Wirksamkeit erst im Ultraviolett erreicht wird (Abb. 161); möglicherweise handelt es sich dabei, auch nach analogen Erfahrungen an karotinoidfreien phototaktisch reagierenden Objekten (LUNTZ), um eine direkte Beeinflussung des Plasmas. Wir erinnern hierbei an das vorher erwähnte Vorkommen zweier verschiedenartiger, durch Reizaufnahme in der Spitze bzw. Basis bedingter Lichtwachstumsreaktionen. — Die durch Strahlungsabsorption in farblosen (also im Gebiet sichtbarer Strahlung nicht nennenswert und jedenfalls nicht selektiv absorbierenden) Zellbestandteilen der Basis entstehenden Reaktionen entsprechen den älteren Vorstellungen, die man sich allgemein für die phototropische Reizaufnahme machte, wobei nämlich durchweg mit einer direkten Beeinflussung des Plasmas gerechnet wurde und auf entsprechende Beobachtungen an Kolloiden außerhalb des Organismus hingewiesen wurde.

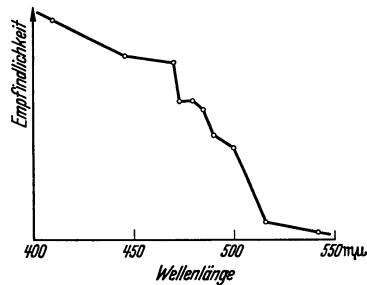


Abb. 161. Die karotinfreie Basis der *Avena*-Koleoptile ist im Gegensatz zur Spitze (Abb. 144) nicht für blau, sondern für ultraviolett am empfindlichsten. Nach HAIG.

Am schwierigsten ist auch beim Phototropismus der höheren Pflanzen die Analyse der Vorgänge, die zwischen der Reizaufnahme und den Endprozessen, die häufig in geänderter Membrandehnbarkeit, geänderter Auxinmenge oder Auxinverteilung bestehen, ablaufen. Chemische Analysen belichteter und unbelichteter Organteile haben noch keine klaren Einsichten erbracht. In Keimlingen von *Helianthus annuus* konnte eine Herabsetzung des Zuckergehalts, der Azidität und der Katalaseaktivität auf der belichteten Seite festgestellt werden [METZNER (4)]. Die Bedeutung dieser Änderungen ist uns nicht bekannt.

Verhältnismäßig einfach ist der Zusammenhang zwischen Reizaufnahme und Endreaktion in dem Sonderfall zu verstehen, bei dem es nur auf die *Inaktivierung des Auxins* oder eines anderen wachstumsbeschleunigenden Stoffes ankommt. An der Mitwirkung eines derartigen Prozesses kann nicht gezweifelt werden. Namentlich nach intensiven Bestrahlungen ist eine Auxininaktivierung in der Pflanze beobachtet worden. Und da eine solche Auxinphotoaktivierung schon in vitro bei der Gegenwart von Sensibilisatorsubstanzen (Eosin) möglich ist (SKOOG), könnte dieser Prozeß sehr wohl auf dem Wege über die Strahlungsabsorption im Karotin vollzogen werden [BÜNNING (3); KONINGSBERGER und VERKAAIK].

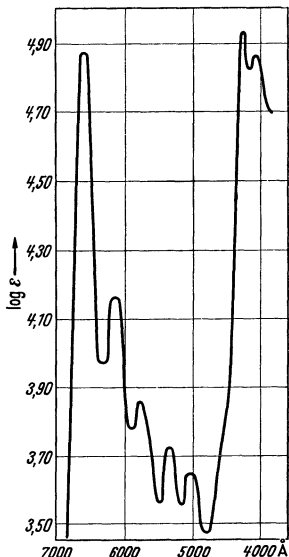


Abb. 162. Extinktionskurve von Chlorophyll a in Äther.  $c = 1$  Mol/Liter,  $d = 1$  cm. 2 Absorptionsmaxima, eines im Orange, eines im Violett. Nach SPRECHER v. BERNEGG, HEIERLE und ALMÁSY.

Allerdings sollte man erwarten, daß eine derartige Reaktion auch durch Vermittlung anderer Sensibilisatoren, also etwa durch Vermittlung des Chlorophylls möglich ist. Man wird daher der Inaktivierung wachstumsbeschleunigender Substanzen namentlich dort eine Rolle für die phototropischen Krümmungen zuschreiben, wo sich auch die im grünen Farbstoff absorbierte Energie, also auch das rote Licht als wirksam erweist (Abb. 162); und das trifft, wie schon erwähnt, gelegentlich zu. Diese Möglichkeit scheint speziell bei Krümmungsreaktionen verwirklicht zu sein, in denen die Reizaufnahme in den (chlorophyllreichen!) Blattspreiten vollzogen wird.

Solche Reaktionen erzielt man leicht, wenn eine Blattsparte partiell verdunkelt wird; im Stiel erfolgt dann eine Krümmung, bei der die dem verdunkelten Spreitenteil entsprechende Flanke konvex wird. Nachweislich handelt es sich dabei um die Inaktivierung eines wachstumsbeschleunigenden Stoffes, der in der Sparte gebildet wird. Durch den Lichteinfluß auf die unverdunkelten Spreitenteile wird der Stoff nur in diesen inaktiviert, so daß in der zugehörigen Stielflanke eine Wachstumshemmung eintritt. Die Inaktivierung ist auch im Orangelicht möglich, nicht aber in dem vom Chlorophyll nicht mehr stark absorbierten langwelligen Rotlicht, der Prozeß scheint somit durch Strahlungsabsorption im Chlorophyll durchführbar zu sein. Der zu inaktivierende Stoff wird übrigens in den Spreiten erst nach einer Vorbelichtung mit assimilatorisch wirksamer Strahlung gebildet; seine Bildung hängt also wohl mit der Assimilation zusammen (LAIBACH und FISCHNICH). Da nach Versuchen an Blättern von *Nicotiana* auch die Neubildung von Auxin im Licht an die assimilatorisch wirksamen Spektralbereiche gebunden ist [AVERY, BURKHOLDER und CREIGHTON (1)],

darf man in dem bei jenen Blattreaktionen wichtigen Stoff wohl Auxin bzw. die photolabile Form des Auxins sehen.

Weil aber die im Karotin absorbierte Strahlung phototropisch im allgemeinen viel wirksamer ist als die im Chlorophyll absorbierte, und zudem oft Wachstumsbeschleunigungen beteiligt sind, kann in der *Photoinaktivierung des Auxins* nur ein Sonderfall bzw. eine Komponente der Krümmung gesehen werden.

Eine andere, zur Erklärung der Krümmungen heute zumeist in den Vordergrund gestellte Lichtwirkung besteht in der *Ablenkung des Wuchshormons*. Normalerweise wird das Auxin in einer Koleoptile oder einem Hypokotyl gleichmäßig von der Spitze zur Basis strömen (richtiger gesagt: in einer aktivierten Form herabströmen; denn die Koleoptilspitze erhält ihr Hormon ja erst aus dem Endosperm). Das Licht soll diesen Hormonstrom so ablenken, daß nunmehr eine bevorzugte Wanderung auf der Schattenseite (positive Krümmung) bzw. Lichtseite (negative Krümmung) stattfindet. Tatsächlich konnte eine entsprechende Auxinkonzentrationsdifferenz zwischen Licht- und Schattenseite beleuchteter Koleoptilen und Hypokotyle gefunden werden (Abb. 163). Beleuchtet man *Avena*-Koleoptilen einseitig mit 1000 MKS, schneidet dann die Spitzen ab und fängt den Wuchsstoff von Licht- und Schattenflanke gesondert in Agar auf, so kann man etwa folgendes Bild gewinnen (WENT).

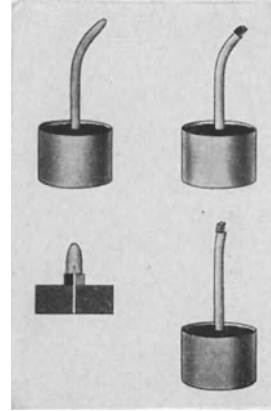


Abb. 163. Zum Phototropismus der *Avena*-Koleoptile. Das Reizlicht kommt von rechts her. Oben links: normale phototropische Krümmung. Unten links: eine einseitig beleuchtete Spitze wurde so auf Agar gesetzt, daß der Wuchsstoff von Vorder- und Hinterseite gesondert aufgefangen werden konnte. Mit dem von der Schattenseite aufgefangenen Wuchsstoff wurde an einem Teststumpf die oben rechts, mit dem von der Lichtseite aufgefangenen die unten rechts dargestellte Krümmung erzielt. Durch die einseitige Beleuchtung wird also bedingt, daß die Schattenseite mehr Wuchsstoff enthält als die Lichtseite. Nach WENT.

*Avena*-Koleoptilen, relative Wuchsstoffmenge in der Spitze:

Lichthälfte	Dunkelhälfte	Licht- und Dunkelhälfte zusammen	Summe beider Hälften im Kontrollversuch (dunkel)
27	57	84	100

An Epikotylen von *Phaseolus multiflorus* wurde ein ähnlich großer Effekt gefunden (BOYSEN-JENSEN). Eine Schwierigkeit dieser von WENT, CHOLODNY und BOYSEN-JENSEN entworfenen Theorie besteht darin, daß die Reaktion je nach der Reizstärke im einen oder im entgegengesetzten Sinne verlaufen soll. Da sich nach manchen Erfahrungen, über die wir schon früher berichtet haben (S. 66), die enge Korrelation zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Auxinmenge auch dadurch erklären kann, daß in den (aus sonstigen Gründen) stärker wachsenden Zellen korrelativ mehr Auxin angesammelt (aktiviert?) wird, bleibt es vorläufig nicht ausgeschlossen, daß die unterschiedliche Auxinverteilung in belichteten Organen nicht die ursprüngliche Ursache der Wachstumsdifferenz ist.

Außerdem sind phototropische Krümmungen beobachtet worden, die zwar durch unterschiedliche Auxinkonzentration auf Licht- und Schattenflanke entstanden, bei denen aber diese Differenz nur durch eine Verminderung der Auxinkonzentration auf der Lichtseite oder sogar durch ungleiche Auxinverminderung auf beiden Seiten zustande gekommen ist, eine Zunahme des Auxingehalts auf der Schattenseite also fehlt.



So wurden bei 120 Minuten einseitig mit 10480 Erg/cm<sup>2</sup> bestrahlten Koleoptilspitzen von *Zea Mays* (Quarzquecksilberdampfampe) folgende relativen Wuchsstoffmengen gefunden (BURKHOLDER und JOHNSTON).

Lichthälfte	Dunkelhälfte	Hälfte einer Kontroll- (Dunkel-) Koleoptilspitze
9,6	12,9	14,7

Die phototropischen Krümmungen können also auch bei der Gramineenkoleoptile durch Auxinzerstörung zustande kommen, und es scheint, daß selbst dann noch eine Wachstumsbeschleunigung der Schattenseite an der positiv phototropischen Krümmung beteiligt sein kann, weil der eingeschränkte Verbrauch von Wasser und Nährstoffen auf der Lichtseite das Wachstum der einen unbedeutenderen Auxinverlust erleidenden Schattenseite zwangsläufig fördert.

Jedenfalls steht es fest, daß auch eine Neuverteilung des Auxins („WENT-Effekt“) die Krümmungen noch nicht vollständig erklären kann. Immer wieder ist man auf die Rolle der Einflüsse gestoßen, die unter dem etwas irreführenden Ausdruck „Änderung des Reaktionsvermögens auf Auxin“ zusammengefaßt werden, womit eben nicht mehr gesagt wird, als daß nicht Auxin, sondern andere für das Wachstum wichtige Zelleigenschaften geändert werden. Die Rolle solcher Vorgänge kann beispielsweise an Erfahrungen mit *Raphanus*-Hypokotylen demonstriert werden. Die Lichtseite wird hier so stark beeinflußt, daß sie trotz gleichen Gehalts an (experimentell gebotenen) Auxin weniger als halb so schnell wächst als die Schattenseite (Forscher, die das ganze Wachstum vom Auxin her sehen, sagen: Das Reaktionsvermögen auf Wuchsstoff wurde auf weniger als die Hälfte vermindert).

Sicher wird es sich hierbei von Fall zu Fall um verschiedenartige Beeinflussungen der Zellen handeln. Wir wissen soviel über mögliche Beeinflussungen des kolloiden Plasmazustandes durch das Licht, über lichtbedingte Permeabilitäts- und elektrische Potentialänderungen, daß man sich hier vorerst nicht auf eine Theorie festlegen darf. Immerhin möge hier ein Faktor betont werden, dem wir den nächsten Abschnitt (S. 182) noch besonders widmen wollen: die Auslösung von Erregungsvorgängen durch Lichtreize.

Aus unserer Darstellung ergibt sich zwangsläufig, daß die BLAAUW'sche Theorie in ihrer ursprünglichen Formulierung für den Phototropismus der höheren Pflanzen nicht richtig sein kann; die Wechselwirkung zwischen Licht- und Schattenseite macht es unmöglich, die phototropischen Krümmungen so als Folge der auf den beiden Flanken unterschiedlichen Lichtwachstumsreaktionen aufzufassen, wie das etwa bei *Phycomyces* und *Pilobolus* zulässig ist. Zu diesen Wechselwirkungen gehört einerseits der genannte „WENT-Effekt“; außerdem ist aber, wie erwähnt, damit zu rechnen, daß eine Wachstumsbeeinflussung, die unmittelbar nur die eine Seite betrifft, sich doch mittelbar auch auf das Wachstum der anderen auswirkt, weil jene jetzt eine erhöhte oder verminderte Menge von Wasser und Baustoffen an sich zieht. Daher mußten alle Versuche, die Krümmungen quantitativ aus den bei antagonistischer oder allseitiger Beleuchtung beobachteten Lichtwachstumsreaktionen zu berechnen, fehlschlagen. Es geht aber zuweit, nun jeglichen Zusammenhang zwischen Lichtwachstumsreaktion und Krümmung zu leugnen; beide sind ja schon insofern verwandt, als sie auf gleiche Reizaufnahme-

vorgänge zurückgehen und oftmals besteht sogar noch eine deutliche Parallele zwischen dem Verlauf von Krümmungs- und Wachstumsreaktion.

In den Diskussionen über den Phototropismus spielte früher die Frage, ob es auf die *Lichtrichtung* oder auf den *Lichtabfall* im Organ ankomme, eine erhebliche Rolle; und mehrere experimentell begründete Argumente wurden zugunsten der einen und der anderen Auffassung vorgebracht. Es war wohl nicht immer ganz eindeutig, was unter den beiden Theorien verstanden wurde. Jedenfalls dürfen wir jetzt sagen, daß es nur darauf ankommt, welche Strahlungsabsorptionen durch die Belichtung in der Pflanze bedingt werden und daß es ganz gleichgültig bleiben muß, aus welcher Richtung das Licht kam, das diese Art der Strahlungsabsorption bedingte. In diesem Sinne ist die Lichtabfallstheorie richtig. Allerdings ist es in der Regel nur durch eine bevorzugte Lichtrichtung möglich, die optimalen Absorptionsdifferenzen zwischen zwei Flanken des Organs zu erzielen.

Wir haben den Phototropismus bisher auf Grund von Versuchen an einfach gebauten Pflanzen untersucht; damit sind sicher die wesentlichen allgemeineren Gesetzmäßigkeiten erfaßt, wenngleich die Verhältnisse in vielen Fällen noch erheblich komplizierter liegen werden. Die phototropischen Krümmungen sind Bewegungen, die für die optimale Einstellung der Pflanzen zum Licht notwendig sind. Das Optimum besteht aber nur bei assimilierenden Organen in einer hohen Lichtintensität; daher sind oftmals auch negativ phototropische Krümmungen notwendig; und viele Organe haben den Weg gewählt, je nach ihrem mit der Entwicklung wechselnden Lichtbedarf bald positiv, bald negativ phototropisch zu reagieren. Die Blütenstiele mancher Pflanzen können hier als Beispiele dienen, so die der an Mauern wachsenden *Linaria cymbalaria*, die erst positiv, nach dem Abfall der Korollen und während der Fruchtbildung aber negativ phototropisch sind und ihre Früchte daher zum Substrat richten (dabei spielt außerdem noch ein negativer Geotropismus mit). Auch die Blütenstiele von *Tropaeolum majus* sind im präfloralen Zustand positiv phototropisch, im postfloralen negativ. In manchen anderen Fällen überwiegen bei den Bewegungen der Blütenstiele geotropische und endogene Bewegungen. Es ist nicht geklärt, wodurch jene Umstimmungen im Verhalten zum Licht zustande kommen, jedoch steht es fest, daß es sich um stoffliche Beeinflussungen von der Blüte bzw. der sich entwickelnden Frucht handelt. Wir wissen z. B., daß schon die Abgabe des Auxins je nach dem Entwicklungszustand ganz verschieden ist. Außerdem haben wir ja gesehen, daß schon bei einfacher gebauten Objekten positive und negative Krümmungen vorkommen; und so wie hier wird es sich wohl auch bei den Blütenstielen nicht einfach um die völlige Ausschaltung einer der beiden Reaktionsmöglichkeiten handeln, sondern mehr um eine Änderung der für positive und negative Reaktion notwendigen Reizstärke.

Auch lichtinduzierte *nastische Wachstumsreaktionen* sind weit verbreitet. Zum Beispiel wird die Ausbreitung vieler in der Knospe bzw. im Samen zusammengefalteter Blätter sowie die Herstellung des Winkels zwischen Sproß und Blattstiel erst durch Lichtreize bedingt, die die Oberseite zu verstärktem Wachstum veranlassen (Abb. 164, 165). Man hat diese Reaktion auch als photoepinastisch bezeichnet, während andere Autoren den Ausdruck Epinastie für ein lediglich aus inneren Gründen erfolgendes verstärktes Oberseitenwachstum reservieren wollen. Jedoch

ist hier eine scharfe Trennung nicht möglich, da jede sog. rein endonome Epinastie an bestimmte (wenn auch konstante) Außenbedingungen geknüpft ist. Betrachtet man das Licht als eine solche notwendige Bedingung, dann ist die Epinastie als endonom zu bezeichnen. Betrachtet man dagegen

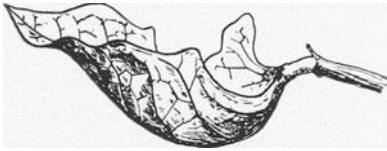


Abb. 164.

Abb. 164. Blatt einer etiolierten Pflanze von *Phaseolus multiflorus*. So wie der Blattstiel (vgl. Abb. 165) wächst auch die Spreite im Dunkeln hypoplastisch, so daß sie sich muschelartig faltet, wobei die Unterseite konvex wird.



Abb. 165.

Abb. 165. Blätter einer 10 cm hohen etiolierten Keimpflanze von *Phaseolus multiflorus*. Die Blätter stehen infolge starker Hyponastie überkreuzt. Erst Licht löst die Epinastie aus und bedingt damit die normale Stellung und Form des Blattes.

das Licht als einen erst sekundär hinzutretenden Faktor, so ist das vorher stattfindende verstärkte Unterseitenwachstum als eine endonome Hyponastie zu bezeichnen und nicht als eine durch den Dunkelreiz hervorgerufene nastische Reaktion (vgl. auch S. 255).

**Blattbewegungen.** Bei den Orientierungsbewegungen der Laubblätter haben wir es mit einem recht unübersichtlichen Zusammenwirken verschiedenartiger Reaktionen zu tun. Die Blattspreite zeigt oft einen Transversalphototropismus; die Einstellung kommt in der Regel durch die im Stiel ablaufenden, aber von der Spreite dirigierte Reaktionen zustande (RAYDT); dabei sind oft Torsionen beteiligt. Die nicht mit Bewegungsgelenken ausgerüsteten, also nicht zu Turgorbewegungen befähigten Blattstiele führen die Spreite schließlich zu einer, nach Beendigung des Wachstums nicht mehr veränderbaren „fixen Lichtlage“, die entweder so ist, daß das stärkste diffuse Licht optimal eingefangen werden kann (euphotometrische Blätter) oder so, daß die Spreite vor dem zu intensiven direkten Sonnenlicht geschützt bleibt und doch noch viel diffuses Licht einstrahlen kann (panphotometrische Blätter).

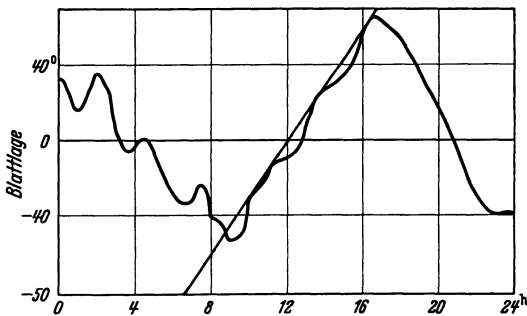


Abb. 166. Diaphototropische Bewegung von *Malva neglecta*. Abszisse: Tageszeit. Ordinate 0: die Blattspreite steht horizontal, + sie ist nach Westen, — nach Osten orientiert. Die schräge Gerade gibt den Winkelstand der Sonne an, d. h. die Abweichung vom Höchststand. Man sieht, daß die Bewegung der Blattspreite während des Tages dem Sonnenstand folgt, daß sie sich aber nachts wieder zurückbewegt. Nach YIN.

Die Entstehung dieser Bewegungen können wir bisher nicht übersehen; nach HABERLANDT sollen bei der Aufnahme der Lichtreize in der Blattspreite die gelegentlich in den Epidermisaußenwänden vorkommenden linsenförmigen Membranverdickungen wichtig sein; notwendig sind diese jedenfalls nicht.

Genauer analysiert worden sind in neuerer Zeit die Bewegungen von *Malva neglecta*. Die Blätter sind auch hier transversalphototropisch; die Einstellung zum Licht erfolgt so schnell, daß die Blätter dem Gang der Sonne zu folgen vermögen (Abb. 166). Auffälligerweise kehren die Blätter nachts, also während der Dunkelheit, wieder in die Morgenlage zurück, mir scheint, daß es sich dabei um eine den Schlafbewegungen der Blätter verwandte Erscheinung handelt (S. 202). — Für die Bewegungstätigkeit ist übrigens auch hier wieder vor allem das

blaue Licht verantwortlich. Wie bei anderen Objekten ist bei *Malva* das auf die Spreite, nicht das auf den Blattstiel fallende Licht wichtig. Die Bewegung beruht auf Turgoränderungen in der gelenkartigen, unmittelbar unterhalb der Spreite liegenden Zone, und zwar kann die maximale Längendifferenz antagonistischer Gelenkflanken etwa 1,3 mm betragen, während das Gelenk selber 4 mm lang ist. Diese Volumschwankungen gehen mit Schwankungen der osmotischen Werte bei Grenzplasmolyse parallel.

Besonders bemerkenswert ist bei solchen Blattbewegungen, daß die Ruhelage erreicht wird, wenn die Blattspreite senkrecht zum einfallenden Licht steht (Abb. 167). Zur Erklärung dieser *dia-* oder *transversalphototropischen Reaktionsweise* könnte man an die Mitwirkung von Reaktionen der Art denken, die beim Verdunkeln einer Spreitenhälfte beobachtet werden (S. 176). Aber obwohl auch solche Reaktionen an den Orientierungsbewegungen der Blätter beteiligt sind, helfen sie uns doch nicht bei der Erklärung der transversalphototropischen Einstellung;

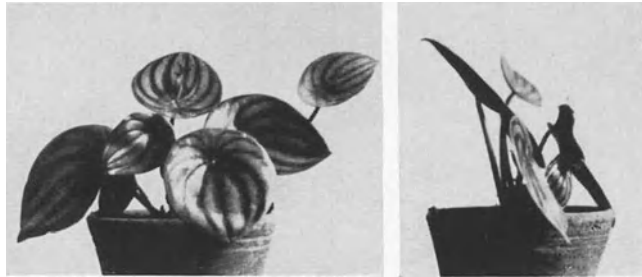


Abb. 167. *Peperomia arifolia*. Diaphototropische Einstellung der Blattspreite. Links von der Richtung des einfallenden Lichts, rechts senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichts betrachtet.  $\frac{1}{4}$  der natürlichen Größe.

denn Beleuchtungsunterschieden auf der Spreite sind nicht imstande, die bei vielen transversalphototropischen Einstellungen beteiligte Blattstieltorsion herbeizuführen (RAYDT). — Recht einleuchtend ist der Versuch, die transversalphototropischen Organe als Aggregate parallel gelagerter orthotroper Elemente aufzufassen. Ein Objekt, daß, wenn nicht die Berechtigung so doch den Sinn dieser Auffassung gut demonstriert, ist der *Marchantia*-Thallus, in dem sich tatsächlich solche parallel nebeneinander gelagerten orthotropen Elemente befinden, nämlich die Assimilationsfäden in den Luftkammern (Abb. 168); aber auch bei den Pallisadenzellen der Laubblätter ist eine positiv orthotrope Reaktionsfähigkeit gefunden worden. Man möchte hiernach annehmen, daß in einem dorsiventralen Organ, wie wir es in einem Laubblatt vor uns haben, zur ursprünglichen Polarität zwischen Spitze und Basis noch eine senkrecht dazu liegende hinzukommt. Mit Hilfe einer solchen Vorstellung lassen sich die transversalphototropischen Bewegungen tatsächlich recht gut verständlich machen (RAWITSCHER).



Abb. 168. *Marchantia polymorpha*. Der Thallus wurde längere Zeit hindurch von rechts her beleuchtet. Die Assimilationsfäden in den Luftkammern haben sich positiv phototropisch gekrümmt.

Einige Pflanzen, nämlich die sog. Kompaßpflanzen, stellen ihre Blätter bekanntlich vertikal und in die Nord-Südrichtung. Bei dieser fixen Lichtlage sind die Blätter vor dem direkten Einfall des intensiven Mittagslichts geschützt; sie können aber das mäßigere Morgen- und Abendlicht gut

ausnutzen. *Lactuca scariola* und *Silphium laciniatum* gehören hierher. An der Entstehung dieser Lage sind transversal phototropische und endogen bedingte nastische Bewegungen beteiligt. — Die Nord-Südrichtung braucht nicht unbedingt eingehalten zu werden. Wächst *Lactuca scariola* an steilen Westhängen, so stellen sich die bodennahen Blätter parallel zur Rückstrahlung des Hangs, nur die höher stehenden Blätter stellen sich parallel zur intensivsten Sonnenstrahlung (SCHANDERL; HUBER).

f) Auslösung der Alles-oder-Nichts-Erregung durch Licht.

Wir haben in der gemeinsamen Benutzung von Karotinoiden für den Vorgang der Lichtreizaufnahme in zahlreichen tierischen und pflanzlichen Zellen eine tiefgreifende Übereinstimmung beider Organismenreiche kennengelernt. Diese Übereinstimmung erstreckt sich zum mindesten vielfach nur auf die primären physiologischen Prozesse; im weiteren Verlauf der Reizkette macht sich die besondere Organisation der Pflanzenzelle schon darin bemerkbar, daß es schließlich in vielen Fällen auf die Beeinflussung des Auxins oder der Zellwandspannung ankommt. Im tierischen Sehorgan ist ein anderer physiologischer Folgeprozeß charakteristisch, nämlich die Auslösung von elektrischen Potentialänderungen zunächst in der Retina und als weitere Folge in den Sehnerven. Diese Aktionsströme, die in der einzelnen Nervenfaser wie nach anderen Reizen dem Alles-oder-Nichts-Gesetz entsprechen, sind für die physiologische Endwirkung entscheidend; dabei wird trotz der Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes eine Abhängigkeit der Reaktionsgröße von der Reizstärke möglich, weil einerseits die Zahl der erregten Nervenfaser von der Reizstärke abhängen kann, und andererseits vor allem die Frequenz der Erregungen in der einzelnen Faser von der Intensität des Reizlichts abhängt. Wir können uns etwa vorstellen, daß das Produkt des photochemischen Prozesses wie ein chemischer Reiz auf die Nervenfaser wirkt und diese in Erregung versetzt; ist die Konzentration dieser Substanz hoch (und das ist ja bei intensivem Reizlicht der Fall), so wird das relative Refraktärstadium in der Nervenfaser durch die fort-dauernde chemische Reizung schneller durchbrochen werden können als dann, wenn jene Konzentration nur gering ist.

Es fragt sich nun, ob eine Reizkette dieser Art auch in der Pflanze ablaufen kann. Wahrscheinlich wird das schon dadurch, daß hier physiologisch ganz ähnliche Erregungsvorgänge möglich sind, mit denen wir uns bereits eingehend beschäftigt haben. Wir können dabei zunächst an die phototaktischen Bewegungen geißeltragender Organismen denken. Die Geißelkontraktionen werden ja offenbar durch typische (von Refraktärstadien begleitete) Erregungsvorgänge ermöglicht und diese könnten ihrerseits durch die im Stigma gebildeten photochemischen Produkte ausgelöst werden. Tatsächlich ist hier ein ganz analoger Prozeß nachweisbar wie in tierischen Lichtsinnesorganen. Man kann durch einen einzigen photischen Reiz (Herabsetzung der Beleuchtungsintensität) bei *Rhodospirillum* periodische Umkehrreaktionen (Hin- und Herfahren) der Individuen beobachten, wie wir sie bei solchen Organismen bereits als Ausdruck von typischen Erregungsvorgängen kennenlernten (S. 118). Man darf also ähnlich wie für das tierische Lichtsinnesorgan annehmen, daß der Beleuchtungswechsel vorübergehend zur Änderung des chemischen Milieus im empfindlichen Plasma führt (photochemische Karotinoidumwandlung) und dadurch gemäß dem genannten Prinzip periodisch Alles-

oder-Nichts-Erregungen ausgelöst werden, deren Anzahl und Frequenz auch (nach der folgenden Tabelle) von der Reizstärke abhängt [BUDER (4)].

Genauer untersucht ist eine derartige Auslösung von Erregungen an den mit Gelenken ausgestatteten Blättern höherer Pflanzen. Namentlich bei den Leguminosen sind Lichtturgorreaktionen bekannt, die auf Erregungsvorgänge der gleichen Art zurückgehen, die auch bei den mechanisch bedingten Reaktionen dieser Objekte wichtig sind. In einigen

Lichtreiz: Herabsetzung der Beleuchtungsstärke von 500 MK auf	Gesamtzahl der Umkehrreaktionen	Gesamtzeit für diese Reaktionen (Sek.)
475	1	—
450	1—2	1—2
375	7	etwa 15
250	13	etwa 20
125	16	etwa 26

Fällen können sogar die *Bewegungsreaktionen* ganz gleichartig sein wie die durch mechanische Reize bedingten. Das kann man gelegentlich an Mimosen beobachten, die nach längerer Verdunklung plötzlich dem Licht ausgesetzt werden. Zumeist sind die Reaktionen aber selbst bei der Mimose schwächer und folgen nicht dem Alles-oder-Nichts-Gesetz. Das schließt natürlich nicht die Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes für die Einzelzelle aus. Offenbar löst der Lichtreiz die Erregung vornehmlich in Zellen aus, die nicht in leitender Verbindung miteinander stehen, so daß (im Gegensatz zur mechanischen Reizung, die diese Zellen nicht allein treffen kann) die Erregung einzelner Zellen nicht mit Notwendigkeit die Erregung aller anderen des gleichen Gelenks nach sich zieht [UMRATH (3); BÜNNING (1)]. Und diese Beschränkung der Erregung auf die direkt gereizte Gewebepartie kommt auch darin zum Ausdruck, daß die Reaktionen auf Lichtreize nicht nastisch verlaufen (wie die an den gleichen Objekten mechanisch bedingten Reaktionen), sondern tropistisch. Das heißt, das Blatt hebt sich, wenn die Gelenkoberseite beleuchtet wird, es senkt sich bei einer Beleuchtung von unten (Abb. 169). Wenn das Gelenk von der Seite her beleuchtet wird, vollführt es eine Torsion. Wird das *Phaseolus*-Gelenk gleichzeitig von oben und von unten beleuchtet, so ist die Gesamtreaktion gleich der rechnerischen Differenz zwischen den bei der betreffenden Reizstärke zu erwartenden Teilreaktionen der beiden Gelenkseiten (BRAUNER) (Abb. 170).

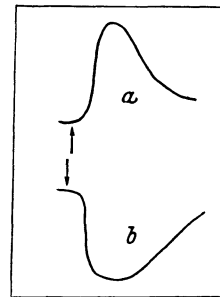


Abb. 169. Lichtturgorreaktion von *Mimosa* bei Beleuchtung von unten (a) und von oben (b). Kurvenhebung entspricht einer Blattsenkung. Nach DURT.

Das Gelenk von der Seite her beleuchtet wird, vollführt es eine Torsion. Wird das *Phaseolus*-Gelenk gleichzeitig von oben und von unten beleuchtet, so ist die Gesamtreaktion gleich der rechnerischen Differenz zwischen den bei der betreffenden Reizstärke zu erwartenden Teilreaktionen der beiden Gelenkseiten (BRAUNER) (Abb. 170).

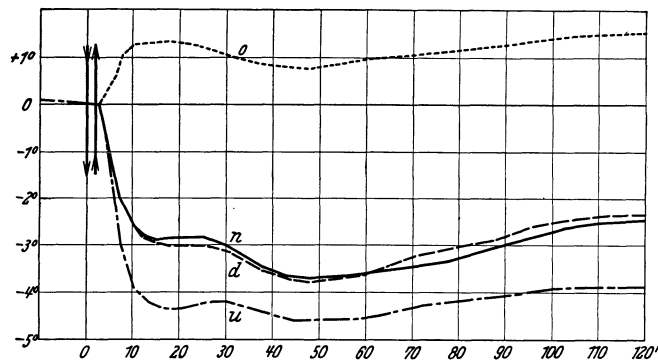


Abb. 170. Lichtturgorreaktion von *Phaseolus multiflorus*. Reiz (abgegrenzt durch Pfeile): 950 Lux  $\times$  100 Sekunden. Dargestellt sind die Reaktionen nach oberseitiger (o), unterseitiger (u) und nach symmetrischer Horizontalbeleuchtung (d); d ist die rechnerische Differenz der in u und o dargestellten Reaktionen. Nach M. BRAUNER.

Daß es sich dabei wie bei den mechanisch ausgelösten Reaktionen um *Turgorsenkungen infolge Permeabilitätserhöhung* handelt, ist eindeutig

nachgewiesen worden. Schon PFEFFER beobachtete an der zunehmenden Erschlaffung der beleuchteten Gelenke die Turgorsenkung; dieser Befund wurde später von LEPESCHKIN (3) bestätigt. Die Turgorsenkung kommt auch hier wieder nicht durch eine Veränderung der osmotischen Werte zustande, auch nicht durch eine Änderung der Zellwandbeschaffenheit, sondern nur durch eine erhöhte Permeabilität. Diese läßt sich als partieller Semipermeabilitätsverlust nachweisen, weil die in Wasser gelegten Gelenke im Licht viel mehr Stoffe exosmieren lassen als im Dunkeln [LEPESCHKIN (1)]. Auch mit den plasmolytischen Methoden der Permeabilitätsbestimmung ist der verminderte Semipermeabilitätsgrad nachweisbar. Endlich äußert sich die Permeabilitätsänderung noch in der geänderten Durchtrittsgeschwindigkeit des Wassers. Wird ein *Phaseolus*-Blatt in Wasser übertragen und von oben her beleuchtet, so tritt statt der in Luft erfolgenden Hebungsbewegung eine Senkung ein, weil die Beleuchtung den Wassereintritt, also die Absättigung des Gewebes mit Wasser erleichtert (Abb. 171). Die normalerweise (also in Luft) durch Licht bedingte Turgorsenkung dürfte somit zum Teil Folge des Semipermeabilitätsverlustes sein, zum Teil eine geförderte Transpiration darstellen.

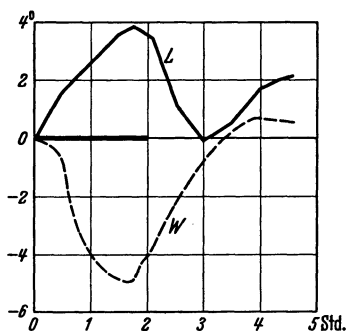


Abb. 171. Lichtturgorreaktion von *Phaseolus multiflorus* bei vertikalem Oberlicht (950 Lux  $\times$  120 Minuten) in Luft (L) und in Wasser (W). Im Wasser tritt statt der Hebung also eine Senkung des Blattes ein, und zwar darum, weil die Permeabilitäts-erhöhung nunmehr nicht zur geförderten Transpiration führen kann, sondern vielmehr eine Förderung der Wasseraufnahme bedingen muß.  
Nach M. BRAUNER.

Wie zu erwarten, zeigen sich auch bei diesen lichtbedingten Blattbewegungen wieder Aktionsströme [UMRATH (1, 3)] (Abb. 172) und man kann ein Refraktärstadium beobachten, das allerdings zumeist nicht

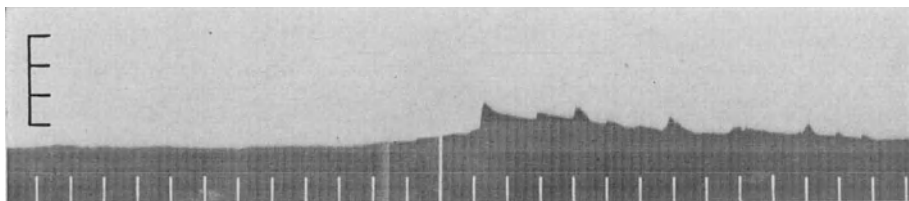


Abb. 172. Elektrische Potentialänderungen bei *Biophytum sensitivum*. Ableitung von der Blattspindel. Bis zur weißen Marke Schatten, dann Sonne (bedingt Potentialänderungen). Zeitmarken in Abständen von 10 Sekunden. Spannungseinheiten (links) 0,02 Volt. Nach UMRATH.

deutlich wird, weil nur starke Lichtreize alle empfindlichen Zellen zugleich zur Reaktion bringen, erst bei deren Anwendung wird es also erkennbar [BÜNNING (4)].

Die Blätter von *Averrhoa bilimbi* reagieren viel besser auf Lichtreize als die von *Mimosa* und *Phaseolus*. Das Sonnenlicht genügt bei *Averrhoa*, um alle (oder die meisten) Zellen des Gelenks zur Reaktion zu veranlassen. Die lichtbedingte Reaktion folgt hier also als Ganzes (ebenso wie etwa bei *Mimosa* die seismisch bedingte) dem Alles-oder-Nichts-Gesetz; sie ist demnach von einem absoluten Refraktärstadium begleitet, während dessen wieder eine Rückbewegung eintritt, bis das Refraktärstadium genügend abgeklungen ist, um den immer noch ununterbrochen einwirkenden Lichtreiz erneut wirksam werden zu lassen. So führen diese

Blätter in konstant einwirkendem intensiven Licht periodische Bewegungen aus (Abb. 173). Eine entsprechende Erscheinung kann man übrigens, allerdings weniger ausgeprägt, bei *Phaseolus* beobachten; aber noch extremer zeigt sich dasselbe bei den kleinen Seitenblättchen von *Desmodium gyrans*, denen man gewöhnlich „endonome“ Bewegungen zuschreibt (Abb. 174—176). Man kann diese Bewegungen jedoch auch (ohne damit einen sachlichen Unterschied zu behaupten) als die durch einen Dauerlichtreiz ausgelösten periodischen photonastischen Reaktionen auffassen; denn die Bewegungen setzen tatsächlich erst ein, wenn die Pflanze dem Licht ausgesetzt wird (bei jener anderen Ausdrucksweise würde man das Licht als „notwendige Bedingung“ der endonomen Bewegungen bezeichnen). Die Periodizität kommt auch bei *Desmodium* wieder

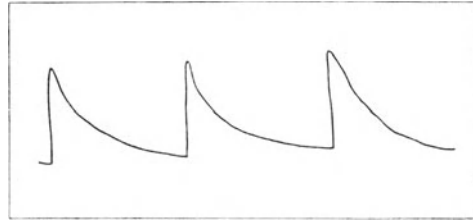


Abb. 173. *Averrhoa bilimbi*. Endonome Blättchenbewegung. Jede Bewegung erfordert etwa 3 Minuten. Nach DAS und PALIT.



Abb. 174. *Desmodium gyrans*. Die kleinen Seitenblättchen können kurzperiodische endonome Bewegungen ausführen, die großen Endblättchen tagesperiodische Bewegungen. Nach PFEFFER.

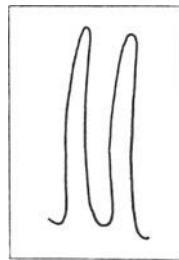


Abb. 175. *Desmodium gyrans*. Endonome Bewegungen eines der kleinen Seitenblättchen. Nach BOSE.

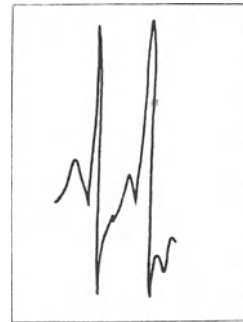


Abb. 176. *Desmodium gyrans*. Elektrische Potentialänderungen, die die endonomen Bewegungen begleiten. Nach BOSE.

durch den Ablauf von Alles-oder-Nichts-Erregungen zustande, die sich am Auftreten von Aktionsströmen und in Refraktärstadien äußern. Ein kurzdauernder starker Lichtreiz kann in den Blättern dieser Pflanze — nach dem gleichen Prinzip wie im tierischen Lichtsinnesorgan und im genannten *Rhodospirillum* — periodische Reaktionen auslösen (Abb. 177).

Es ist vorläufig nicht abzusehen, wie weit auch bei den phototropischen Wachstumsbewegungen die Auslösung von Erregungsvorgängen beteiligt ist. Da wir einerseits wissen, daß Erregungsvorgänge sehr wohl (z. B. in den Ranken) zu Wachstumsänderungen führen können und andererseits noch in zahlreichen anderen Fällen als bei den oben näher besprochenen Turgorbewegungen elektrische Potentialänderungen (Negativierungen) unter dem Einfluß von Licht gefunden worden sind, ist es nicht unwahrscheinlich, daß der Prozeß, den die Auxinforscher als lichtbedingte Änderung des Reaktionsvermögens

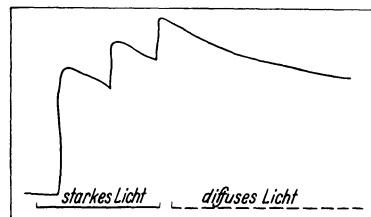


Abb. 177. *Averrhoa bilimbi*. Mehrfache Reaktionen bei starkem Licht, Erholung bei schwachem Licht. Nach DAS und PALIT.



auf Wuchsstoff bezeichnen, zum großen Teil mit der Auslösung von Erregungsprozessen identisch ist.

g) Sonderfragen der Phototaxis.

**Reizaufnahme.** Die Verwandtschaft der namentlich bei den Flagellaten und Volvocales verbreiteten phototaktischen Bewegungen (MAST) mit den in den vorhergehenden Abschnitten besprochenen Lichtreizreaktionen an höheren Pflanzen ergibt sich wieder aus der bereits erwähnten Rolle der Karotinoide des Stigmas. Der Besitz dieses Augenflecks ist allerdings nicht die einzige Bedingung, die zur Möglichkeit phototaktischer Bewegungen erfüllt sein muß; denn es gibt Formen, die zwar einen Augenfleck besitzen, aber nicht phototaktisch sind. Andererseits gibt es Arten, die keinen Augenfleck haben, und doch lichtempfindlich sind. Wenn diese letzteren Arten überhaupt kein Karotinoid enthalten, so beobachtet man bei ihnen aber auch eine ganz andere spektrale Empfindlichkeitskurve. Während z. B. die ein Stigma aufweisenden Formen *Eudorina elegans* und *Volvox minor* für blaugrünes Licht ( $\lambda$  etwa 490  $m\mu$ ) am empfindlichsten sind (Reizschwelle 0,06 bzw. 0,10 Erg/cm<sup>2</sup>/sec) ist eine farblose *Chilomonas*-Art für dieses Licht nur wenig empfindlich (Schwelle 70—75 Erg/cm<sup>2</sup>/sec). Diese farblose *Chilomonas*-Art erreicht das Maximum ihrer Empfindlichkeit erst im Ultraviolett bei 366  $m\mu$  (Schwelle 9,37 Erg/cm<sup>2</sup>/sec); das Maximum ist nicht auf eine besondere, an Stelle des Karotinoids ausgebildete lichtempfindliche Substanz zurückzuführen; die pigmenthaltigen Arten zeigen nämlich im Ultraviolett noch eine ganz ähnliche Empfindlichkeit wie die farblosen; diese Empfindlichkeit dürfte also in beiden Fällen auf die Absorption in einer allgemein vorhandenen Substanz (etwa im Plasma) zurückzuführen sein, und die farblosen Formen müssen sich eben mit dieser Art der Reizaufnahme begnügen (LUNTZ). Etwas Entsprechendes haben wir bei der Reizaufnahme in der karotin-freien Koleoptilbasis kennengelernt.

Ungeklärt ist es noch, wodurch die eigentümliche Lage des Empfindlichkeitsmaximums zustande kommt. Nur einige Angaben sprechen für das Vorkommen eines Maximums im Blauviolett, das für die höheren Pflanzen so charakteristisch ist. Möglicherweise ist das Karotinoid auch im Stigma schon so wie im Sehpurpur der Tiere an Eiweiß adsorbiert. Daran könnte man namentlich bei den Formen denken, die ihre maximale Empfindlichkeit erst bei 535  $m\mu$  erreichen (*Pandorina*, *Spondylomorom*), und deren Empfindlichkeit (ähnlich wie die des Sehpurpurs) dann auch nicht so steil zum Kurz- und Langwelligen abfällt. Außerdem ist mit dem Vorhandensein anderer Karotinoide zu rechnen; dabei dürfen wir vor allem an die sog. Hämatochrome denken, von denen z. B. das Euglenarhodon aus *Euglena heliorubescens* näher untersucht wurde; es hat nur ein Absorptionsband, das je nach dem Lösungsmittel im Blaugrün oder Grün liegt (TISCHER).

Jedenfalls sind in anderen Fällen auch phototaktische Bewegungen durch Strahlungsabsorption im gewöhnlichen Karotin möglich. Das trifft besonders deutlich für die Phototaxis der Chromatophoren höherer Pflanzen zu, bei der alle im Karotin absorbierbaren Strahlen (auch die ultravioletten) wirksam sind, während die nur im Chlorophyll absorbierbaren (langwelligen) keinen Einfluß haben (VOERKEL); die Überflüssigkeit der Absorption im Chlorophyll zeigt sich bei diesen Bewegungen auch darin, daß schon die chlorophyllfreien Plastiden etiolierter Pflanzen lichtempfindlich sind (FRANK).

Eine Sonderstellung nehmen hinsichtlich der reizaufnehmenden Substanz die Purpurbakterien ein; bei ihnen ist nämlich die ultrarote Strahlung am wirksamsten, ein zweites (schwächeres Maximum) zeigt sich im Gelborange, während grünes und blaues Licht höchstens sehr wenig wirksam sind. Hier ist also speziell die im Bakteriochlorophyll (Abb. 178), also die auch photosynthetisch verwertbare Strahlung wirksam. Die Cyanophyceen verhalten sich anscheinend ähnlich [BUDER (2, 3)].

Über die zwischen Reizaufnahme und Reaktion vermittelnden Erregungsvorgänge vgl. S. 118 und 182.

**Reaktion begeißelter Zellen.** Die Reaktionen selber sind im einfachsten Fall typischphobischer Natur. So verhält sich beispielsweise *Thiospirillum jenense*, das bei einer Verdunklung die Geißeln so umschaltet, daß es nunmehr entgegengesetzt schwimmt; daher wird das *Thiospirillum* in einer Region hoher Lichtintensität festgehalten. Hierzu genügt schon eine Herabsetzung der Helligkeit von 20 MK auf 18 MK (bei der Anwendung von 200 MK ist aber beispielsweise eine Herabsetzung auf 150 MK notwendig). So geringe Helligkeitsverminderungen müssen jedoch ziemlich schnell erfolgen, wenn eine Reaktion eintreten soll. Ist das Helligkeitsgefälle größer (etwa von 100 auf 20 MK), so braucht es erst in 2–3 Sekunden erreicht zu sein. Sehr kurzdauernde Verdunklungen ( $\frac{1}{10}$  Sekunde oder weniger) sind übrigens wirkungslos, können sich aber erfolgreich summieren [BUDER (2, 3)]. — Während bei mäßigen Lichtintensitäten die Reaktion nur auf Herabsetzung der Intensität eintritt, erfolgt sie bei sehr hohen Intensitäten allein bei deren Zunahme. Diese Stimmungsänderung ist natürlich biologisch zweckmäßig, weil sie eine Ansammlung in zu intensivem Licht verhindert. Als Reizwirkung ist übrigens nur die Geißelumschaltung, nicht die Einhaltung der umgeschalteten Bewegung anzusehen.

Die Bewegungen der Flagellaten und Volvocalen sind oft topischer oder scheinbar topischer Natur. Dabei dürften namentlich Bau und Lage des Stigmas wichtig sein, die es ermöglichen, daß trotz der verbreiteten Bewegungsart, bei der die Individuen dauernd um die Längsachse rotieren, das auf eine Körperseite einfallende Licht immer viel stärker wirksam ist als das auf die andere Körperseite einfallende. Am besten wird das durch die Ausbildung eines linsenförmigen Körpers gewährleistet (Abb. 179). Als Beispiel ist in Abb. 180 die Reaktion der *Volvox*-Kolonie dargestellt. Die Reaktionsweise von *Volvox* läßt sich am besten begreifen, wenn man zunächst nicht die Wirkung einseitigen Lichtes untersucht, sondern die Reaktion auf allseitige Verminderung oder

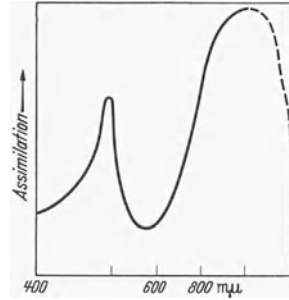


Abb. 178. *Spirillum rubrum*. Assimilationsintensität bei verschiedenen Spektralbereichen als Ausdruck der Absorptionskurve des Bakteriochlorophylls. Der gestrichelte Teil stellt eine schematische Ergänzung dar, die lediglich auf Grund der Absorptionskurve des gelösten Farbstoffes (also nicht mehr auf Grund einer Assimilationsmessung) vorgenommen wurde. Nach FRENCH.

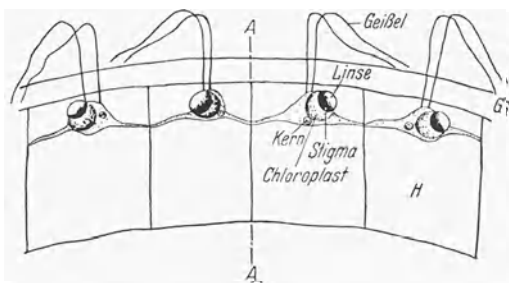


Abb. 179. Längsschnitt durch einen Teil einer *Volvox*-Kolonie. G Gallertschicht; H hyaliner Teil der Zellen; A... A Längsachse der Kolonie. Nach MAST.

Erhöhung der Lichtintensität. Eine Verminderung der Lichtintensität bedingt, daß alle Geißeln nach hinten schlagen, daher hört die Rotation um die Längsachse auf. Wird aber die Lichtintensität erhöht, so schlagen alle Geißeln mehr nach der Seite, die Vorwärtsbewegung wird verlangsamt, die Rotation verstärkt. So

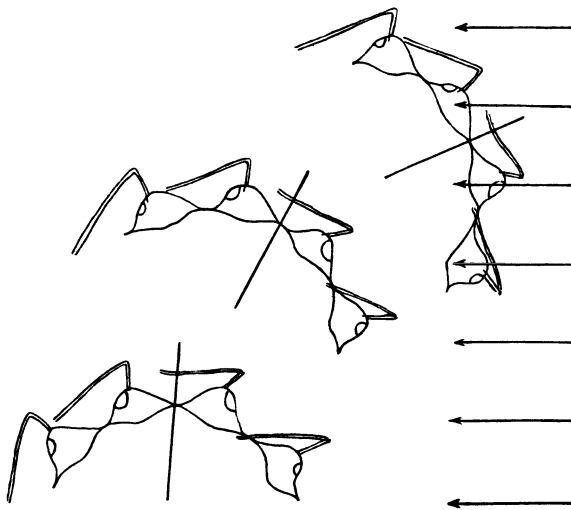


Abb. 180. Phototaktische Einstellung einer photopositiv reagierenden *Volvox*-Kolonie. Verschiedene Schlagrichtung der Geißeln links und rechts von der Hauptachse. Nach MAST.

erklärt es sich, daß bei seitlichem Lichteinfall auf der beschatteten Seite ein verstärkter Geißelschlag nach hinten, auf der beleuchteten ein verstärkter Geißelschlag zur Seite eintreten muß, daher erfolgt dann eine Drehung der Kolonie in die Lichtrichtung hinein. Die Verhältnisse können aber je nach den Bedingungen, namentlich je nach der Lichtintensität, noch komplizierter liegen (LUNTZ).

Auch, wenn ein Stigma fehlt, kann ein Teil des Organismus erhöht oder ausschließlich empfindlich sein. So verhalten sich bei-

spielsweise die von METZNER untersuchten Peridineen. Die phototaktische Bewegung besteht in einem allmählichen Einschwenken in die Lichtrichtung (Abb. 181). Die genauere Untersuchung zeigt, daß es sich hier aber doch nicht um topische Reaktionen im strengen Sinne handelt,

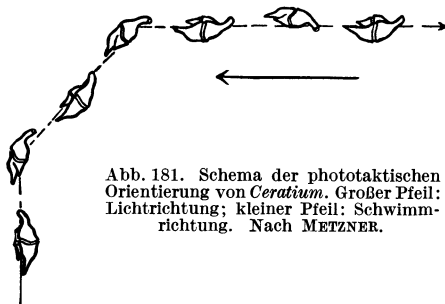


Abb. 181. Schema der phototaktischen Orientierung von *Ceratium*. Großer Pfeil: Lichtrichtung; kleiner Pfeil: Schwimmrichtung. Nach METZNER.

vielmehr eine prinzipiell mit der phototaktischen übereinstimmende Reaktionsart vorliegt. Die vom Organismus durchgeführte Reaktion besteht darin, daß sich der Schwingungsraum der Längsgeißel vorübergehend in seiner Schwingungsebene einkrümmt (über die Bewegungsmechanik der Peridineen vgl. S. 98). Für diese Reaktion kommt es darauf an, daß die lichtempfindliche Region in der Nähe der Geißelbasis vom Licht

getroffen wird; aus welcher Richtung dieses Licht kommt, ist gleichgültig, es darf nur nicht durch den Körper abgeschattet werden; daher ist eine Reaktion unmöglich, wenn sich die ja dauernd rotierende Zelle gerade so gedreht hat, daß die empfindliche Plasmaregion auf der lichtabgewandten Seite liegt. Dadurch also, daß jedesmal eine Reaktion, d. h. das Einkrümmen der Geißelschwingungsebene erfolgt, wenn sich die Geißelseite dem Licht zukehrt, muß eine stufenweise Annäherung der Schwimmrichtung an die Richtung des einfallenden Lichtes eintreten; erst wenn diese Richtung erreicht ist, hört das periodische Verdunkeln und Beleuchten der empfindlichen Region auf; die Zelle schwimmt also, natürlich weiterhin rotierend, auf die Lichtquelle zu [METZNER (3)].

Eine solche „pseudotopotaktische“ Reaktion ist auch bei anderen Flagellaten beobachtet worden.

Phobische Reaktionen sind die der Nostocaceen und Oscillatoriaceen. Die Helligkeitsabnahme bedingt (nach einem Bewegungsstillstand von 1—2 Minuten) eine Bewegungsumkehr.

Übrigens hat das Licht bei sehr vielen phototaktisch reagierenden Arten nicht nur einen Einfluß auf die Bewegungsrichtung, sondern auch auf die Beweglichkeit überhaupt. Im Dunkeln oder bei sehr geringer Lichthelligkeit beobachtet man nicht selten schließlich einen Bewegungsstillstand. Bei *Chlamydomonas engametos* ist die Bildung des Karotinoids Crocin für dieses Beweglichwerden entscheidend (MOEWUS). — Auf die Beweglichkeit, die Reizschwelle und die Stimmung haben natürlich eine große Zahl äußerer Faktoren einen Einfluß, so die Temperatur, die Wasserstoffionenkonzentration, der Kohlensäuregehalt des Wassers und viele andere chemische Agentien.

**Chloroplasten.** Selbst bei so einfachen Gebilden wie den Chloroplasten (Abb. 182) sind wir weit davon entfernt, den Lichteinfluß auf die Bewegungen zu verstehen. Festgestellt ist aber, daß auch hier nur die in den gelben Farbstoffen absorbierbare Strahlung wirksam ist (VOERKEL). Da die Bewegung selber anscheinend auf der unterschiedlichen Konzentration oberflächenaktiver Substanzen auf der lichtzugewandten und lichtabgewandten Seite des Chromatophors beruht (S. 105), könnte es sich immerhin um einen ziemlich einfachen Erfolg photochemischer Reaktionen handeln. — Auch hier spielen Stimmungsänderungen eine erhebliche Rolle, so daß je nach der Lichtintensität verschiedenartige Chloroplastenstellungen eingenommen werden, zumal diese nicht nur vom Licht, sondern außerdem von den Nachbarzellen (chemisch) beeinflußt werden. Endlich sind noch indirekte Wirkungen beteiligt, indem auch die nicht im Karotin absorbierte Strahlung den Plasmazustand verändern kann, und dadurch die Beweglichkeit der Plastiden beeinflußt. Namentlich unter dem Einfluß des kurzwelligen Ultraviolett ( $\lambda < 300 \text{ m}\mu$ ) macht sich die Mitwirkung einer Plasmaschädigung bemerkbar; aber auch die ultrarote Strahlung beeinflußt die Beweglichkeit durch Viskositätserhöhung des Plasmas (VOERKEL).

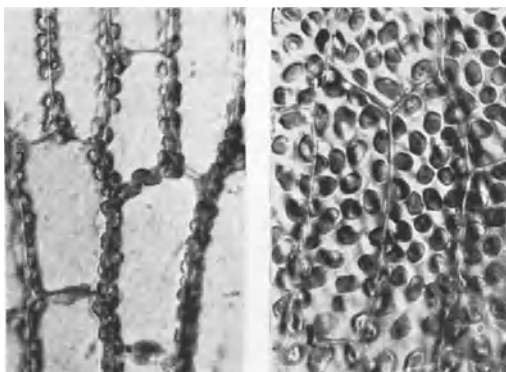


Abb. 182. Zellen aus dem Blatt von *Funaria hygrometrica*, Flächenansicht. Links: Das Blatt war 24 Stunden verdunkelt; die Chromatophoren liegen nur an den Seitenwänden; diese Stellung nehmen sie auch in sehr intensivem Licht an. Rechts: Das Blatt war dem Tageslicht mäßiger Intensität ausgesetzt; die Chromatophoren liegen nur an den Außenwänden.

#### h) Lichtturgorreaktionen der Spaltöffnungen.

Die Spaltöffnungsbewegungen sind die wichtigsten, aber auch die kompliziertesten Turgorbewegungen der höheren Pflanzen. Wichtig sind sie insofern, als sie bei der Regulierung des Gasaustausches, und damit bei der Determinierung der Transpiration und vor allem der Kohlensäureassimilation entscheidend mitwirken, unter bestimmten, auch in der freien Natur oft verwirklichten Voraussetzungen so sehr, daß die Intensität dieser Prozesse nur durch sie modifiziert wird. Man kann daher bei Untersuchungen über den Verlauf der Spaltöffnungsbewegungen unter

Einhaltung bestimmter Versuchsbedingungen die Transpirationsgröße geradezu als Maß für die Öffnungsweite der Stomata benutzen, wenn man nicht die (mit geeigneter Optik und Beleuchtung mögliche) direkte mikroskopische Ausmessung der Spaltweiten vorzieht. Die direkte mikroskopische Messung des Bewegungsverlaufs an der einzelnen Spaltöffnung ist oft vorteilhaft, weil sich selbst die Stomata ein und desselben Blattes sehr verschiedenartig verhalten können; die Abtrennung des Blattes von der Pflanze ist bei solchen Messungen nicht erforderlich.

Kompliziert ist die Entstehung der Spaltöffnungsbewegungen schon insofern, als nicht nur das Licht, sondern auch die Temperatur und vor allem die Wasserversorgung die Öffnungsweite beeinflussen. Erschwerte Wasserzufuhr zu den Schließzellen führt natürlich allmählich zur Turgorminderung in diesen und damit zum Verschuß, während eine Erleichterung der Wasserzufuhr die Tendenz zur Spaltenöffnung bedingt. Außerdem ist aber auch die Wasserversorgung der übrigen Epidermiszellen und des Mesophylls wichtig; abnehmende Turgeszenz des an die Schließzellen angrenzenden Gewebes muß die Öffnung der Spalte erleichtern, da die komprimierende Wirkung des Nachbargewebes nunmehr fortfällt. Dabei ist dann noch zu beachten, daß diese Turgoränderung des Gewebes wieder von der Transpirationsgröße, also dem Öffnungszustand der Spaltöffnungen selber abhängt [STÄLFELT (1)].

Die direkte Wirkung des Lichtes auf die Schließzellen führt im allgemeinen zu deren Turgorsteigerung, also zur Öffnung des Spalts (Abb. 183). Selbst diese Reaktion scheint sich schon aus mehreren Komponenten zusammensetzen. Dafür spricht eine eigentümliche Abhängigkeit der Reaktionen von der Lichtintensität.

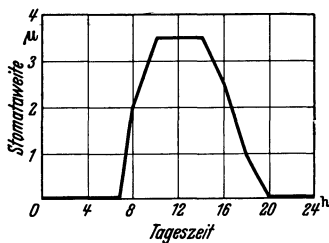


Abb. 183. Tagesgang der Stomataweite von *Phaseolus multiflorus* an einem sonnigen Tag im Sommer.

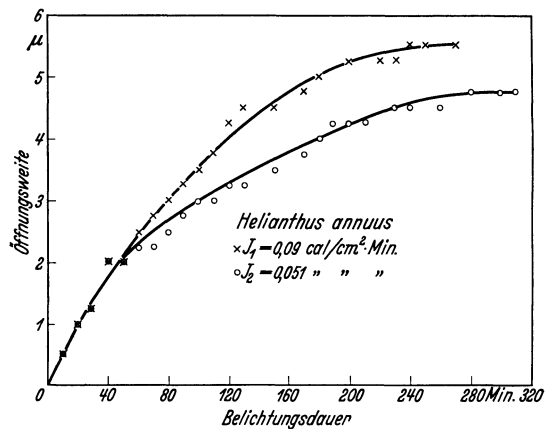


Abb. 184. *Helianthus annuus*. Öffnungsverlauf einer Spalte an zwei aufeinanderfolgenden Tagen in verschieden starkem Licht. Die Öffnungsbewegung ist bis zu einer Spaltweite von  $2\ \mu$  von der Strahlungsintensität unabhängig. Nach HARMS.

Wird die zunächst verdunkelte Spaltöffnung plötzlich dem Licht ausgesetzt, so beobachtet man während einer, zumeist 10–20 Minuten betragenden „Spannungsphase“ noch keine Öffnung; erst nach Ablauf dieser Zeit beginnt die Bewegung ziemlich rasch. Die Dauer der Spannungsphase läßt sich durch erhöhte Lichtintensität nicht, oder doch nicht erheblich, abkürzen. Seltsamerweise ist aber auch die Bewegung selber zunächst — bei *Helianthus annuus* bis zur Erreichung einer Spaltweite von  $2\ \mu$  — von der Lichtintensität unabhängig (Abb. 184). Erst bei der weiteren Öffnung macht sich die Abhängigkeit von der Intensität bemerkbar; vor allem insofern, als mit den einzelnen Intensitäten (sofern diese während der Öffnungsbewegung dauernd weiter einwirken) unterschiedliche Endweiten des Spalts erreicht werden.

Zur Erklärung der Bewegungen nahm man ursprünglich an, durch die Einschaltung der Kohlensäureassimilation während der Belichtung

werde neues osmotisch wirksames Material gebildet, so daß auf diese Weise eine stärkere Turgeszenz entstehen könne; im Dunkeln werde der Zucker dann allmählich in Stärke umgewandelt, daher müsse die Bewegung wieder zurückgehen. Diese Erklärung kann aber schon wegen der Geschwindigkeit der Bewegungen nicht richtig sein. Damit ist jedoch nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, daß eine Strahlungsabsorption im Chlorophyll für die Auslösung der Bewegungen wichtig ist. Zur Beantwortung dieser Frage müssen wieder Versuche mit verschiedenen Spektralbereichen dienen. In diesem Punkt widersprechen sich die Angaben verschiedener Autoren etwas. Nach mehreren, namentlich den älteren Untersuchungen entspricht die Wirkungsweise der einzelnen Spektralbereiche

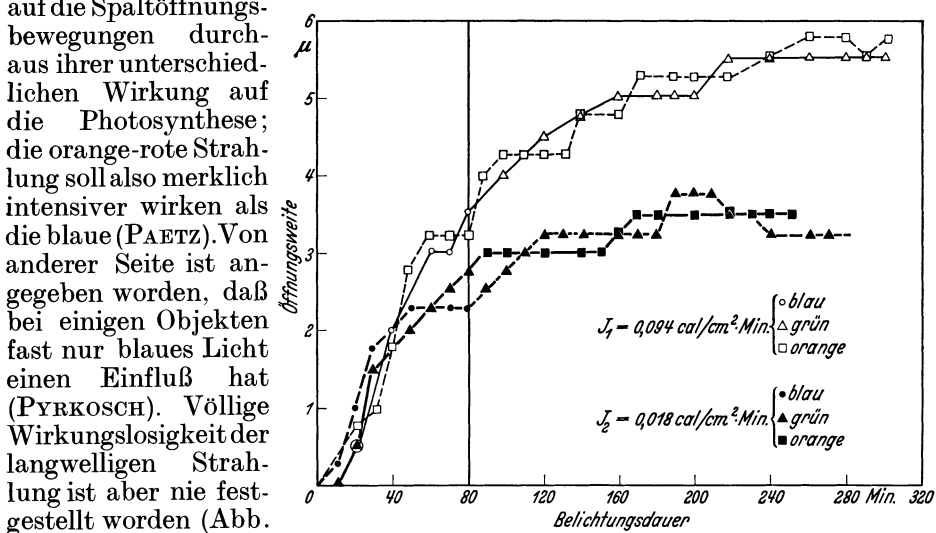


Abb. 185. Wirkung verschiedener Lichtfarben gleicher Stärke (1. 0,018 und 2. 0,094 cal/cm<sup>2</sup>/Min.) auf die Öffnungsbewegung der Stomata von *Helianthus annuus*. Nach HARMS.

der langwelligen Strahlung sind schon insofern bemerkenswert, als nach einigen älteren Untersuchungen auch für den Lichteinfluß auf die Transpiration das kurzwellige Licht besonders wichtig ist. Einige der neueren Ergebnisse seien hier in einer Tabelle wiedergegeben (HARMS, SIERP).

Der Unterschied in der Wirkung kurz- und langwelligen Lichtes ist bei den oberseitigen Spaltöffnungen noch größer als bei den unterseitigen der gleichen Pflanzen (die Tabelle bezieht sich auf unterseitige Öffnungen).

Diese Zahlen sind so auffällig, daß wir sie, sowie auch die entgegen-

Versuchspflanze	Maximalspaltweiten in Prozenten			
	blau	grün	orange	rot
<i>Helianthus annuus</i> . . .	100	100	100	53—66
<i>Tradescantia albiflora</i> . .	100	100	62—72	24—31
<i>Vicia Faba</i> . . . . .	100	100	67—80	28—39
<i>Calla aethiopica</i> . . . . .	100	100	100	?
<i>Pelargonium zonale</i> . . . .	100	100	100	42—56
<i>Ricinus communis</i> . . . . .	100	100	100	52—59

gesetzten Angaben verschiedener Autoren nur dann befriedigend mit unseren Kenntnissen über andere Lichtreizwirkungen vereinbaren können, wenn wir annehmen, daß *mindestens zwei verschiedenartige Lichtreaktionen beteiligt* sind, und dafür spricht auch schon die obengenannte eigen-tümliche Beziehung zwischen Lichtintensität und Öffnungsbewegung.

Man gewinnt den Eindruck, daß *eine Reaktion möglich ist, die dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgt* und die bei *Helianthus annuus* bis zu einer Öffnungsweite von  $2 \mu$  führt; das Ausmaß dieses Teiles der Reaktion ist ja, wie erwähnt wurde, von der Lichtintensität unabhängig, man könnte ihn also mit der Lichtturgorreaktion an Blattgelenken vergleichen und demgemäß vermuten, daß *hierbei die im Karotin absorbierte Strahlung wichtig ist*. Damit harmonisiert ein weiteres, recht bemerkenswertes Versuchsergebnis: Das Wirkungsverhältnis von blau und rot verschiebt sich mit abnehmender Lichtintensität immer mehr zuungunsten von rot. Das zeigt für *Helianthus annuus* nebenstehende Tabelle (HARMS).

Spaltöffnungen von <i>Helianthus annuus</i> .	
Intensität cal/cm <sup>2</sup> /min	Größenverhältnis des im Blau zu dem im Rot erzielten Öffnungs- maximums
0,05	1,6
0,035	1,8
0,02	2,7
unter 0,017	anscheinend $\infty$

Da die erste Bewegungsphase von der Intensität unabhängig ist, muß ihr Anteil an der Gesamtreaktion bei abnehmender Lichtintensität immer größer werden. Weil bei dieser abnehmenden Lichtintensität schließlich nur noch blaues Licht wirkt, ist der Schluß zu ziehen, daß *die intensitätsunabhängige Anfangsphase der Bewegung nur durch das blaue Licht erzielbar ist*, also offenbar an eine Strahlungsabsorption im Karotin

gebunden ist. Nach dieser Schlußfolgerung müßte natürlich auch die langwellige Ultraviolettstrahlung, die vom Karotin noch gut absorbiert wird, stark wirksam sein; das trifft tatsächlich zu.

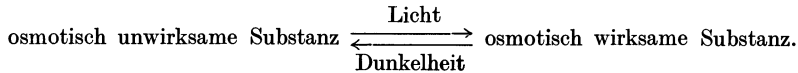
Für *die zweite, von der Lichtintensität abhängige Bewegungsphase* würden wir entsprechend zur Ansicht gelangen, daß eine *Strahlungsabsorption im Chlorophyll* wichtig ist. Das stimmt auch mit der Gesamtbreite des wirksamen Spektralbereiches überein; die vom Chlorophyll nicht mehr absorbierbare Ultrarotstrahlung ist unwirksam. Höchstens die nicht verminderte Wirkung des grünen Lichtes könnte zu Zweifeln führen; jedoch ist nach anderen Erfahrungen nicht zu erwarten, daß die bei den Versuchen benutzten breiten Grünbereiche bei der Gegenwart größerer Chlorophyllmengen erheblich schlechter absorbiert werden als Blau und Rot (mit zunehmender Konzentration der absorbierenden Substanz müssen sich die spektralen Absorptionsunterschiede verwischen).

Einige Erfahrungen sprechen dafür, daß auch die im Mesophyll absorbierte Strahlung einen Einfluß auf die Spaltöffnungsbewegungen hat; die hier anzunehmenden indirekten Wirkungen erscheinen durchaus möglich; zum Teil kann dabei schon die thermische Wirkung der absorbierten Strahlung wirksam werden; denn eine Temperaturerhöhung führt ebenfalls zur Öffnungsbewegung. Dieser Umstand könnte auch mitverantwortlich sein für die Beobachtung, daß anthozyanhaltige Pflanzen ihre Transpiration im Licht mehr erhöhen als anthozyanfreie (KOSAKA); zum Teil wird es sich hierbei aber um einen rein physikalischen Effekt auf die Verdunstung handeln.

Wie kommen nun die beiden Reaktionen, die durch Absorption im Karotin und die durch Absorption im Chlorophyll bedingte, zustande? Für die erstgenannte Reaktion haben wir schon auf die Ähnlichkeit mit den Lichtturgorreaktionen an Blattgelenken hingewiesen. Daß es sich im einen Fall um Turgorsenkungen, im anderen Fall um Turgorsteigerungen handelt, kann nach unseren Erfahrungen an den verschiedensten Turgorbewegungen nicht mit Notwendigkeit einen prinzipiellen Unterschied erweisen; wir haben die Abhängigkeit der Reaktionsrichtung von der Richtung des Saugkraftgefälles zwischen Zelle und Umgebung mehrfach betont. Tatsächlich kann auch bei den Spaltöffnungen die Erhöhung der Lichtintensität in der ersten Bewegungsphase zur Turgorsenkung

der Schließzellen führen. Eine Permeabilitätserhöhung der Schließzellen im Licht ist nachgewiesen worden.

Die durch Strahlungsabsorption im Chlorophyll bedingte ansehnliche Reaktionsverstärkung steht mit einer beträchtlichen Erhöhung des osmotischen Druckes im Zusammenhang; die Reaktion ist, wie schon mehrfach betont, von der Intensität abhängig, anscheinend ist hier sogar das Reizmengengesetz annähernd gültig. Für diesen Teil der Reaktion können wir also folgendes Schema anwenden:



Die Verschiebung dieses Gleichgewichts wird bei jeder Änderung der Lichtintensität schnell deutlich [STÄLFELT (2)].

Wir müssen uns die Bedeutung der Absorption im Chlorophyll beim Zustandekommen dieser Druckänderungen klarzumachen versuchen, obwohl die Neubildung osmotischer wirksamer Substanz durch Photosynthese nicht entscheidend sein kann, obwohl es sich also um einen typischen Reiz- (Auslösungs-) Prozeß handelt. Und bei diesem Reizprozeß kommt es wiederum, wenn auch nicht auf die *energetische Ausnutzung*, so doch auf die *Einschaltung* der Kohlensäureassimilation an; denn beim Fehlen von Kohlensäure in der umgebenden Luft werden die Bewegungen unterdrückt. Bei dieser Einschaltung der Kohlensäureassimilation wird anscheinend die zwangsläufig mit größerem CO<sub>2</sub>-Verbrauch in der Zelle eintretende Erhöhung des p<sub>H</sub>-Wertes wichtig. Daß die intrazelluläre Wasserstoffionenkonzentration weitgehend von der (durch die Intensität von Kohlensäureassimilation und Atmung bestimmten) CO<sub>2</sub>-Konzentration abhängen kann, ist mehrfach festgestellt worden. Für Spaltöffnungsschließzellen liegen unter anderem Angaben über *Rumex acetosa* vor (PEKAREK). Der durch Einführung von Farbindikatoren gemessene p<sub>H</sub>-Wert des Zellsaftes beträgt im Licht 6,2—5,4, im Dunkeln zwischen 5 und 4. Daß diese p<sub>H</sub>-Schwankungen für die Auslösung der Bewegungsreaktionen wichtig sind, ergibt sich aus mehreren Beobachtungen. Die Öffnung der Spalten kann auch erzwungen werden, wenn die CO<sub>2</sub>-Produktion durch Sauerstoffentzug eingeschränkt wird. In Lösungen abgestufter p<sub>H</sub>-Werte beobachtet man in sauren Lösungen eine Schließbewegung, in alkalischen eine Öffnung (SCARTH; SAYRE).

Die geänderte Wasserstoffionenkonzentration führt zunächst zu einer Änderung des Kolloidzustandes; die Hydratationskapazität eines amphoteren Zellsaftkolloides wird bei schwach saurer oder bei alkalischer Reaktion erhöht, diese Aufquellung bedingt eine Turgorerhöhung (vgl. S. 87). Bei stärker saurer Reaktion findet wieder eine Entquellung statt. Diese kolloidalen Umwandlungen sind auch mikroskopisch erkennbar.

Die gleichen p<sub>H</sub>-Änderungen, die zur Aufquellung führen, bedingen sekundär noch einen (die Bewegungsreaktion steigernden) Stärkeabbau. Auch dieser Prozeß läßt sich unabhängig vom Lichteinfluß durch Übertragung in Lösungen ziemlich hoher p<sub>H</sub>-Werte oder durch Übertragung in einen kohlenstofffreien Raum erzwingen. Hierbei handelt es sich nicht um einen direkten Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf die Fermentaktivität; dieser Einfluß ist zu gering. Dagegen ist eine Änderung der Fermentaktivität durch geänderten Kolloidzustand leicht möglich (vgl. S. 86).



## i) Dauerwirkungen des Lichtes auf Zellstreckung und -teilung.

Bei der lichtbedingten Wachstumsbeeinflussung, die zu der schon besprochenen Lichtwachstumsreaktion führt, handelt es sich — einerlei, ob der Lichtreiz nur vorübergehend oder dauernd einwirkt — um eine vorübergehende Reaktion. Das Licht kann aber auch Wachstumsänderungen bedingen, die während der ganzen weiteren Entwicklung der Pflanze erkennbar bleiben, und zwar entweder (nämlich dann, wenn in erster Linie die Zellstreckung beeinflusst wird) an der Größe der ganzen Pflanze bzw. der bestrahlten Organe erkennbar bleiben, oder (wenn auch die Zellteilung und vor allem die Differenzierung beeinflusst werden) an der ganzen Gestaltung der Pflanze. Man bezeichnet diese Dauerwirkungen des Lichtes daher auch treffend als formative Wirkungen. Da es kaum vorkommt, daß die vom Lichtreiz bedingte Wachstumsänderung nur zu einer Größenänderung, aber nicht zu einer Änderung der Proportionen des Organismus führt, so ist dieser Ausdruck durchaus berechtigt. Die formativen Wirkungen können sowohl bei langdauernder als

auch nach sehr kurzer Belichtung eintreten; hinsichtlich der erforderlichen Lichtmengen besteht zu meist kein erheblicher Unterschied gegenüber den Lichtwachstumsreaktionen und den phototropischen Krümmungen.

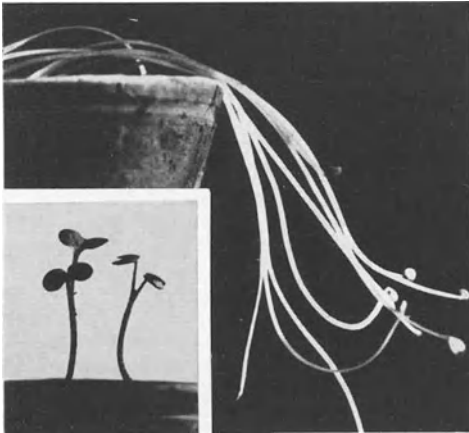


Abb. 186. *Sinapis alba*. Im Gewächshaus bzw. in der Dunkelkammer gewachsen. Die im Dunkeln gewachsenen (etiolierten) Pflanzen zeigen eine starke Überverlängerung der Hypokotyle, dagegen bleiben die Blätter klein und sie entfalten sich nicht, d. h. es tritt keine Epinastie ein. Außerdem erkennt man die mangelnde Festigkeit der etiolierten Pflanzen. Etwa  $\frac{1}{4}$  der natürlichen Größe.

**Etiolimentsverhinderung.** Die auffälligste dieser Lichtreaktionen ist die Verhinderung des Etioliments. Es ist allgemein bekannt, daß höhere und auch viele niedere Pflanzen im Dunkeln ein erheblich andersartiges Wachstum zeigen als im Licht. Bei den Blütenpflanzen beobachtet man im Dunkeln häufig eine starke Verlängerung der Internodien, während die Blätter, jedenfalls bei den Dikotylen, kleiner bleiben als im Licht (Abb. 186). Bei den Monokotylen werden gewöhnlich die Blätter im Dunkeln stark überverlängert, während die Sprosse

nicht oder nur wenig beeinflusst werden. Die etiolimentsverhindernde Wirkung des Lichtes beruht zum großen Teil in einer *Hemmung der Zellstreckung*. Dieser Einfluß des Lichtes auf die Geschwindigkeit der Zellstreckung macht sich häufig schon im tagesperiodischen Wechsel der Wachstumsgeschwindigkeit bemerkbar: Viele Pflanzen strecken sich am Tage langsamer als in der Nacht. Sehr extrem gilt diese Regel beispielsweise für die Dattelpalme, die am Tage (und auch nachts bei künstlicher Beleuchtung) fast gar nicht wächst, während der Nacht (oder bei experimenteller Verdunklung) aber recht schnell (MASON).

Die scheinbar antagonistische Wirkung des Lichtes auf Blätter und Internodien der Dikotylen erklärt sich möglicherweise einfach daraus, daß die Blätter durch die starke Streckung der Internodien indirekt im Wachstum gehemmt werden.

Das Licht bedingt nicht nur die Verhinderung der übermäßigen Zellstreckung, sondern es ermöglicht auch den normalen Ablauf der Differenzierungsprozesse. Die Gewebedifferenzierung erfolgt im Dunkeln im allgemeinen viel unvollständiger als im Licht. Die Sprosse zeigen im Dunkeln oft einen Bau, der an den der Wurzeln erinnert; der normale Bauunterschied zwischen Wurzel und Sproß ist also teilweise auch als lichtbedingt zu betrachten. Selbst das Fehlen der Endodermis in den meisten oberirdischen Sprossen ist nur eine Folge der Einwirkung des Lichtes. Speziell für *Vicia*- und *Pisum*-Sprosse wurde gezeigt, daß sie im Dunkeln ebenso wie die Wurzel eine Endodermis mit CASPARYSchem Streif ausbilden (PRIESTLEY und EWING).

Das Fehlen des Chlorophylls in den häufigeren Fällen des Etiolements hat mit diesem unmittelbar nichts zu tun. Bei den meisten Pflanzen, namentlich den Angiospermen ist ja für die Chlorophyllbildung ebenso wie für die normale Gestaltbildung Licht erforderlich; nur die Karotin- und Xanthophyllfarbstoffe werden (wenn auch in weniger großer Menge) schon im Dunkeln gebildet. Der Chlorophyllmangel darf schon darum nicht als Ursache des Etiolements betrachtet werden, weil viele Pflanzen im Dunkeln zwar etiolieren, aber doch Chlorophyll bilden. Das trifft für Algen, Moose, einige Pteridophyten und für Koniferen zu. Ferner ist zu beachten, daß Chlorophyllbildung und Etiolementsverhinderung nicht in gleicher Weise von der Lichtfarbe abhängig sind (bei der Chlorophyllbildung ist langwelliges Licht stark wirksam, während für die formativen Wirkungen vor allem der Bereich kurzwelligen Lichtes in Frage kommt). Endlich ergrünen ja manche Pflanzen aus verschiedenen im Erbgut oder der Umwelt liegenden Gründen auch im Licht nicht, und diese Pflanzen zeigen dann trotzdem nicht die Etiolementserscheinungen.

Wenngleich bei der Verhinderung des Etiolements noch andere Vorgänge stattfinden müssen, als etwa zur Entstehung der Lichtwachstumsreaktionen, so dürfen wir doch annehmen, daß wieder die gleichen Primärvorgänge ablaufen, wie bei der Einleitung der Lichtwachstumsreaktionen oder der phototropischen Krümmungen. Von zahlreichen Autoren wurde übereinstimmend gefunden, daß die blauviolette Strahlung bei der Verhinderung des Etiolements am wirksamsten ist. Strahlen mit Wellenlängen über 520—530 m $\mu$  sind zumeist ganz wirkungslos; d. h. die Pflanzen etiolieren im gelben und roten Licht (wie auch im Ultrarot) ebenso wie in völliger Dunkelheit (POPP; SHIRLEY; TEODORESCO; FUNKE). Hier-

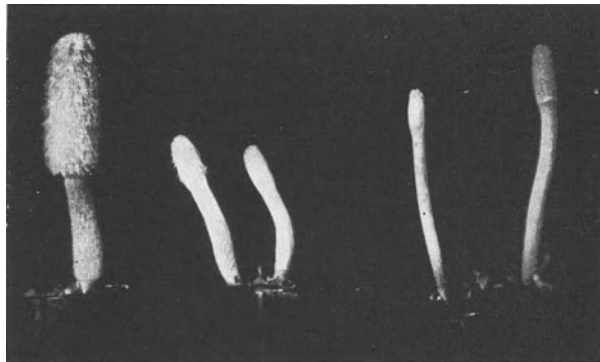


Abb. 187. *Coprinus lagopus*. Formative Wirkung verschiedener Spektralbereiche. Die Kultur erfolgte in blauem (links), blaugrünem (Mitte) bzw. gelbgrünem Licht (rechts). Je langwelliger das Licht ist, um so mehr wirkt es wie Dunkelheit; das kurzwellige Licht (blau) hat also die stärkste formative Wirkung. Nach BORRISS.

nach darf angenommen werden, daß für die Wachstumsbeeinflussung in erster Linie die Strahlungsabsorption im Karotin oder verwandten Farbstoffen wichtig ist. Das trifft auch für das bei mehreren Pilzen (an Frucht-

körpern und Sporangienträgern) beobachtete Etiolelement zu (Abb. 187). Auch bei diesen Objekten wurde eine spektrale Wirkungskurve gefunden, die der für die phototropischen Krümmungen und für die Lichtwachstumsreaktionen bekannten durchaus entspricht.

Dennoch verdient es besondere Beachtung, daß in manchen Fällen Beobachtungen gemacht wurden, die für die Bedeutung einer Strahlungsabsorption im Chlorophyll sprechen. Da diese Sonderfälle vielleicht leichter zu verstehen sind, wollen wir hier auf sie zunächst eingehen. Schon beim Studium der Lichtwachstumsreaktionen und der phototropischen Krümmungen konnten wir auf die gelegentliche Mitwirkung der im Chlorophyll absorbierten Strahlung hinweisen; wir betonten dabei die photodynamische Wirksamkeit des Chlorophylls, die es offenbar bedingt, daß bei der Bestrahlung wachstumsfördernde Stoffe, speziell die photolabile Form des Auxins zerstört werden kann. Die durch einen solchen einfachen photochemischen Prozeß bedingte Wachstumshemmung kann auch bei der Verhinderung des Etiolelements durch Licht beteiligt sein. Allgemein anwendbar ist eine derartige Erklärung aber nicht; denn etiolierte Pflanzen enthalten in der Regel keine größeren Auxinmengen als normale; zumeist sind die normalen sogar auxinreicher, da sie mit Hilfe des Lichtes Auxin neu herstellen. Anders verhält es sich jedoch in sehr jungen Keimpflanzen, die noch einen großen Auxinvorrat aus dem Samen besitzen. Bei solchen Pflanzen erweist sich überraschenderweise das rote Licht als wirksamer bei der Etiolelementsverhinderung als das blaue. Auch blaues Licht zeigt aber eine ansehnliche Wirksamkeit; eine geringere das grüne. Die somit durch Strahlungsabsorption im Chlorophyll bedingte Wachstumshemmung beruht auf einer Zerstörung des im Überschuß vorhandenen Auxins, und zwar findet diese Auxinzerstörung vorwiegend im Blatt statt, in dem sich das Auxin ebenso wie das als Sensibilisator notwendige Chlorophyll in großer Menge vorfindet (wenn auch das Chlorophyll erst infolge der Beleuchtung selber entsteht). Bei dieser Wuchsstoffinaktivierung in jungen Keimpflanzen handelt es sich offenbar um den gleichen Prozeß, der bei einseitiger Beleuchtung des Keimlings oder noch besser durch alleinige Beleuchtung eines der beiden Keimblätter zur Krümmung des Hypokotyls führt (S. 176). Auch bei *Avena-Koleoptilen* ist diese Auxinzerstörung durch Licht im Zusammenhang mit der formativen Wirkung festgestellt worden (KATUNSKIJ). Das Licht kann bei Dikotylen und bei Gramineen schon dann eine sehr ansehnliche Auxinzerstörung und damit eine beträchtliche formative Wirkung ausüben, wenn die Pflanzen ihm nur einige Minuten ausgesetzt sind. In diesen Sonderfällen junger Keimlinge, wo die Lichtwirkung auf einer mit dem Sensibilisator Chlorophyll vollzogenen Auxinzerstörung beruht, bleibt die Wirkung natürlich nicht auf das bestrahlte Organ beschränkt; sie zeigt sich vielmehr in allen Organen, die vom bestrahlten her mit Auxin versorgt werden.

Ganz anders steht es bei den häufigeren Formen der Etiolelementsverhinderung, in denen nur das kurzwellige Licht wirksam ist. Die starke Streckung der Internodien in älteren Pflanzen kann, wie gesagt, nicht aus einem Auxinüberschuß erklärt werden; sie ist ja mit einem unternormalen Auxingehalt verknüpft. Und die andersartige Wirkung des Lichtes bei älteren Pflanzen kommt auch darin zum Ausdruck, daß sich jetzt nur noch in den direkt bestrahlten Zellen eine Wirkung zeigt. Es ist festgestellt worden, daß bei der Beleuchtung einzelner Zonen oder einzelner Organe einer Pflanze nur diese und höchstens noch ihre unmittelbare

Nachbarschaft die formative Beeinflussung zeigen. Und auch schon der Einfluß auf die nächste Nachbarschaft kann auf das im Organ zerstreute Licht zurückgeführt werden. Daß das Blaulicht nicht durch Hormonzerstörung oder Hormoninaktivierung wachstumsbeeinflussend wirkt, erkennen wir auch aus dem Fehlen eines Unterschiedes in der Beeinflussung von Testpflanzen durch den Preßsaft etiolierter oder nichtetiolierter Pflanzen (TRUMPF).

Über die Art der Wirkung des Blaulichtes auf die Zellen wissen wir ebenso wie beim entsprechenden zum Phototropismus führenden Geschehen nichts Genaueres. Es ist aber anzunehmen, daß die Änderung des „Reaktionsvermögens auf Auxin“ (wie sich manche Forscher wieder ausdrücken würden) in beiden Fällen ähnlicher Natur ist, also Produkte photochemischer Karotinumwandlung beteiligt sind. So ist speziell wieder mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die Auslösung typischer (dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgender) Erregungsvorgänge beteiligt ist. Dafür spricht vor allem die Beobachtung, daß Pflanzen, die dem Licht ausgesetzt sind, und infolgedessen oft Erregungsvorgänge zeigen, nicht die gleiche Internodienlänge erreichen wie die weniger intensive Licht ausgesetzten. Dabei ist insofern an einen ursächlichen Zusammenhang zwischen den lichtbedingten Erregungsvorgängen und dem gehemmten Internodienwachstum zu denken, als die gleiche formative Wirkung erreicht werden kann, wenn die Erregungsvorgänge nicht durch intensive Sonnenstrahlung, sondern durch wiederholte mechanische Reizung ausgelöst werden [UMRATH (2); vgl. S. 151].

Die Ähnlichkeit in den Wirkungen mechanischer und photischer Reizung erstreckt sich aber nicht nur auf die gleichartige Beeinflussung des Längenwachstums, sondern gilt weitgehend auch noch für die Differenzierungsprozesse. Wir erwähnten schon früher, daß eine mechanische Reizung (ebenso wie das Licht) die Ausbildung von Festigungsgewebe fördert. Man könnte in beiden Fällen zwischen diesem Einfluß auf die Ausbildung des Festigungsgewebes und überhaupt der Wandverdickungen (auch in den Parenchymzellen) einerseits und auf die Zellstreckung andererseits einen ursächlichen Zusammenhang sehen. Die Geschwindigkeit der Zellstreckung ist ja von der Dehnbarkeit der Membranen abhängig. Übrigens kann auch bei Pilzen durch mechanische Reizung eine ähnliche Etiolementsverhinderung hervorgerufen werden wie durch Licht (BORRIS).

Mit diesen Hinweisen soll aber nicht behauptet werden, daß überhaupt keine Unterschiede in den Reaktionen der Pflanzen auf mechanische und photische Reize bestehen. Solche Unterschiede sind schon darum zu erwarten, weil bereits die durch das Licht bedingten physiologischen *Primärvorgänge* recht mannigfaltiger Natur sind (Auslösung von Erregungsvorgängen, Beeinflussung von Plasmakolloiden, Inaktivierung von Auxinen, Ermöglichung der Kohlensäureassimilation) und zum mindesten einiger dieser primären Wirkungen nicht auch durch mechanische Reize erreicht werden können.

**Teilungsbeeinflussung.** Bei der Wirkung des Lichtes auf Differenzierungsprozesse sind oft nicht nur Beeinflussungen der Zellstreckung, sondern auch Wirkungen auf die Zellteilung im Spiel; dabei handelt es sich zum Teil um Prozesse, die nicht durch Strahlungsabsorption im Karotin eingeleitet werden, die also etwas anderes darstellen als die geläufigeren Fälle der Etiolementsverhinderung. Ein einfaches Beispiel bietet die Wachstumsbeeinflussung des sog. Mesokotyls, also des ersten Internodiums, der Gramineenkeimlinge. Dieses Organ kann im Dunkeln eine Länge von mehreren Zentimetern erreichen, während es dann, wenn auf den ganz jungen (1—2 Tage alten) Keimling Licht einwirkt, nur wenige

Millimeter groß wird oder überhaupt keine makroskopisch erkennbare Länge erreicht (LANGE). Man hat gelegentlich angenommen, es handle sich um eine Reaktion, die durch lichtbedingte Auxinzerstörung in der Koleoptile bedingt wird. Jedoch hat sich einerseits herausgestellt, daß hierbei ganz wesentlich ein Einfluß auf die Zellteilung beteiligt ist, während ja das Auxin in erster Linie ein Hormon der Zellstreckung darstellt; andererseits konnte durch gesonderte Beleuchtung einzelner Zonen des jungen Keimlings ermittelt werden, daß es auf die Bestrahlung des „Mesokotyls“ selber ankommt, und zwar ist vor allem dessen obere Region, in der das Meristem liegt, lichtempfindlich. Schon eine wenigstündige Bestrahlung dieser Zone verhindert für den ganzen weiteren Entwicklungsgang die Zellteilungen. Dabei wurde an die Inaktivierung eines Zellteilungshormons gedacht [AVERY, BURKHOLDER und CREIGHTON (2); INGE und LOOMIS; ARAKI und HAMADA]; es dürfte sich dann aber wieder nicht um eine direkte Wirkung des Lichtes auf das Hormon handeln, sondern um einen durch sensibilisierend wirkende Pigmente vollzogenen Prozeß. Die hierbei wichtigen Pigmente sind nicht mit Karotin identisch; denn auch rotes Licht, selbst langwelliges rotes Licht, hat einen starken Einfluß.

Es ist nicht sicher, ob die absorbierte Strahlung bei dieser Reaktion auf dem Wege über photochemische Prozesse wirksam wird. Auch eine während der kurzen Zeit des empfindlichen Stadiums, also 1 bis höchstens 2 Tage nach dem Beginn der die Keimung einleitenden Quellungsprozesse, einwirkende erhöhte Temperatur verhindert das Auswachsen des ersten Internodiums. Die absorbierte Strahlung muß also zum Teil schon durch ihre Transformation in Wärme einen Einfluß ausüben.

In anderen Fällen wirkt das Licht teilungsfördernd. Das haben schon die älteren Versuche KLEBS an Farnvorkeimen gezeigt. Bei schwachem Licht bilden sich nur lange Schläuche, Teilungen fehlen. Die Zelle kann dabei etwa 100fach so lang werden wie die normale. Wachsen die Vorkeime in höherer Lichtintensität, so beobachtet man das Auftreten von Querwänden in den Schläuchen. Bei noch höherer Intensität erfolgen auch Teilungen parallel zur Längsachse, so daß ein flächenförmiges Gebilde entsteht. Erst bei weiterer Steigerung der Lichtintensität kommt es zur Teilung in der dritten Raumrichtung, dann also erst bildet sich das mehrschichtige Prothallium aus. Nach den KLEBSschen Untersuchungen hemmt blaues Licht die übernormale Streckung; während rotes Licht in dieser Hinsicht wirkungslos ist. Soweit stimmen die Beobachtungen also mit den Erfahrungen über die einfachen Etiolementserscheinungen überein. Es kommt (nach KLEBS) nur noch hinzu, daß blaues Licht zugleich die Teilung fördert. Auch das könnte übrigens für die Blütenpflanzen zutreffen. — Nach neueren Untersuchungen mit engeren Spektralbereichen liegen die Dinge noch etwas komplizierter. Am auffälligsten ist es stets, daß blaues Licht das Längenwachstum hemmt, und zwar ist hierbei der Bereich zwischen etwa 400 und 500  $m\mu$  am wirksamsten, so daß keine Bedenken bestehen, die starke Wirkung dieses kurzwelligen Lichtes ebenso wie bei den Blütenpflanzen auf die durch Strahlungsabsorption im Karotin eingeleiteten Prozesse zurückzuführen. Eine Hemmung des Längenwachstums wird aber ferner (wenn auch erheblich schwächer) durch orangefarbenes Licht (bei etwa 655  $m\mu$ ) erreicht; hier wäre — auch wieder durch die Analogie zu den Erfahrungen an Blütenpflanzen gestützt) an die Wirksamkeit der im Chlorophyll absorbierten Strahlung zu denken. Jedoch wurde noch gefunden, daß auch das kurzwelligste

Ultrarot hemmend wirkt (Abb. 188). Dieser bemerkenswerten Erscheinung sind wir auch schon bei der Betrachtung des Lichteinflusses auf die Samenkeimung begegnet. Auch bei einigen Reizbewegungen, so bei den lichtbedingten Bewegungen von *Mimosa*-Blättern ist eine starke Wirkung dieses Gebietes an der Grenze von Rot und Ultrarot ermittelt worden (BURHOLDER und PRATT); es scheint also, daß hier die Absorption in einer weitverbreiteten Substanz wichtig ist.

Es ist natürlich nicht unbedingt notwendig, für die zwischen den genannten hemmenden Bezirken liegenden fördernden auch wieder elektiv absorbierende Substanzen anzunehmen. Vielmehr könnte der ganze Bereich von etwa 1000—350 m $\mu$  einen wachstumsfördernden Einfluß ausüben, und diese Förderung wird eben nur dort, wo die genannten Substanzen absorbieren, von der Hemmung unterdrückt. Diese Frage bedarf noch einer sorgfältigen Untersuchung mit engeren Spektralbereichen.

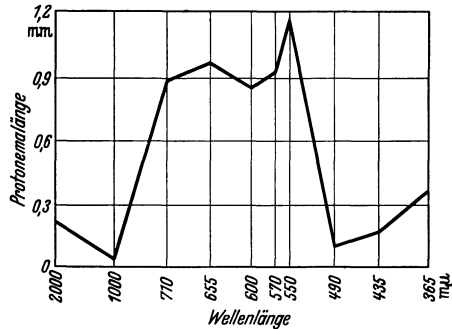


Abb. 188. Protonemawachstum von *Pteridium aquilinum* unter dem Einfluß von Strahlen verschiedener Wellenlängen. Angegeben sind die nach stätiger Kultur gemessenen Durchschnittslängen. Nach ORTH.

**Organbildung, Sexualität.** Noch schwieriger ist das Eindringen in die komplizierten Vorgänge der Lichtwirkung auf die Organbildung. Allgemeine Gesichtspunkte lassen sich hier vorläufig nicht herausarbeiten, so daß wir uns mit der Zusammenstellung einiger Tatsachen begnügen müssen. — Schon der Hinweis auf die Farnprothallien zeigte, daß für die normale Entwicklung des Archegoniatengametophyten das Licht noch viel notwendiger ist als für die Entwicklung der Blütenpflanze (bei der die formativen Wirkungen also nicht ganz so tiefgreifend sind). Das wird besonders deutlich, wenn man nicht nur die ersten Teilungen, sondern auch den weiteren Entwicklungsgang verfolgt. Beim Thallus von *Marchantia* zeigt sich beispielsweise, daß die Ausbildung der Luftkammern in der Dunkelheit unterbleibt. Im roten Licht (das ja vom Thallus infolge dessen Chlorophyllgehalts am stärksten absorbiert wird) konnte ein normaler Ablauf der Differenzierungsprozesse beobachtet werden, während die Luftkammern im blauen Licht zwar angelegt werden, die Ausbildung der Assimilationszellen aber unterbleibt. Am meisten wie Dunkelheit wirkt das (am wenigsten absorbierte) grüne Licht (FÖRSTER). Ebenso unterscheiden sich auch die einzelnen Spektralbereiche bei der Lichtwirkung auf die Ausbildung beblätterter Pflanzen an Laubmoosprotonemen (PRINGSHEIM). — Bei Hefe hemmt blaues Licht die Zellteilung, während längerwelliges fördert. Dagegen ist für die Sporenbildung der Pilze blaues Licht oft sehr vorteilhaft oder sogar unerlässlich (RABINOWITZ und SORENI). Bei vielen Pilzen ist das kurzwellige Licht vor allem für die Anlage der Fruchtkörper notwendig. So gibt beispielsweise die nebenstehende Tabelle die Häufigkeit der Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus* in verschiedenen Spektralbereichen an (STOLL).

<i>Ascophanus</i> , Fruchtkörperbildung im Licht.	
Spektralbereich m $\mu$	Anzahl der Fruchtkörper auf gleichen Mycelmengen
630—Rotende	26
500—550	189
490—540	5731
430—480	5667

Auch für diese Lichtreizwirkung genügen recht kurze Expositionszeiten, z. B. konnten bei *Pyronema confluens* ausreifende Fruchtkörper bereits durch 2stündige Belichtung (500 Lux) erzielt werden (KERL).

Ferner zeigt sich wieder das Vorhandensein einer besonders sensiblen Periode; nur wenige Tage bleibt die maximale Sensibilität erhalten. Durch die Belichtung entsteht hier in den Hyphen ein rosa Pigment, also wohl ein Karotinoid. Das ist insofern bemerkenswert, als auch bei Mucorineen eine Beziehung zwischen Karotinhäufung und Ausbildung der Sexualorgane festgestellt wurde. — Am weitesten ist die Analyse in dieser Hinsicht kürzlich bei den Gameten von *Chlamydomonas eugametos* gelungen. Im Licht bilden sich allem Anschein nach Karotinoide, und zwar nacheinander Crocin, cis-Crocetin und trans-Crocetin. Crocin bedingt Bildung und Beweglichwerden der Geißeln (bereits ein Molekül je Zelle genügt); cis- und trans-Crocetin wirken je nach dem Mischungsverhältnis (3:1 bzw. 1:3) als ♀- bzw. ♂-Kopulationsstoff (MOEWUS).

Bei höheren Pflanzen sind es namentlich die Blüten, deren Anlage und Ausbildung zumeist an die Gegenwart von Licht gebunden ist. In einigen Sonderfällen sind aber auch recht erhebliche Umgestaltungen vegetativer Organe beobachtet worden. So kann etwa darauf hingewiesen werden, daß die Flachheit von Opuntiensprossen eine Lichtreizwirkung darstellen kann; im Dunkeln beobachtet man nämlich eine Rückkehr zu der ursprünglicheren radiären Form. Auch die rundliche Form der ersten von einer *Campanula rotundifolia* angelegten Blätter erklärt sich aus der dann zumeist herrschenden geringen Lichtintensität; die später angelegten Blätter können ebenfalls rundlich werden, wenn die Lichtintensität experimentell vermindert wird.

**Induktion der Polarität.** Endlich sind noch die Einflüsse auf die Polarität zu erwähnen. In den *Fucaceen*-Eiern wird die Polarität vor allem durch das Licht determiniert, indem nämlich die erste Zellwand so angelegt wird, daß das Rhizoid auf der lichtabgewandten Seite entsteht (im Dunkeln macht sich die Wirkung anderer Faktoren geltend). Die maximale Empfindlichkeit wird 8 Stunden nach der Befruchtung erreicht, 8 Stunden später ist sie ganz abgeklungen (KNAPP; WHITAKER und LOWRANCE). Auch hier sind wieder nur Strahlen unter etwa 520  $\mu$  (also die in gelben Pigmenten absorbierbaren) wirksam (MOSEBACH).

Auch bei keimenden *Equisetum*-Sporen bedingt das Licht die Polarität; die erste erkennbare Lichtwirkung besteht hier in einer Chromatophorenanhäufung auf der Lichtseite, dadurch scheint dann sekundär die Orientierung der Kernspindel determiniert zu werden (NIENBURG). Während sich die Kernspindel bei *Fucus* und *Equisetum* parallel zur Lichtrichtung stellt, wird sie bei *Eremosphaera viridis* auffälligerweise senkrecht dazu angelegt (WAKEMANN-BONNE).

Bei den Gametophyten von Farnen und Lebermoosen hat das Licht einen hervorragenden Einfluß auf die Bestimmung der Dorsiventralität. Zur Untersuchung sind die Brutkörper der Marchantiaceen (*Marchantia*, *Lunularia*) besonders geeignet. Für die Induktion der Dorsiventralität genügen selbst von Intensitäten, die wesentlich geringer sind als die des Sonnenlichtes, wenige Stunden. Die dem Licht zugewandte Seite wird naturgemäß zur morphologischen Oberseite. Auch hier sind neben dem Licht noch andere Faktoren, wie namentlich die Schwerkraft und das Substrat wirksam, jedoch ist deren Einfluß so gering, daß er erst bei Versuchen ohne einseitig einfallendes Licht erkennbar wird (FITTING).

In den Assimilationsorganen der Blütenpflanzen ist die Dorsiventralität zumeist bereits erblich determiniert; seltener wird sie durch die Schwerkraft oder durch Licht bestimmt. In diesen Fällen, in denen die Dorsiventralität durch Licht bestimmt wird, ist sie auffälligerweise (im Gegensatz

zum *Marchantia*-Thallus) nicht stabil, sondern labil. Die assimilierenden Wurzeln mancher epiphytischer Orchideen (*Taeniophyllum*, *Phalaenopsis*), die Cladonien von *Phyllocactus grandis* sowie die Blätter von *Podocarpus imbricata* können hier als Beispiele genannt werden. Auch bei manchen *Iris*-Arten ist die Dorsiventralität der Blätter aitiogen, jedoch in erster Linie durch die Schwerkraft bestimmt (IMAMURA).

#### k) Lichtwirkung und Tagesrhythmik.

**Sensibilitätswechsel.** Obwohl wir uns nur mit einigen der zahlreichen Lichtreizwirkungen auf die Pflanze beschäftigen konnten, ist uns doch eine überaus große Mannigfaltigkeit entgegengetreten, die nicht nur in quantitativen, sondern auch in qualitativen Unterschieden der Reaktionen deutlich wurde. Eine Ursache der qualitativen Reaktionsverschiedenheiten lernten wir in dem Vorhandensein mehrerer absorbierender Substanzen kennen, die nach einer Strahlungsabsorption spezifische Prozesse einleiten, so daß beispielsweise (wie bei der Beeinflussung der Samenkeimung) die im Karotin absorbierten Strahlen Prozesse einleiten können, die den durch Absorption im Chlorophyll bedingten physiologisch entgegengesetzt sind. Ferner kann aber auch durch Absorption in ein und derselben Substanz je nach dem sonstigen physiologischen Zustand der Pflanze ein von Fall zu Fall verschiedener Prozeß bedingt werden. Das gilt nicht nur beim Vergleich verschiedener Pflanzenarten, sondern auch schon für ein und dasselbe Individuum, dessen „Stimmung“ durch innere und äußere Faktoren modifizierbar ist. Beispiele für einen aus inneren Ursachen, also endogen bedingten Stimmungswechsel lernten wir kennen: Gramineen-Mesokotyle, *Fucus*-Eier und fruchtkörperbildende Pilzmycelien durchschreiten im Verlaufe ihrer Entwicklung eine sensible Periode. Das Wechseln von Perioden verschiedener Aktivität kann aber auch *mehrfach* im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung erfolgen, und zwar namentlich im Zusammenhang mit dem früher besprochenen ungefähr jahres- oder tagesperiodisch ablaufenden allgemeinen physiologischen Aktivitätswechsel. Es leuchtet ein, daß diesem jahres- und tagesperiodischen Wechsel von Ruhe und Aktivität zum mindesten auch ein quantitativer Wechsel der Lichtempfindlichkeit entspricht. Der jahresrhythmische Aktivitätswechsel führt begreiflicherweise in erster Linie zu einem solchen quantitativen Wechsel: während der Winterruhe reagiert die Pflanze auf Lichtreize ebensowenig wie auf andere Reize. Dagegen ist der tagesperiodische Wechsel des inneren Zustandes auch mit *qualitativen* Änderungen der Reaktionsweise auf Lichtreize verknüpft. Manche Pflanzen reagieren während der einen (also etwa 12 Stunden dauernden) Phase ihrer endogenen Rhythmik (sie sei Morgenphase genannt) ganz anders auf Lichtreize als während der anderen (auch etwa 12 Stunden dauernden) Phase (die als Abendphase bezeichnet sei). Dieser Wechsel der Reaktionsweise hat sich in neuester Zeit zum Verständnis des Entwicklungsganges der Pflanze als überaus wichtig erwiesen. Das hätte schon aus Untersuchungen über die endogene Tagesrhythmik, die uns namentlich durch das Studium von tagesperiodischen Bewegungsvorgängen bekannt ist, vorausgesehen werden können. Tatsächlich aber wurde die physiologische Bedeutung des endogenen tagesperiodischen Stimmungswechsels erst durch das Studium der Entwicklungsprozesse selber (namentlich an landwirtschaftlich oder gärtnerisch wichtigen Pflanzen), nämlich durch das Studium der sog. photoperiodischen Reaktionen deutlich.



**Tagesperiodische Bewegung.** Bevor wir auf die photoperiodischen Reaktionen eingehen, beschäftigen wir uns noch mit den tagesperiodischen Bewegungsvorgängen, den sog. Schlafbewegungen; denn hierbei können wir die Gesetze des Zusammenspiels von endogener Rhythmik und tagesperiodischen Licht-Dunkelwechsel gut kennenlernen. Es bedurfte vieler experimenteller Untersuchungen und Diskussionen, bis die entscheidende Bedeutung der endogenen Tagesrhythmik bei der Entstehung der tagesperiodischen Bewegungen überhaupt klar erkannt und sicher gestellt wurde [vgl. BÜNNING (1)]. Die Schwierigkeit besteht vor allem darin, daß der Verlauf der endogenen Rhythmik namentlich hinsichtlich der tageszeitlichen Lage seiner einzelnen Phasen sehr von den äußeren Faktoren, besonders vom Licht, aber auch von der Temperatur, abhängig ist. Man kann daher bei den Bewegungen zunächst den Eindruck gewinnen, es mit aitiogenen (durch den Wechsel äußerer Faktoren bedingten) Reaktionen zu tun zu haben.

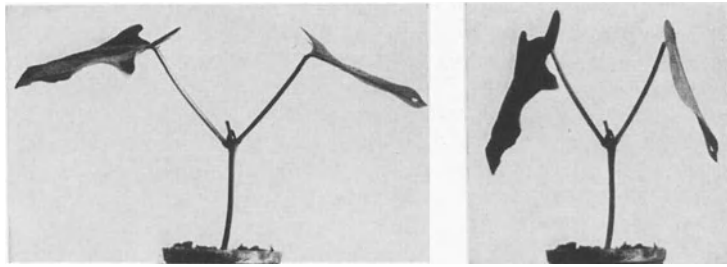


Abb. 189. *Phaseolus multiflorus* in Tagstellung (links) und Nachtstellung (rechts). In der Nacht erfolgt eine Senkung der Blattspreiten, aber zugleich eine Hebung der Blattstiele.

Bei den Schlafbewegungen (PFEFFER; STOPPEL; KNIEP; KLEINHOONTE) handelt es sich ja um tagesperiodische Bewegungen von Blüten- oder Laubblättern (Abb. 189, 190). Die Blütenblattbewegungen führen

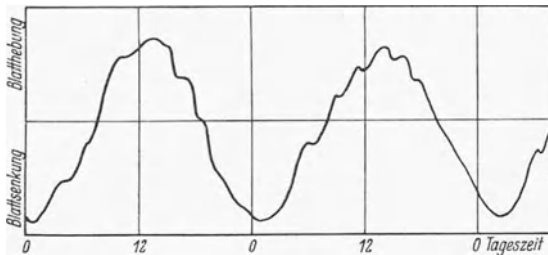


Abb. 190. Normale tagesperiodische Bewegung eines Primärblattes von *Phaseolus multiflorus*.

zum Öffnen und Schließen der Blüten, die Bewegungsrichtung ist also durch die Längsachse des Organs determiniert. Dagegen wird die Bewegungsrichtung bei den Laubblättern nicht durch eine lediglich aus inneren Bedingungen entstandene Dorsiventralität bestimmt, sondern durch das Schwerfeld der Erde. Diese schwerkraftbedingte Dorsiventralität ist — nebenher bemerkt — bei einigen Pflanzen stabil, bei anderen labil. Bei jenen (den „autonyktitropischen“, z. B. *Acacia* und *Biophytum*) verlaufen die Bewegungen also nach einer Inverstellung der Pflanze in bezug auf diese in der alten Richtung, beim anderen Typ, den „geonyktitropischen“ Pflanzen, verlaufen die Bewegungen nach der Inverstellung der Pflanze hingegen bezüglich des Schwerfeldes der Erde in der alten Richtung.

Sowohl bei den Laub- als auch bei den Blütenblättern zeigen die Bewegungen eine deutliche Beziehung zum Licht-Dunkelwechsel; jedoch

ist diese Beziehung nicht so eng, daß eine völlige Parallelität zwischen dem jeweiligen Gang der Bewegung und der Änderung der Beleuchtungsverhältnisse bestehen muß.

Vielmehr kann die eine Phase der Bewegung, sagen wir etwa die Hebung des Laubblattes oder die Bewegung des Blütenblattes zum Blüteninnern, je nach der Spezies eine ganz verschiedene lange Zeit nach dem Übergang vom Licht zur Dunkelheit einsetzen; sie kann aber bei anderen Arten auch schon vor diesem Beleuchtungswechsel beginnen. Diese Verschiedenheiten der Reaktionsweise kommen z. B. darin zum Ausdruck, daß die Blüten verschiedener Pflanzen zu ganz verschiedenen Tageszeiten geöffnet sind (Abb. 191).

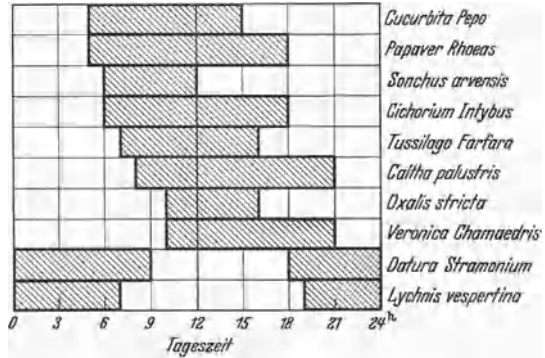


Abb. 191. Öffnungsperiode der Blüten einiger Pflanzen. Die Zeiten, während der die Blüten geöffnet sind, wurden schraffiert gezeichnet.

Da die Bewegungen eine deutliche Beziehung zur Rhythmik äußerer Faktoren, namentlich zum Licht- und Temperaturwechsel zeigen, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß diese Faktoren normalerweise den tageszeitlichen Gang der Bewegung bestimmen.

Das ergibt sich besonders deutlich aus der Möglichkeit einer zeitlichen Verschiebung der Bewegungsphasen durch eine Veränderung der zeitlichen Lage von Dunkel- und Hellperioden. Es ist z. B. nicht schwierig, durch Verdunklung am Tage und Beleuchtung in der Nacht die Blattsenkung am Tage, die Hebung in der Nacht zu erreichen (Abb. 192). Auch folgen die Bewegungen nicht nur dem normalen, etwa 12:12stündigen Wechsel von Licht und Dunkelheit, sondern ebenfalls einem langsameren, z. B. dem 18:18stündigen, und einem schnelleren, etwa dem 8:8stündigen (Abb. 193). Manche Pflanzen (z. B. *Albizzia*)

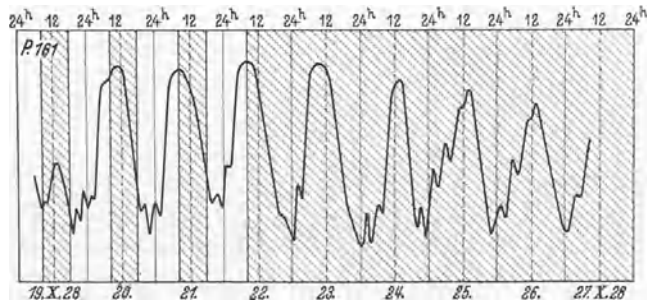


Abb. 192. *Canavalia ensiformis* unter dem Einfluß eines inversen Beleuchtungswechsels, also am Tage verdunkelt, in der Nacht künstlich beleuchtet. Die Blattbewegungen verlaufen so, wie es dem geänderten Beleuchtungswechsel entspricht. (Infolge der Hebelübertragung beim Registrieren entspricht einer Blatthebung eine Kurvensenkung). Am 22. 10. wurde konstante Dunkelheit gegeben; die Pflanze setzt die zeitlich verschobene Bewegung fort. Nach KLEINHOONTE.

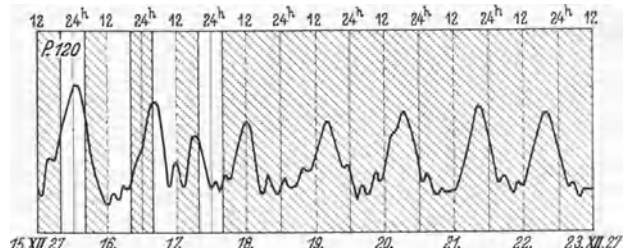


Abb. 193. *Canavalia ensiformis*. Bei 8:8stündigem Licht-Dunkelwechsel werden Bewegungen ausgeführt, die mit diesem Wechsel synchron verlaufen. Jedoch beginnt die Hebung nicht — wie normalerweise — schon in der Dunkelperiode, sondern erst zu Anfang der Lichtperiode. Die Senkungs- (und auch die Hebungs-) Maxima werden also (relativ zum Licht-Dunkelwechsel) erst spät erreicht. Nachher sieht man in konstanter Dunkelheit das Auftreten der Tagesperiode. Nach KLEINHOONTE.

ebenfalls einem langsameren, z. B. dem 18:18stündigen, und einem schnelleren, etwa dem 8:8stündigen (Abb. 193). Manche Pflanzen (z. B. *Albizzia*)

folgen sogar noch sehr schön einem 3:3stündigen Licht-Dunkelwechsel (Abb. 194); schließlich aber tritt jedenfalls bei vielen Arten (zu denen

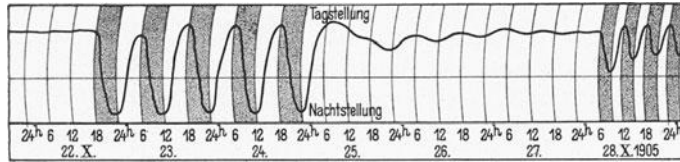


Abb. 194. Die Blattbewegungen von *Abizzia lophanta* folgen sowohl einem 6:6stündigen, als auch einem 3:3stündigen Beleuchtungswechsel. Während der anderen Zeiten wurde kontinuierlich beleuchtet. Die 24-Stunden-Autonomie ist also bei dieser Pflanze wenig ausgeprägt. Nach PFEFFER.

namentlich die am besten untersuchten, nämlich *Phaseolus* und *Canavalia*) gehören, sowohl bei zu schnellem als auch bei zu langsamem Licht-

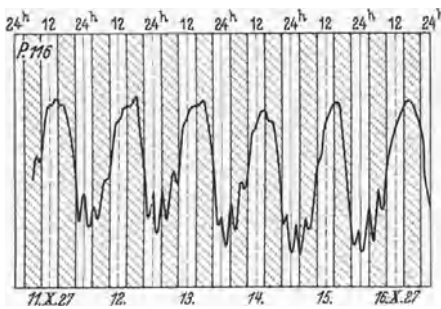


Abb. 195. *Canavalia ensiformis*. Bei 6:6stündigem Licht-Dunkelwechsel bleiben die Bewegungen tagesperiodisch; die 24-Stunden-Autonomie ist also stark ausgeprägt. Nach KLEINHOONTE.

treten diese Wendepunkte bei verkürzter Außenrhythmik etwas mehr gegen Ende der betreffenden Perioden ein; die Pflanze erstrebt dann also

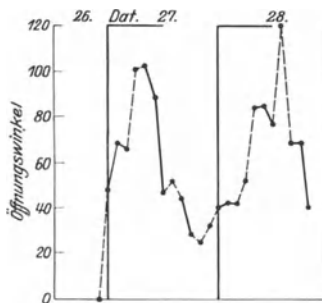


Abb. 196. Öffnungs- und Schließbewegung der Blüten von *Calendula arvensis* bei einem 4:4stündigen Beleuchtungswechsel. Auf der Abszisse sind die Zeiten, auf der Ordinate die Öffnungswinkel der Blütenblätter angegeben. Die Vertikallinien bedeuten Mitternacht. Gebrochene Kurve: Bewegung während der Lichtperioden. Ausgezogene Kurve: Bewegung während der Dunkelperioden. Die Temperatur ist konstant. Nach STOPPEL.

Es ist nicht unbedingt erforderlich, daß die regulierenden Außenfaktoren mehrere Tage hindurch einwirken. Bereits ein einmaliger Licht-

Dunkelwechsel eine Grenze auf: Die Blätter zeigen dann zwar oft noch eine gewisse Beeinflussung durch die Außenrhythmik, jedoch tritt gleichzeitig trotz der abweichenden Außenrhythmik eine deutliche Tagesperiode zum Vorschein (Abb. 195, 196). Aber auch eine nur geringe Abweichung von der 12:12stündigen Außenrhythmik bedingt schon, daß die Schlafbewegungen nicht mehr ganz normal verlaufen; während die Tagstellung normalerweise etwa in die Mitte der Nacht (der Dunkelperiode), die Tagstellung in die Mitte des Tages (der Hellperiode) fällt,

so tritt die Tagstellung schon gegen Anfang der Lichtperiode, die Nachtstellung gegen Anfang der Dunkelperiode auf; die Pflanze erstrebt also auch hier wieder den tagesperiodischen Gang. Das kann (in diesem zweitgenannten Fall) so weit gehen, daß bei einem zu langsamen Wechsel von Hell und Dunkel die Tagstellung schon in der vorhergehenden Dunkelperiode, die Nachtstellung in der vorhergehenden Lichtperiode erreicht wird. Es besteht also ein Bestreben zu tagesperiodischen Reaktionen (eben zufolge der endogenen Tagesrhythmik), das durch den Lichtdunkelwechsel nur hinsichtlich der Tageszeit der Wendepunkte reguliert wird. Für diese Regulierung genügt auch schon eine Beleuchtungsdauer von 1 Minute je Tag.

oder Dunkelreiz vermag den zeitlichen Verlauf der endogenen Rhythmik so zu beeinflussen, daß die Lage der Bewegungswendepunkte für die nächsten Tage mit determiniert wird. Das ist an Laub- und Blütenblättern feststellbar. Bei den im Dunkeln aufgewachsenen *Phaseolus*-Keimpflanzen kann ein einmaliger, etwa 1 Stunde dauernder Lichtreiz (Lampenlicht geringer Intensität) den weiteren Gang der Bewegungen determinieren, und bei den Blüten von *Calendula* bestimmt die Tageszeit des Überganges von Licht zu Dunkelheit während eines sensiblen Knospens Stadiums die (mit jener übereinstimmende) Tageszeit der maximalen Öffnung der Blüten während der späteren Tage.

Die ganze Form der Schlafbewegungskurve ist demnach bereits endogen festgelegt. Das trifft aber nicht für alle Pflanzen in gleichem Maße zu. Bei einigen Arten tritt der Einfluß der endogenen Rhythmik stark zurück oder dieser Einfluß kann sogar ganz fehlen. Die endogene Natur der Bewegungsweise kommt auch in den sog. Nachschwingungen zum Ausdruck, die man beobachtet, wenn die Pflanzen dem Licht-Dunkelwechsel entzogen und in konstante Außenbedingungen übertragen werden. Diese Nachschwingungen erfolgen unabhängig von der Geschwindigkeit des vorhergehenden Licht-Dunkelwechsels immer ungefähr im tagesperiodischen Rhythmus (Abb. 192, 193).

Entsprechende Untersuchungen wurden mit Temperaturreizen durchgeführt. Diese Versuche brauchen uns an dieser Stelle nicht näher zu interessieren. Gesagt sei nur, daß die Phasen der endogenen Rhythmik auch durch einen Wechsel hoher und niedriger Temperatur tageszeitlich fixiert werden können, daß aber der Temperatureinfluß geringer ist als der Lichteinfluß. — Gelegentlich wurde angenommen, daß auch elektrische Faktoren, namentlich der Ionisationsgrad der Luft, einen Einfluß auf die Bewegungen haben; jedoch besteht für diese Annahme keine Notwendigkeit.

Die endogene Natur der Rhythmik tritt natürlich am reinsten in Erscheinung, wenn sich die Pflanze von der Keimung an unter konstanten Außenbedingungen, also etwa bei konstanter Temperatur in der Dunkelkammer befindet. Bei völliger Vermeidung aller äußeren Reize, gegen die die etiolierten Pflanzen besonders empfindlich sind, zeigt sich dann nicht einmal mehr ein synchroner Verlauf der Bewegungen benachbart stehender Pflanzen.

Die Mechanik der Bewegungen braucht uns im Zusammenhang mit den hier zu erörternden Problemen nicht näher zu beschäftigen. Es kann sich sowohl um Turgor- als auch um Wachstumsbewegungen handeln. Bei jenen bestehen Schwankungen der Og-Werte (Abb. 197), die aber wohl als Osmoregulationen bei den Volumenschwankungen zu betrachten sind; denn die On-Werte bleiben konstant (MOSEBACH). Als Bewegungsursache scheinen Schwankungen der Wasserpermeabilität, die die Wasserzufuhr regulieren (S. 90), wichtiger zu sein.

Der Zusammenhang zwischen den elementaren Zellvorgängen der endogenen Rhythmik und den Bewegungen ist teilweise bekannt. Wichtig ist nämlich der endogene Wechsel der Azidität, bedingt durch einen Wechsel in der Intensität und Art des Kohlehydratabbaus, wodurch der Gehalt der Zellen an Kohlensäure und organischen Säuren modifiziert wird. Diese Vorgänge verlaufen zwar in der ganzen Pflanze, also auch auf Ober- und Unterseite eines Blattes gleichsinnig, aber die beiden Seiten reagieren auf den Aziditätswechsel unterschiedlich. Wachstumsbewegungen können z. B. dadurch entstehen, daß das  $p_H$ -Optimum für das Oberseitenwachstum tiefer liegt als das für das Unterseitenwachstum.

Betrachten wir die bei völliger Konstanz der Außenbedingungen registrierten Schlafbewegungskurven genauer, so fällt uns das Vorhandensein erheblicher individueller Unterschiede auf. Sowohl die durchschnittliche Dauer einer vollen Periode (die also nicht genau 24 Stunden zu betragen braucht), als auch das Zeitdauer Verhältnis von Blatthebungs- und Blattsenkungsphase unterscheiden sich bei den einzelnen Arten und auch bei den einzelnen Individuen. Auch wenn es sich um Individuen ein und derselben Art handelt, haben wir es dabei nicht nur mit Modifikationen, sondern zum großen Teil mit erblichen Verschiedenheiten zu tun.

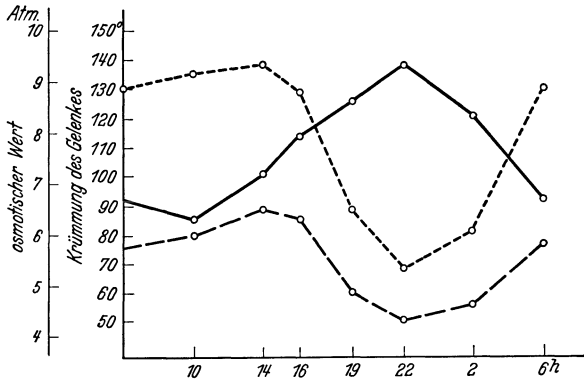


Abb. 197. *Phaseolus multiflorus*. Beziehung zwischen tagesperiodischer Bewegung und Veränderung der Zellsaftkonzentration in den Gelenken. Kurz gestrichelt: Winkelgröße Blattstiel/Blattfläche. Ausgezogen: Osmotische Werte bei Grenzplasmolyse der Oberseite. Lang gestrichelt: Osmotische Werte bei Grenzplasmolyse der Unterseite. Abszisse: Tageszeit. Ordinaten: Osmotische Werte bei Grenzplasmolyse in Atm. bzw. Krümmung des Gelenkes in Winkelgraden. Hebungsmaximum des Blattes gegen Mittag, Senkungsmaximum gegen Mitternacht. Während der Hebung nehmen die Og-Werte der Unterseite, während der Senkung die der Oberseite zu. Nach ZIMMERMANN.

So sind uns durch das Studium der Schlafbewegungen die Eigentümlichkeiten der endogenen Rhythmik und ihres Zusammenwirkens mit äußeren Faktoren sowie ihre Modifizierbarkeit durch diese recht gut bekannt geworden. Andere physiologische Prozesse, an denen die endogene Rhythmik beteiligt ist (tagesperiodische Schwankungen des Wachstums, der

Spaltöffnungsbewegungen, der Permeabilität, Kernteilung usw.) haben wenig zu dieser Kenntnis beigetragen.

Wir haben gesehen, daß eine normale Schlafbewegung — mit einem Hebungsmaximum in der Mitte der Lichtperiode und einem Senkungsmaximum in der Mitte der Dunkelperiode — nur bei einem normalen Lichtdunkelwechsel zustande kommt. Andernfalls kann es zwangsläufig eintreten, daß die Pflanze zu einer Zeit Licht erhält, wo sie dem Zustand ihrer inneren Rhythmik gemäß eigentlich in Dunkelheit gehört und daß sie verdunkelt ist, wenn sie sich in dem dem Tage entsprechenden inneren Zustand befindet. Den abnormen Verlauf der Schlafbewegungen mag man noch für ziemlich gleichgültig ansehen, weil diesen Bewegungen zum mindesten keine sehr hervorragende Aufgabe zufällt. Für den ganzen Entwicklungsgang der Pflanze aber ist es von tief einschneidender Bedeutung, ob die Pflanze in der Nacht- oder Tagphase der endogenen Rhythmik Licht empfängt. Daraus erklären sich die sog. photoperiodischen Reaktionen.

**Photoperiodismus** (GARNER und ALLARD). Diese photoperiodischen Reaktionen lassen sich leicht beobachten, wenn Pflanzen einer Art bei unterschiedlicher täglicher Beleuchtungsdauer gezogen werden. Die meisten Pflanzen entwickeln sich ganz verschiedenartig, je nachdem, ob ihnen täglich (beispielsweise) 8, 10, 12, 14 oder 16 Stunden Licht geboten wird. Dabei ist es nicht entscheidend, daß (wie man meinen könnte) die Assimilationsdauer im kurzen Tag geringer ist als im langen. Es kommt nämlich für die Entstehung der photoperiodischen Reaktionen nur auf sehr geringe Lichtintensitäten an, die assimilatorisch bedeutungslos sind. Sogar wenn das die Tagesdauer verlängernde Licht vom Mond gespendet wird, genügt es zur Hervorrufung deutlicher photoperiodischer Reaktionen. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß viele Pflanzen selbst

ein zusätzliches, also die Tagesdauer verlängerndes, *intensives* Licht nicht mehr assimilatorisch auszunützen vermögen. Auch in kontinuierlichem Licht ist die Gesamtassimilation oft kaum größer als etwa beim 12:12stündigen Lichtdunkelwechsel. Ferner kommt schon im Tages-

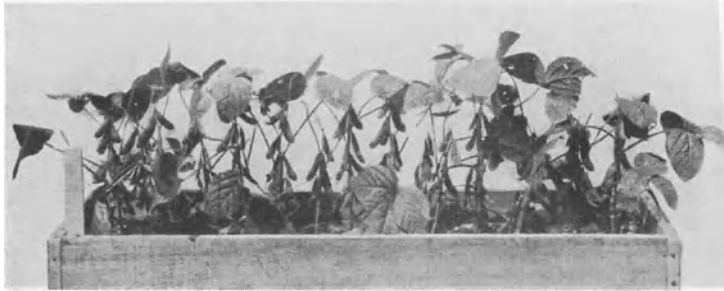


Abb. 198. Sojabohne „Peking“, bei 7stündiger Tagesdauer gewachsen. Starke reproduktive Entwicklung, da es sich um eine Kurztagpflanze handelt. Nach GARNER und ALLARD.

verlauf der Photosynthese bei den meisten Pflanzen zum Ausdruck, daß die Pflanze nach einer mehrstündigen Assimilationsdauer aus inneren Gründen eine Ruheperiode erstrebt.

Die auffälligste photoperiodische Reaktion besteht in der *Beeinflussung der reproduktiven und vegetativen Entwicklung*. Bei einigen Pflanzen, den



Abb. 199. Wie Abb. 198, aber bei normaler Tageslänge (etwa 15 Stunden) gewachsen. Starke vegetative Entwicklung. Nach GARNER und ALLARD.

sog. Kurztagpflanzen, wird die reproduktive Entwicklung, also vor allem die Blütenbildung, durch eine Verkürzung der täglichen Beleuchtungsdauer beschleunigt. Bei anderen, den Langtagpflanzen, wird die Blütenbildung durch eine Verlängerung der täglichen Beleuchtungsdauer beschleunigt (Abb. 198—201). Ob es völlig „tagneutrale“ Pflanzen gibt, erscheint zweifelhaft. Die Empfindlichkeit der Pflanzen für die Tagesdauer kann

so groß sein, daß Kurztagpflanzen bei täglichen Beleuchtungsperioden über 12—14 Stunden und Langtagpflanzen bei täglichen Beleuchtungsperioden unter 12—14 Stunden überhaupt nicht zum Blühen kommen,

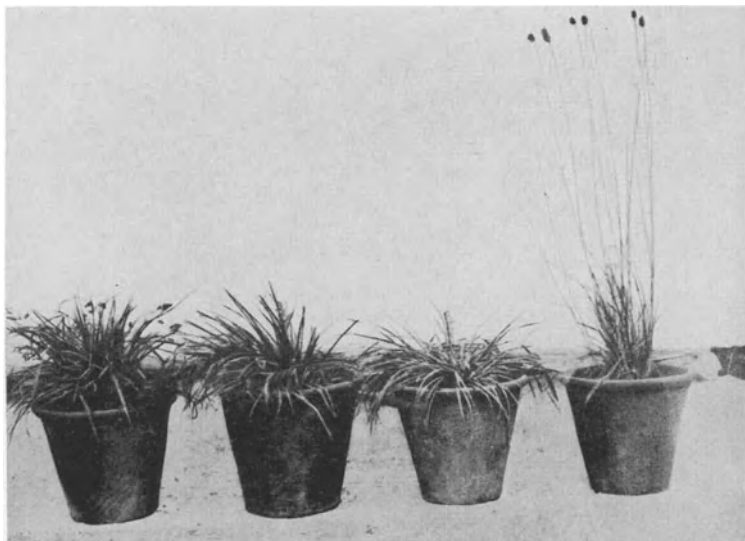


Abb. 200. *Dactylis glomerata* bei 12-, 9-, 6stündiger und bei normaler (etwa 17stündiger) täglicher Beleuchtung. Langtagpflanze. Nach TINKER.

sondern sich dann sehr üppig vegetativ entwickeln. Beispielsweise konnten einige *Sedum*-Arten 9 Jahre lang am Blühen verhindert werden, weil die tägliche Beleuchtungsdauer 12 oder weniger als 12 Stunden betrug.

Wurde nach dieser Zeit zu längeren Beleuchtungsperioden übergegangen, so begann die Blütenbildung.

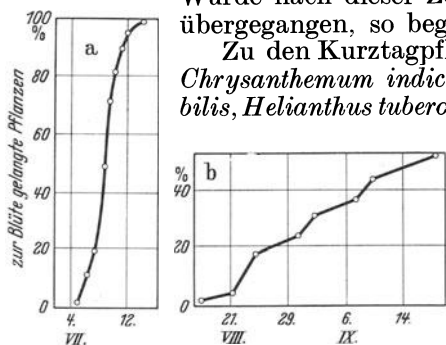


Abb. 201 a und b. *Sinapis alba*; Langtagpflanze. Werden die Pflanzen im normalen Langtag gezogen (a), so sind sie schon Mitte Juli (Aussaat am 18. Mai) alle zur Blüte gelangt; wird dagegen täglich nur 9 Stunden Licht geboten (b), so ist selbst Mitte September erst die Hälfte aller Pflanzen zur Blüte gelangt. Die Abszissen geben die Monate und Tage an, die Ordinaten die zu diesen Zeiten gefundenen Prozentsätze von Pflanzen, die die erste Blüte fertig entwickelt hatten. Nach HARDER und STÖRMER.

Zu den Kurztagpflanzen gehören u. a. *Cannabis sativa*, *Chrysanthemum indicum*, *Cosmos bipinnatus*, *Dahlia variabilis*, *Helianthus tuberosus*, *Phaseolus multiflorus*, *Soja hispida* und *Solanum tuberosum*.

Zu den Langtagpflanzen gehören *Allium cepa*, *Avena sativa*, *Beta vulgaris*, *Daucus carota*, *Lactuca sativa*, *Papaver somniferum*, *Secale cereale*, *Sinapis nigra* und *Vicia Faba*.

Der Unterschied von Kurztag- und Langtagpflanzen ist von der Stellung der Arten im System unabhängig; auch sehr nahe verwandte Arten und sogar Rassen ein und derselben Art können verschiedenen photoperiodischen Typen angehören.

Die Versuche über den Photoperiodismus zeigen, daß es für die

*Entwicklung der Pflanze hervorragend wichtig ist, in welchem inneren Zustand, in welcher Phase ihrer endogenen Rhythmik sie sich befindet,*

wenn Licht und wenn Dunkelheit einwirken. Eine zusätzliche Beleuchtung bedingt niemals die dem Langtag entsprechende Reaktion, wenn sie sich nicht zeitlich an die vorhergehende Lichtperiode anschließt; eine zusätzliche Verdunklung bedingt nicht den Kurztageeffekt, wenn sie nicht mit der Hauptdunkelperiode vereinigt ist. Wird beispielsweise am Mittag, also etwa in der Mitte der Lichtperiode, eine vorübergehende Dunkelperiode eingeschoben, so wird dadurch nicht der Kurztageeffekt erzielt, den man beobachtet, wenn eine gleich lange Dunkelperiode so geboten wird, daß sie den abendlichen Dunkelheitsbeginn verfrüht. Es kommt also für die Geschwindigkeit von reproduktiver und vegetativer Entwicklung weder auf die Gesamtlichtmenge an, die der Pflanze während ihrer Entwicklung geboten wird (vorausgesetzt, daß diese Lichtmenge nicht zu abnorm hoch oder niedrig ist), noch kommt es schlechthin auf die Gesamtdauer der täglichen Lichteinwirkung an. Das heißt, die Pflanze reagiert je nach ihrem endogen tagesperiodisch wechselnden inneren Zustand verschieden auf Licht.

Denken wir nun an die beim Studium der Schlafbewegungen erkannten Regeln des Zusammenwirkens von Außen- und Innenrhythmik, so können wir beispielsweise für die Kurztagepflanze *Phaseolus* konstatieren: Bei der Darbietung von langen Lichtperioden beginnt (wie wir an der Blattsenkung erkennen) der als „Abend“- oder „Nachtphase“ zu bezeichnende Teil der endogenen Rhythmik schon während noch Licht einwirkt. Offenbar bewirkt also, und das konnte auch aus anderen Versuchen geschlossen werden, das während dieser Phase der endogenen Rhythmik einwirkende Licht im Gegensatz zu dem in der anderen Phase einwirkenden eine Hemmung der Blütenbildung. Bei den Langtagpflanzen dürfte das nicht prinzipiell anders sein; sie können sich von den Kurztagepflanzen z. B. dadurch unterscheiden, daß die Tagphase der endogenen Rhythmik länger dauert als die Nachtphase. Dann sind längere Lichtperioden erforderlich, um zu erreichen, daß die Pflanze auch im Zustand ihrer inneren Nachtphase Licht erhält. Diese Erklärung ist speziell für die Fälle anwendbar, in denen sich die Langtagpflanze nur durch eine andere optimale Tagesdauer von der Kurztagepflanze unterscheidet. — Die Existenz einer optimalen Tagesdauer ist für einige Arten erwiesen worden, beispielsweise ist bei *Tephrosia* die 12stündige Belichtung optimal für die Geschwindigkeit der Blütenentwicklung, sowohl ein kürzerer (10 Stunden) als auch ein längerer (13,2 Stunden) Tag verhindert das Blühen (McCLELLAND). In anderen Fällen jedoch scheint weder für die Kurztage- noch für die Langtagpflanzen eine optimale (in jenem Fall kurze in diesem lange) Tagesdauer zu bestehen, sondern bei jenen wirkt zum mindesten in sehr weiten Grenzen jede weitere Verkürzung der Lichtperioden fördernd, bei diesen jede weitere Verlängerung der Lichtperioden (bis zum Dauerlicht) fördernd auf die Blütenbildung. Wie diese Besonderheiten im einzelnen zu verstehen sind, das können wir erst entscheiden, wenn weitere Untersuchungen über die Eigentümlichkeiten der endogenen Rhythmik und ihrer tageszeitlichen Regulierung durch äußere Faktoren für die beiden photoperiodischen Typen vorliegen.

Die bis jetzt gesicherten Ergebnisse können wir in der vorsichtigen Formulierung zusammenfassen, daß für eine optimale Entwicklung innere und äußere Rhythmik harmonisieren müssen. Jede Tageslänge, d. h. für die freie Natur vor allem: jede geographische Breite, erfordert Arten oder Rassen mit einer entsprechenden Eigentümlichkeit der inneren Rhythmik. Die im Laufe der Zeit wahrscheinlich durch Selektion



vollzogene Anpassung der inneren Rhythmik an die äußere zeigt sich besonders deutlich in der recht weitgehend, aber doch nicht allgemein gültigen Regel, daß in nördlichen Regionen Langtagpflanzen, in südlichen Regionen Kurztagpflanzen vorherrschen. Diese Regel bestätigt sich auch recht gut beim Vergleich von Rassen verschiedener Provenienz aus ein und derselben Art. Das wurde unter anderem für *Pisum*- und *Phaseolus*-Rassen aus verschiedenen geographischen Breiten konstatiert. Die photoperiodische Reaktionsweise ist sicher ein für die geographische Verbreitung wichtiger Faktor.

Weit schwieriger ist die Klärung der Frage, wodurch es zu den photoperiodischen Reaktionen kommt, wenn die Harmonie von innerer und äußerer Rhythmik gestört ist, wenn also beispielsweise während der Nachtphase der endogenen Rhythmik Licht geboten wird. Vermutlich bestehen hier mehrere Möglichkeiten. Schon die weiter oben geschilderte Störung des normalen Ganges tagesperiodischer Bewegungen kann einschneidende Folgen nach sich ziehen. Wenn das auch für die tagesperiodischen Bewegungen der *Blätter* wegen deren relativer Bedeutungslosigkeit nicht wahrscheinlich ist, so darf es doch für die *Spaltöffnungsbewegungen* angenommen werden. Obwohl bei den Spaltöffnungen auch schnelle photonastische Bewegungen möglich sind, hat doch, wenigstens bei einigen Objekten (*Phaseolus*, *Pelargonium zonale*) auch die endogene Tagesrhythmik einen hervorragenden Einfluß auf die Öffnung und Schließung (GREGORY und PEARCE; PORTSMOUTH). Bei ungünstiger täglicher Beleuchtungsdauer kann (analog zu den Erfahrungen bei den Blattbewegungen) die endogene Rhythmik unter Umständen einen Verschuß der Spalten während des Tages, eine Öffnung während der Nacht anstreben. Weiterhin ist zu berücksichtigen, daß zum Wesen der Nachtphase der endogenen Rhythmik bei vielen Pflanzen eine erhöhte Wirksamkeit der stärkeabbauenden Fermente, also der Zuckerbildung (und der Atmung) gehört. Zu guten Assimilationsvoraussetzungen gehört aber ein Überwiegen der Synthese von Stärke aus Zucker. Wenn also (nach den beim Studium der Schlafbewegungen erkannten Regeln) die endogene Nachtphase durch abnorme Lichtperioden in die Zeit der Beleuchtung fällt, so ist die Pflanze trotz ausreichenden Lichtgenusses in ihrer Assimilationsleistung beschränkt. Das kann unter anderem zur Verschiebung des Verhältnisses von Kohlehydraten und Eiweißen führen; ein Verhältnis, das oft als wichtig für den Blühbeginn betrachtet wird.

Wichtig scheint die (kausal völlig undurchsichtige) Beeinflussung von Hormonbildungsprozessen zu sein. Wenn Kurztagpflanzen langtägig beleuchtet werden, so wird (bei *Nicotiana* und *Hyoscyamus*) ein für das Blühen als notwendig erkanntes Hormon (Blühormon) nicht gebildet; ein während der Nachtphase der endogenen Rhythmik einwirkender Lichtreiz verhindert also die Hormonbildung (MELCHERS; MOSHKOV). Jedoch würde uns diese Frage nach den Endgliedern der photoperiodischen Reizkette zu sehr ins Gebiet rein entwicklungsphysiologischer Fragen führen<sup>1</sup>.

Die photoperiodische Reizwirkung scheint, obwohl die Assimilation im Reizlicht nicht ausschlaggebend ist, nur durch die im Chlorophyll absorbierte Strahlung entstehen zu können. Am wirksamsten ist nämlich rotes Licht, während blaues weniger und grünes noch weniger wirken

<sup>1</sup> Vernalisation and phasic development of plants. Imp. Bur. of Plant Genet. Aberystwyth a. Cambridge 1935.



sich diese Potentialdifferenz, vermutlich weil sowohl eine Verringerung der Kationenbeweglichkeit als auch eine Erhöhung der Anionenbeweglichkeit eintritt. Die Beeinflussung der Kationenwanderung läßt sich durch die Annahme einer Porenverengung, die Beeinflussung der Anionenwanderung durch Verminderung der negativen Eigenladung der Membran erklären (L. und M. BRAUNER). — An Kollodiummembranen sind ebenfalls Lichteinflüsse auf die Potentiale in solchen Konzentrationsketten, also Einflüsse auf die Ionenpermeabilität, beobachtet worden. Die Anionenpermeabilität erhöht sich, und zwar vermutlich infolge der Abspaltung von Nitrogruppen aus der Membransubstanz (ELLINGER).

**Rolle der Pigmente.** Auch die lebende Zelle wird sich solchen Vorgängen unter dem Einfluß des Lichtes nicht entziehen können. Wenn ihnen aber eine größere lichtphysiologische Bedeutung zukäme, dann müßte — entsprechend dem Absorptionsvermögen der zu beeinflussenden Kolloide, also etwa der Eiweißkolloide — damit gerechnet werden, daß die Wirkung mit fallender Wellenlänge bis ins Ultraviolett hinein zunimmt. Derartig von der Wellenlänge abhängige lichtphysiologische Prozesse haben wir kennengelernt; nämlich in der Phototaxis *pigmentfreier* Flagellaten und im Phototropismus der *pigmentfreien* Zonen von *Avena-Koleoptilen* (S. 175). Auch einige der viel untersuchten Permeabilitäts-erhöhungen durch Strahlung scheinen hierher zu gehören; diese Reaktion tritt nämlich in chromatophorenfreien Zellen (Epidermis von Blütenpflanzen) am leichtesten im langwelligen Ultraviolett (zwischen  $\lambda$  320 und 420 m $\mu$ ) ein [LEPESCHKIN (2)].

Im allgemeinen aber liegen die Verhältnisse im Organismus komplizierter, und zwar schon insofern komplizierter, als zur Strahlungsabsorption besondere Pigmente benutzt werden. So erreicht der Organismus eine wesentlich höhere Empfindlichkeit für das sichtbare Licht. Das farblose Plasma absorbiert ja sichtbares Licht, namentlich das mittlerer und langer Wellen, nur sehr schwach. Diese Absorption in bestimmten Pigmenten ermöglicht auch die hohe Spezialisierung der lichtphysiologischen Reaktionen. Durch eine besondere strukturelle Einordnung der Pigmente in der Zelle wird erreicht, daß die absorbierte Energie, auch wenn die absorbierenden Stoffe nur als Sensibilisatoren wirken, nicht wahllos auf die verschiedensten anderen Stoffe der Zelle übertragen wird. Schon beim Chlorophyll ist die große Bedeutung dieser strukturellen Einfügung leicht erkennbar, ohne sie würde die absorbierte Energie nicht nur zur chemischen Anregung weniger Substanzen dienen (besonders also der, die dieser Anregung für die Photosynthese bedürfen), sondern die absorbierte Energie müßte auch, wie in Chlorophyllösungen außerhalb des Organismus, photodynamische Zerstörungen anderer anwesender Substanzen bedingen; solche Schädigungen treten aber selbst dann nicht ein, wenn ein großer Teil der im Chlorophyll absorbierten Energie photosynthetisch unausgenutzt bleibt, also etwa bei Belichtung im CO<sub>2</sub>-freien Raum (MEVIUS).

Daß der pflanzliche Organismus ebenso wie der tierische für seine lichtphysiologischen Reaktionen vorwiegend aus dem Bereich zwischen etwa 400 und 800 m $\mu$  absorbiert, ist insofern nützlich, als die Ultraviolettstrahlung zu energiereiche, also zu leicht schädigend wirkende Quanten enthält, die Ultrarotstrahlung aber Quanten, deren Energie für manche physiologisch wichtige Aktivierungen, z. B. die des Sauerstoffs, nicht immer genügt.

**Plasmaströmung.** So wie bei der Auslösung von Wachstums- und Bewegungsvorgängen macht sich auch bei einfachen Lichtwirkungen auf

die Zelle die Bedeutung der Lichtabsorption in den Pigmenten bemerkbar. Das gilt beispielsweise für den Lichteinfluß auf die Plasmaströmung. Die Plasmaströmung kann durch Licht, in vielen Fällen erst durch intensives Licht, gehemmt oder ganz sistiert werden (Abb. 202); sie kann aber, bei anderen Objekten oder auch bei der Anwendung anderer Lichtintensitäten, gefördert oder sogar erst ausgelöst werden. Es handelt sich um Reaktionen, die nicht nur im Endeffekt, sondern schon gemäß ihrer Entstehung durchaus verschieden sein können.

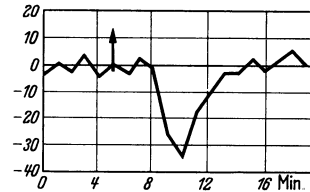


Abb. 202. Hemmung der Plasmaströmung in der *Avena*-Koleoptile durch Licht. Ordinate: Abweichung der Strömungsgeschwindigkeit vom Mittelwert, die vor der Reizung gefunden wurde. Pfeil: Reizzeit. Abszisse: Minuten. Nach BOTTELLIER.

Die *Hemmungsreaktion* wird durch kurzwelliges Licht (also Blau) und durch langwelliges Ultraviolett ausgelöst. An *Avena*-Koleoptilen wurden die in der Tabelle genannten relativen Empfindlichkeiten für die einzelnen Spektralbereiche gefunden (BOTTELLIER).

Es dürfte also die im Karotin absorbierte Energie entscheidend sein, und allem Anschein nach entsteht die Strömungshemmung auf dem Wege über die gleichen physiologischen Primärvorgänge, wie beispielsweise die Lichtwachstumsreaktion; dafür spricht ferner, daß in beiden Fällen ähnliche Beziehungen zwischen der Intensität sowie Dauer des Reizes und der Reaktion bestehen. Die Strömungsbeeinflussung macht sich auch erst nach einer kurzen (3–4 Minuten betragenden) Latenzzeit bemerkbar.

Hemmung der Plasmaströmung durch Licht bei *Avena*.

Wellenlänge in Å	Relative Empfindlichkeit der Plasmaströmung
3660	12
4050	50
4360	100
5460	1,7
5780	< 1
6200	< 1

Bei der *Auslösung* der Plasmaströmung durch Licht (Photodinese) in *Vallisneria*-Blattzellen ist rotes Licht wirksamer als blaues, und grünes ist noch erheblich weniger wirksam als blaues (SCHWEICKERDT). Hier scheint also die im Chlorophyll absorbierte Strahlung entscheidend zu sein. Auch die Auslösung der Strömung durch Licht macht sich — ebenso wie bei anderen Objekten die Hemmung — erst nach einer Latenzzeit von einigen Minuten bemerkbar.

Schon aus den genannten Versuchen gewinnt man den Eindruck, daß es sich beim Lichteinfluß auf die Plasmaströmung nicht immer um eine gleichartig eingeleitete Reaktion handelt. In vielen Fällen entsteht die Reaktion vielleicht durch eine Beeinflussung der Plasmaviskosität. Erhöhte Viskosität wird die Strömung erschweren und umgekehrt. Wenn Viskositätsänderungen wichtig sind, dann wären übrigens auch einige (allerdings isoliert stehende) Angaben über die Beeinflussung der Plasmaströmung durch ultrarote Strahlung erklärlich. Es ist bekannt, daß Ultrarot die Plasmaviskosität erheblich steigern kann; so wird beispielsweise die Verlagerungsfähigkeit der Chromatophoren, also auch ihre phototaktische Reaktionsfähigkeit, durch Ultrarot gehemmt (VOERKEL). Bei dieser Viskositätsbeeinflussung sind anscheinend nur die Bezirke des Ultrarot wirksam, die vom Wasser (das hier ausgesprochene Absorptionsbänder zeigt) absorbiert werden.

Der Einfluß des Lichtes auf die Plasmaströmung macht sich nur in den direkt bestrahlten Zellen bemerkbar; das stimmt mit der Annahme überein, daß eine Beeinflussung des Plasmazustandes wichtig ist. Anders

verhält es sich, wenn mit kurzwelligem Ultraviolett bestrahlt wird. Dieser Bereich (besonders stark wirkt, wie auch nach der den Eiweißabsorptionskurven zu erwarten ist, der Bezirk um  $280 \mu$ ) bedingt, entsprechend seiner allgemein schädigenden Wirkung, durchweg eine Hemmung oder Sistierung der Strömung (HERTEL; SCHULZE). Daß das kurzwellige Ultraviolett auf einem anderen Wege zur Strömungsbeeinflussung führt als die sichtbare Strahlung, macht sich auch darin bemerkbar, daß in jenem die angrenzenden Zellen oder selbst die in der Nähe stehenden anderen (selber verdunkelten) Blätter mitbeeinflußt werden (HEILBRONN und DAUGHERTY). Dieser indirekte Einfluß besteht in einer Förderung der Strömung; anscheinend werden also in den direkt bestrahlten Zellen Substanzen gebildet, die in den angrenzenden die Strömung zu fördern vermögen. Das ist in Anbetracht der schädigenden Wirkung des Ultravioletts nicht erstaunlich, da auch eine mechanische Verletzung derart wirkt, und in beiden Fällen mit der Bildung von Eiweißabbauprodukten zu rechnen ist, wir aber andererseits wissen, daß sich die Plasmaströmung durch manche Aminosäuren überaus leicht auslösen läßt (S. 246).

**Permeabilität.** Der Lichteinfluß auf die Permeabilität und die bioelektrischen Potentiale kann ebenfalls auf dem Wege über die Strahlungsabsorption in Pigmenten entstehen. Das ist schon insofern sicher, als — wie wir früher sahen — das Licht zur Auslösung von Alles-oder-Nichts-Erregungen führen kann. Einige der Angaben über den Lichteinfluß auf die Permeabilität beziehen sich auf Objekte, an denen die Auslösung solcher Erregungsvorgänge möglich ist. Sowohl an Mimosen- als auch an *Phaseolus*-Gelenken wurde mit verschiedenen Methoden eine Förderung der Exosmose durch Licht ermittelt [LEPESCHKIN (1)]. Bemerkenswertere sind Lichteinflüsse auf die Plasmapermeabilität (abgesehen von der — S. 212 erwähnten — Wirkung ultravioletter Strahlung) durchweg nur an Zellen mit Chromatophoren beobachtet worden. Manche Beobachtungen sprechen dafür, daß der Absorption im Chlorophyll auch hierbei wieder insofern eine Rolle zufällt, als die eingeschaltete Kohlen säureassimilation den  $\text{CO}_2$ -Verbrauch beeinflusst. Wenn solche Änderungen wichtig sind, sollte man allerdings erwarten, daß die einzelnen Spektralbereiche im Verhältnis ihrer photosynthetischen Leistungsfähigkeit auf die Permeabilität wirken. Zwar ist rotes Licht mehrfach als wirksam gefunden worden, jedoch scheint das blaue Licht im allgemeinen stärker zu wirken (JÄRVENKYLÄ), so daß eine einfache Beeinflussung auf dem Wege über die Änderung der Kohlensäurekonzentration zur Erklärung nicht genügt.

Manche Autoren haben bei der Erklärung physiologischer Lichtwirkungen dem Einfluß auf die Fermente besonderes Gewicht zugeschrieben. Mehrfach ist eine Änderung der Diastasetätigkeit durch Licht festgestellt worden. Jedoch wird es sich in solchen Fällen, nach dem Absorptionsvermögen der Fermente zu urteilen, nur selten um direkte Beeinflussungen handeln. Wenn eine geänderte Fermentaktivität beobachtet wird, so dürfte das in den meisten Fällen eine indirekte, auf dem Wege über die physikalisch-chemische Zustandsänderung des Plasmas entstehende, Beeinflussung sein.

### Literatur.

ARAKI and HAMADA: Bot. Mag. (Tokyo) **51**, 498 (1937). — AVERY, BURKHOLDER and CREIGHTON: (1) Amer. J. Bot. **24**, 666 (1937). — (2) Bot. Gaz. **99**, 125 (1937).

BACHMANN u. BERGANN: Planta (Berl.) **10**, 744 (1930). — BIEBL: Protoplasma (Berl.) **24**, 225 (1935). — BLAAUW: Medd. Landbouwhoogeschool **15**, 89 (1918). — BLAAUW and HEYNINGEN: Proc. nat. Acad. Amsterd. **28**, 403 (1925). — BORRISS: Planta (Berl.) **22**, 644 (1934). — BOSE: Trans. Bose Res. Inst. Calcutta **1—4** (1918—1923). — BOTTELIER: Rec. Trav. bot. néerl. **31**, 474 (1934). — BOYSEN-JENSEN: Kgl. Danske Videnskab. Selsk., Biol.

Medd. **13**, 1 (1936). — BRAUNER: *Planta* (Berl.) **18**, 288 (1932). — BRAUNER, L. u. M.: *Protoplasma* (Berl.) **28**, 230 (1937). — BÜNNING: (1) *Erg. Biol.* **13**, 235 (1936). — (2) *Planta* (Berl.) **26**, 719 (1937). — (3) *Planta* (Berl.) **27**, 583 (1937). — (4) *Jb. Bot.* **84**, 335 (1937). — (5) *Ber. dtsh. bot. Ges.* **54**, 590 (1937). — BUDER: (1) *Ber. dtsh. bot. Ges.* **38**, 10 (1920). — (2) *Jb. Bot.* **56**, 529 (1915). — (3) *Jb. Bot.* **58**, 105 (1919). — (4) In METZNER: *Jb. Bot.* **59**, 325 (1920). — BULLER: *Researches on Fungi*, Vol. 6. London 1934. — BURKHOLDER and PRATT: *Amer. J. Bot.* **23**, 46 (1936). — BURKHOLDER and JOHNSTON: *Smithsonian Misc. Coll.* **95**, Nr 20 (1937).

CASTLE: (1) *J. gen. Physiol.* **17**, 49 (1933). — (2) *Cold Spring Harbor Symp.* **3**, 224 (1935). — CASTLE and HONEYMAN: *J. gen. Physiol.* **18**, 385 (1935). — CHOLODNY: *Planta* (Berl.) **20**, 549 (1933).

DAS and PALIT: *Trans. Bose Res. Inst. Calcutta* **8**, 23 (1934). — DUGGAR (u. Mitarb.): *Biological effects of radiation*, 2 Bde. New York u. London 1936. — DUTT: *Trans. Bose Res. Inst. Calcutta* **7**, 90 (1933).

ELLINGER: *Strahlenther.* **58**, 464 (1937).

FEICHTINGER: *Naturwiss.* **21**, 569 (1933). — FITTING: *Jb. Bot.* **85**, 169 (1937). — FÖRSTER: *Planta* (Berl.) **3**, 325 (1927). — FRANK: *Tagebl.* **42**, Verslg. dtsh. Naturforsch. Dresden **1868**, 190. — FUNKE: *Rec. Trav. bot. néerl.* **28**, 431 (1931).

GARNER: *Bot. Rev.* **3**, 259 (1937). — GARNER and ALLARD: *J. agricult. Res.* **42**, 629 (1931). — GATES: *J. gen. Physiol.* **13**, 231 (1929). — GERLACH: *Naturwiss.* **25**, 585 (1937). — GLOCKER, LANGENDORFF u. REUSS: *Strahlenther.* **46**, 517 (1930). — GREGORY and PEARCE: *Ann. of Bot.* No **1**, 3 (1937). — GÜNTHER-MASSIAS: *Z. Bot.* **21**, 129 (1928).

HAIQ: *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole* **69**, 305 (1935). — HARMS: *Planta* (Berl.) **25**, 155 (1936). — HECHT: *Naturwiss.* **13**, 66 (1925). — HEEREN: *Strahlenther.* **55**, 3 (1936). — HELBRONN and DAUGHERTY: *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole* **69**, 279 (1935). — HEITZ: *Ber. dtsh. bot. Ges.* **43**, 37 (1925). — HERCIK: *J. gen. Physiol.* **20**, 589 (1937). — HERTEL: *Z. allg. Physiol.* **4**, 1 (1904). — HUBER: *Der Wärmehaushalt der Pflanzen*. Freising u. München 1935.

IMAMURA: *Bol. Mag.* **51**, 490 (1937). — INGE and LOOMIS: *Amer. J. Bot.* **24**, 542 (1937).

JÄRVENKYLÄ: *Ann. Soc. zool.-bot.-fenn. Vanamo* **9**, No 3, 1 (1937). — JOHNSTON: *Smithsonian Misc. Coll.* **92**, 1 (1934).

KATUNSKI: *C. r. Head. Sci. U.R.S.S., N. s.* **2**, 241 (1936). — KERL: *Z. Bot.* **31**, 129 (1937). — KLEINHOONTE: *Jb. Bot.* **75**, 679 (1932). — KNAPP: *Planta* (Berl.) **14**, 731 (1931). — KÖGL: *Naturwiss.* **25**, 465 (1937). — KONINGSBERGER u. VERKAAIK: *Rec. Trav. bot. néerl.* **35**, 1 (1938). — KOSAKA: *J. Dep. Agricult. Kyushu Univ.* **4**, 95 (1933). — KUEN u. PÜRINGER: *Biochem. Z.* **286**, 196 (1936).

LAIBACH u. FISCHNICH: *Jb. Bot.* **86**, 33 (1938). — LANGE: *Jb. Bot.* **71**, 1 (1929). — LIEBESNY: *Verh. 1. internat. Kongreß Elektro-Radio-Biol.* **1**, 369 (1935). — LEA, HAINES and LOULSON: *Proc. roy. Soc. Lond. B* **120**, 47 (1936). — LEPESCHKIN: (1) *Beih. Bot. Zbl.* **24**, 308 (1909). — (2) *Amer. J. Bot.* **17**, 953 (1930). — (3) *Ber. dtsh. bot. Ges.* **52**, 475 (1934). — LUNTZ: *Z. vergl. Physiol.* **14**, 68 (1931).

MASON: *J. agricult. Res.* **31**, 455 (1925). — MAST: In DUGGAR: *Biological effects of radiation*. New York u. London 1936. — McALISTER: *Smithsonian Misc. Coll.* **93**, Nr 7 (1935). — McCLELLAND: *J. agricult. Res.* **28**, 445 (1934). — MEIER: *Smithsonian Misc. Coll.* **95**, Nr 2 (1936). — MELCHERS: *Biol. Zbl.* **57**, 568 (1937). — MEVIUS: *Jb. Bot.* **81**, 327 (1935). — METZNER: (1) *Ber. dtsh. bot. Ges.* **41**, 268 (1923). — (2) *Planta* (Berl.) **10**, 281 (1930). — (3) *Z. Bot.* **22**, 225 (1930). — (4) *Ber. dtsh. bot. Ges.* **54**, 455 (1936). — MOEWUS: *Jb. Bot.* **86**, 753 (1938). — MOSEBACH: *Ber. dtsh. bot. Ges.* **56**, 210 und (121) (1938). — MOSHKOV: *C. r. Acad. Sci. U.R.S.S., N. s.* **15**, 211 (1937).

NADSON u. ROCHLIN: *Protoplasma* (Berl.) **20**, 31 (1937). — NIENBURG: *Ber. dtsh. bot. Ges.* **42**, 95 (1924). — NUERNBERGK: *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, Bd. XI/4, S. 739. 1933. — NUERNBERGK u. DU BUY: (1) *Erg. Biol.* **9**, 358 (1932). — (2) *Erg. Biol.* **10**, 207 (1933). — (3) *Erg. Biol.* **12**, 325 (1935).

OEHLKERS: *Z. Bot.* **19**, 1 (1927). — OORT: *Versl. Akad. Wetensch. Amsterd., Wis-en natuurk. Afd.* **29**, 1 (1932). — ORTH: *Jb. Bot.* **84**, 358 (1937). — OVERBEEK, v.: *J. gen. Physiol.* **20**, 283 (1936).

PAETZ: *Planta* (Berl.) **10**, 611 (1930). — PEKAREK: *Planta* (Berl.) **21**, 419 (1934). — PFEFFER: *Abh. sächs. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl.* **34**, 3 (1915). — PICHLER u. WÖBER: *Zbl. Bakter. II* **57**, 319 (1922). — POPP: *Amer. J. Bot.* **13**, 706 (1926). — PORTSMOUTH: *Ann. of Bot., N. s.* **1**, 175 (1937). — PRINGSHEIM: *Jb. Bot.* **82**, 311 (1935). — PRINGSHEIM u. CZURDA: *Jb. Bot.* **66**, 863 (1927). — PRIESTLEY and EWING: *New Phytologist* **22**, 30 (1923). — PYRKOSCH: *Protoplasma* (Berl.) **26**, 418, 530 (1936).

RABINOWITZ e SORENI: *Boll. Haz. Pat. veg.* **12**, 81 (1932). — RAHN: *Invisible Radiations of Organism*. Berlin 1936. — RAWITSCHER: *Der Geotropismus der Pflanze*. Jena 1932. — RAYDT: *Jb. Bot.* **64**, 731 (1925).

- SALOTHI u. FIORENZI: Verh. 1. internat. Kongreß Elektro-Radio-Biol. **1**, 440 (1935). — SAYRE: Plant Physiol. **4**, 323 (1929). — SCARTH: Trans. roy. Soc. Canada. **5**, 115 (1933). — SCHANDERL: Planta (Berl.) **16**, 709 (1932). — SCHULZE: Beih. Bot. Zbl. I **25**, 30 (1910). — SCHWARZ, CZEPA u. SCHINDLER: Fortschr. Röntgenstr. **31**, 665 (1934). — SCHWEICKERDT: Jb. Bot. **68**, 79 (1928). — SHIRLEY: Amer. J. Bot. **16**, 354 (1929). — SHULL and MITCHELL: Plant Physiol. **8**, 287 (1933). — STERP: Flora (Jena) **28**, 269 (1933). — SKOOG: J. cellul. a. comp. Physiol. **7**, 227 (1935). — STÄLFELT: (1) Planta (Berl.) **8**, 287 (1915). — (2) Flora (Jena) **21**, 236 (1927). — STOLL: Zbl. Bakter. II **93**, 296 (1936). — STOPPEL: Ber. dtsh. bot. Ges. **50**, 486 (1932). — STOPPEL u. KNIEP: Z. Bot. **3**, 369 (1911). — TEODORESCO: Ann. des Sci. natur., Bot. X **11**, 201 (1929). — THOMPSON and HUSSEY: J. gen. Physiol. **15**, 9 (1932). — TISCHER: Hoppe-Seylers Z. **239**, 257 (1936). — TRUMPF: Bot. Archiv **5**, 381 (1924). — UMRATH: (1) Planta (Berl.) **5**, 274 (1928). — (2) Jb. Bot. **75**, 609 (1931). — (3) Erg. Biol. **14**, 1 (1937). — VOERKEL: Planta (Berl.) **21**, 156 (1934). — WAKEMANN-BONNE: Arch. Protistenkde **84**, 251 (1935). — WALD: J. gen. Physiol. **20**, 45 (1936). — WEIGERT: Z. physiol. Chem. **130**, 607 (1927). — WENT: Rec. Trav. bot. néerl. **25**, 1 (1928). — WEY, VAN DER: Proc. Akad. Wetensch. Amsterd. **32**, 65 (1929). — WHITAKER and LOWRANCE: J. cellul. a. comp. Physiol. **7**, 417 (1936). — WITHROW and BIEBEL: Plant Physiol. **11**, 807 (1936). — WOLTERECK u. a.: Die Welt der Strahlen. Leipzig 1937. — WYCKOFF: J. of exper. Med. **52**, 435 (1930). — WYCKOFF and LUYET: Radiology **17**, 1171 (1931). — YIN: Amer. J. Bot. **25**, 1 (1938). — ZELLER: Strahlenther. **23**, 336 (1926). — ZIMMER: Strahlungen. Leipzig 1937.

## IV. Temperaturwirkungen.

### 1. Direkte Wirkungen auf die Wachstums- (speziell die Streckungs-) Geschwindigkeit.

**Temperaturkoeffizienten.** Der starke Einfluß der Temperatur auf das Wachstum ist allgemein bekannt und auch leicht verständlich; da die meisten der an chemische Reaktionen gebundenen Lebensvorgänge ebenso wie diese temperaturabhängig sind. Das Wachstum steht aber ja in enger Beziehung zu chemischen Reaktionen; speziell die Beziehung zu den Atmungsvorgängen haben wir eingehend behandelt.

Gelegentlich ist angenommen worden, die Temperaturabhängigkeit physiologischer Prozesse sei anders bedingt als die Temperaturabhängigkeit chemischer Reaktionen außerhalb des Organismus, sie sei nämlich nicht die Folge einer unmittelbaren Beschleunigung der Fermentreaktionen, sondern Ausdruck einer Temperaturabhängigkeit physikalischer oder kolloidchemischer Prozesse (BĚLEHRÁDEK). Prinzipiell ist das möglich. Die Geschwindigkeit einer chemischen Reaktion hängt nicht nur vom Reaktionsbestreben der reagierenden Substanzen ab, sondern auch von der Geschwindigkeit ihres Transports, d. h. ihrer Diffusion zum Reaktionsort, sowie der Geschwindigkeit des Forttransports der Reaktionsprodukte, bei deren Anhäufung eine Reaktionshemmung entstehen muß. Diese Diffusionsprozesse können in Medien hoher Viskosität, also gehemmter Diffusion, zu begrenzenden Faktoren der Reaktionsgeschwindigkeit werden. Wenn nun die Viskosität stark temperaturabhängig ist, so muß auch eine starke Temperaturabhängigkeit der chemischen Reaktion in Erscheinung treten. Jedoch sind nur gelegentlich direkte, für die betreffenden Fälle vielleicht berechnete Argumente zugunsten der Annahme einer Beziehung zwischen der Plasmaviskosität und der Geschwindigkeit chemischer Reaktionen in der Zelle vorgebracht worden; in anderen Fällen hat es sich gezeigt, daß eine solche Beziehung nicht besteht, die Viskosität vielmehr bei zunehmender Temperatur ansteigen kann, und die Geschwindigkeit fermentativ gesteuerter Reaktionen, etwa der Atmung, doch noch

zunimmt. Die Temperaturabhängigkeit physiologischer Prozesse dürfte also oft wesentlich gleicher Natur sein, wie die Temperaturabhängigkeit chemischer Reaktionen *in vitro*. Das gilt namentlich für niedrige und mittlere Temperaturen. Bei hohen Temperaturen kann die chemische Reaktion so sehr beschleunigt sein, daß allerdings physikalische Vorgänge begrenzend wirken können, und zwar scheint hier speziell die Diffusion der reaktionsfähigen Substanzen durch die Plasmagrenzschichten wichtig zu sein. Bei Atmungsvorgängen kann sowohl die Zuleitung von Zucker als auch die Sauerstoffdiffusion zum begrenzenden Faktor werden. Der Temperaturkoeffizient reiner Diffusionsvorgänge ist ja im allgemeinen gering; das Verhältnis der Geschwindigkeiten bei zwei um  $10^{\circ}$  voneinander verschiedenen Temperaturen beträgt nämlich 1,1—1,2, während dieser Temperaturkoeffizient ( $Q_{10}$ ) bei chemischen Reaktionen 2—3 beträgt. Daher ist es verständlich, daß bei zunehmender Temperatur, wenn die chemische Reaktion immer mehr beschleunigt wird, schließlich die genannten Zuleitungsprozesse begrenzend wirken, und der ganze Vorgang dann, obwohl chemische Reaktionen stattfinden, die Temperaturabhängigkeit eines Diffusionsprozesses zeigt.

Ein Beispiel für diese Beziehung können uns Atmungsversuche an *Phycomyces* liefern. Für die Intensität der  $\text{CO}_2$ -Abgabe ist unterhalb von  $15^{\circ}$  der eigentliche chemische Prozeß begrenzender Faktor, oberhalb von  $25^{\circ}$  aber die Zufuhr der Nährstoffe; zwischen  $15$  und  $25^{\circ}$  liegt ein Übergangsbereich. So läßt sich jedenfalls am besten die Änderung der Temperaturkoeffizienten deuten; in der folgenden Tabelle sind die Verhältnisse der Reaktionsgeschwindigkeiten für je zwei um  $5^{\circ}$  voneinander verschiedene Temperaturen angegeben (WASSINK).

Temperaturkoeffizienten  
der  $\text{CO}_2$ -Abgabe  
von *Phycomyces Blakesleeanus*.

$Q \frac{15^{\circ}}{10^{\circ}}$	$Q \frac{20^{\circ}}{15^{\circ}}$	$Q \frac{25^{\circ}}{20^{\circ}}$	$Q \frac{30^{\circ}}{25^{\circ}}$
1,75	1,45	1,33	1,14

**Optimum und Maximum.** So wird es auch verständlich, daß mit zunehmender Temperatur zunächst ein schneller, schließlich aber ein langsamer Anstieg der Wachstumsgeschwindigkeit eintritt. Jedoch ist hiermit der bei steigender Temperatur allmählich kleiner werdende Temperaturkoeffizient der Wachstumsgeschwindigkeit noch nicht restlos erklärt; die Wachstumsgeschwindigkeit erreicht ja mit steigender Temperatur schließlich ein Optimum; d. h. bei hoher Temperatur machen sich Prozesse geltend, die die Wachstumsgeschwindigkeit hemmen und gegenüber der fördernden Wirkung zunehmender Temperatur schließlich dominieren.

An diesen hemmenden Prozessen sind, jedenfalls bei sehr hoher Temperatur, die gleichen Vorgänge beteiligt, die schließlich auch zum Absterben der Zelle führen. Ein äußeres Kennzeichen dieser Absterbeprozesse ist, daß sie selber wieder stark temperaturabhängig sind. Es gibt nicht, wie früher zumeist angenommen wurde, eine bestimmte, für die einzelnen Arten verschiedene Todestemperatur, etwa  $50$  oder  $60^{\circ}$ , sondern der Hitzetod ist an Prozesse gebunden, die eine gewisse Zeit erfordern, und eben diese ist stark temperaturabhängig. Das sei an einem Versuch mit Weizensamen veranschaulicht; werden die Samen in Wasser übertragen, so sind bei den verschiedenen Wassertemperaturen die in der folgenden Tabelle angegebenen Zeiten erforderlich, um die Abtötung zu erreichen (PORODKO).

Der Absterbeprozess ist also durch einen sehr hohen Temperaturkoeffizienten gekennzeichnet.  $Q_{10}$  beträgt in diesem Fall 84,5; bei anderen



Objekten sind ähnlich hohe oder noch höhere Temperaturkoeffizienten gefunden worden, so bei *Bac. typhosus* zwischen 50 und 320, bei *Spirogyra* 29, bei höheren Pflanzen zumeist zwischen etwa 25 und 120. Diese Temperaturkoeffizienten, die somit viel höher sind als die einfacher chemischer

Temperaturabhängigkeit  
des Hitzetodes  
von Weizensamen.

Wasser- temperatur C°	Notwendige Ein- wirkungsdauer, um die Keimfähigkeit von 90 % auf 50 % herab- zusetzen Minuten
60,4	0,97
55	8,65
50	122,0
45	888,0

Reaktionen, lassen sich durch die Auffassung, daß für den Hitzetod Koagulationen oder zum mindesten Denaturierungen bzw. Zerstörungen labiler Verbindungen (Eiweißlipoide) verantwortlich sind, erklären. Für die Hitzekoagulation der Albumine sind Temperaturkoeffizienten zwischen etwa 15 und einigen Hundert oder sogar einigen Tausend gefunden worden (LEPESCHKIN).

Das Temperaturoptimum des Wachstums liegt aber bei den meisten höheren Pflanzen so tief (oft zwischen 25 und 35°), daß Eiweißkoagulationen noch nicht für seine Überschreitung verantwortlich sein können. Jedoch bedarf es, wie wir früher gesehen haben, nur geringer Schädigungen der normalen Struktur des Plasmas, um die Ausnutzbarkeit der (oberhalb des Wachstumsoptimums noch steigenden) Atmung für das Wachstum herabzudrücken.

Die Lage des Temperaturoptimums für das Wachstum, sowie die Höchsttemperatur, in der der Organismus bei Daueraufenthalt noch wachsen kann, ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Während die meisten höheren Pflanzen nicht mehr wachsen, wenn dauernd eine Temperatur über — roh angegeben — 40° auf sie einwirkt, sind für einige Bakterien diese oder noch höhere Temperaturen erst optimal, und solche Organismen können sogar noch wachsen, wenn die Temperatur dauernd 60 oder 70° beträgt. Auch einzelne Pilze (Formen von *Aspergillus fumigatus*, von *Coprinus*-Arten und von *Acremonia velutina*) zeigen ihr Optimum bei ungefähr 40°, während sie bis zu 50° noch wachsen (PERRIER). Ebenso ist die für das Wachstum erforderliche Mindesttemperatur von Art zu Art verschieden. Einige Bakterien erfordern Temperaturen über 30°, höhere Pflanzen jedenfalls Temperaturen über 0°; bei manchen höheren Pflanzen sind aber auch recht hohe Mindesttemperaturen beobachtet worden, so für *Phaseolus* 9°, für *Cucumis sativus* 16°. Die relativ hohe Lage des Temperaturminimums erklärt sich aus einer starken Zunahme der Temperaturkoeffizienten bei niedriger Temperatur, d. h., die Geschwindigkeit der physiologischen Vorgänge nimmt bei weiterer Temperatursenkung rasch ab. Während die  $Q_{10}$ -Werte der verschiedensten physiologischen Prozesse bei mittleren Temperaturen ebenso wie bei chemischen Reaktionen zwischen 2 und 3 liegen, erreichen sie bei Temperaturen unter etwa 10° oft die Werte 5—8. So hohe Temperaturkoeffizienten können durch die Überlagerung mehrerer Vorgänge mit normalen Koeffizienten entstehen.

Hinsichtlich des Temperaturoptimums sei noch vermerkt, daß es natürlich ebensowenig konstant sein kann wie das Maximum; denn es ist wie dieses durch das Eingreifen schädigender Prozesse bedingt, die sich um so stärker bemerkbar machen werden, je länger die hohe Temperatur einwirkt; daher beobachtet man bei länger dauernden Versuchen eine allmähliche Herabsetzung des Optimums. Das gilt auch schon für die Atmung (Abb. 203). Aber noch aus einem anderen Grunde können Atmungs- und Wachstumsgeschwindigkeit ansehnlich zunehmen;

wenn eine erhöhte Temperatur nur kurze Zeit einwirkt. Hat sich die Pflanze nämlich vorher in niedriger Temperatur befunden, so wurde wenig Atmungsmaterial verbraucht; dieses steht also bei plötzlicher Temperaturerhöhung sehr reichlich zur Verfügung; die Atmung und damit die an die Atmung gebundenen Vorgänge wie etwa das Wachstum, nehmen stark zu; dann aber wird der Überschuß von Atmungsmaterial verbraucht und die Atmungsgeschwindigkeit sinkt auf einen weniger hohen Wert. Dabei kann sogar vorübergehend ein niedrigerer Wert erreicht werden als bei der ursprünglichen niedrigen Temperatur. Wir können hier vorläufig nur sagen, daß der Temperatur sprung eine physiologische Gleichgewichtsstörung verursacht, die erst allmählich von einem neuen Gleichgewicht abgelöst wird. Auch in dem Auftreten sog. Thermowachstumsreaktionen bei plötzlichem Temperaturanstieg kommen diese Gleichgewichtsstörungen zum Ausdruck; häufig beobachtet man 10—20 Minuten nach einer Temperatursteigerung ein Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit, 20—30 Minuten später ein Minimum und dann eine Annäherung an einen neuen ungefähr konstanten Wert (ERMANN; SILBERSCHMIDT) (Abb. 204). Bei plötzlichen Temperaturänderungen ist, wie wir sehen werden, außerdem mit der Auslösung von Alles-oder-Nichts-Erregungen und ihren Folgen zu rechnen.

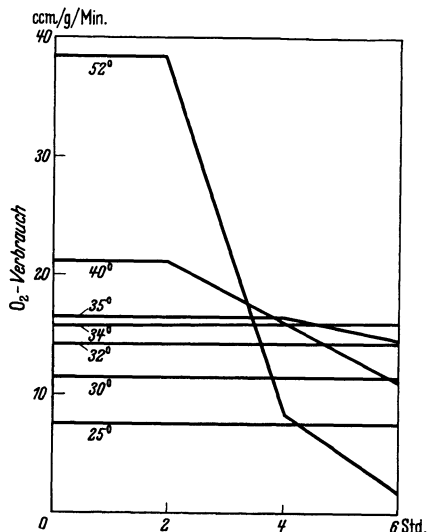


Abb. 203. Atmungsintensität der Blüten von *Helianthus annuus* bei verschiedenen Temperaturen. Die Versuchstemperaturen sind bei den einzelnen Kurven angegeben. Die Atmung ist zwar bei erhöhter Temperatur zunächst stets lebhafter, sinkt aber schließlich doch infolge der Schädigungen; nur bei Temperaturen bis zu höchstens 34° bleibt sie auf der ursprünglichen Höhe. Nach GUHA THAKURTA und DUTT.

Thermowachstumsreaktionen können natürlich, wenn sie auf eine Flanke des Organs beschränkt bleiben, zu thermotropischen Krümmungen führen; diese sind aber auch unabhängig von jener Übergangsreaktion beim dauernden Aufenthalt des Organs in dem senkrecht zu seiner Längsachse verlaufenden Temperaturgefälle möglich, und zwar wenigstens in einigen Fällen schon darum, weil sich die beiden Flanken des Organs unter dieser Bedingung ja in verschiedener Entfernung vom Temperaturoptimum des Wachstums befinden. — Auch durch strahlende Wärme können thermotropische Krümmungen induziert werden; so zeigen beispielsweise die Sporangienträger von *Phycomyces* bei einseitiger Bestrahlung mit Ultrarot thermotropische Krümmungen, die im Gegensatz zu den phototropischen immer negativ sind.

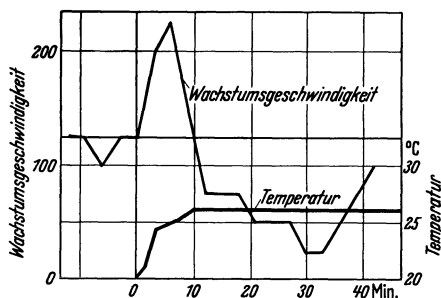


Abb. 204. Thermowachstumsreaktion der Koleoptile von *Avena sativa*. Abszisse: Zeit. Ordinate: relative Zuwachsgeschwindigkeit (links) bzw. Temperatur (rechts; Kurve kräftig ausgezogen). Nach Versuchen von ERMANN.

**Komplikationen, Gleichgewichtsverschiebungen.** Wir haben die Beziehung zwischen Temperatur und Wachstumsgeschwindigkeit zunächst so dargestellt, als werde das Optimum überschritten, weil sich schließlich

Prozesse geltend machen, die den zum Absterben führenden entsprechen. In manchen Fällen ist dieses einfache Schema bestimmt nicht anwendbar; das Optimum wird nämlich gelegentlich schon bei Temperaturen erreicht, die tief unter den tödlich wirkenden liegen. Und zwar können diese Optima für die einzelnen Organe und Wachstumsprozesse sehr verschieden sein. Wenn wir außer dem Streckungsvermögen auch die Teilungs- und Differenzierungsprozesse berücksichtigen, wird das Bild noch komplizierter. Bei einer *Iris*-Art ist eine Temperatur von 9° für die Blütenbildung optimal, während beispielsweise für die Blütenbildung der Tulpen 30°, für die der Hyazinthen 25,5° optimal sind. Bei Tulpen sind für die im Sommer in der Zwiebel erfolgende Anlage und Differenzierung der Blätter für die nächste Vegetationsperiode 17–20° optimal; für die anschließend (im Spätsommer und Herbst) erfolgende Organstreckung aber 13°. Auch bei *Narcissus* beträgt das Temperaturoptimum für die Streckung der eben aus der Zwiebel hervorgetretenen Blattorgane nur 11–13° (Arbeiten von BLAAUW, HARTSEMA, LUYTEN u. a.). Um solche auffällige Werte, die keineswegs isoliert dastehen, zu begreifen, muß berücksichtigt werden, daß Art und Geschwindigkeit derart komplizierter Vorgänge wie sie Teilung, Differenzierung und Streckung darstellen, ganz wesentlich von der chemischen Qualität der Zelle abhängen; also vom Mengenverhältnis der einzelnen Substanzen. Dieses aber wird bei verschiedenen Temperaturen im allgemeinen nicht übereinstimmend sein. Schon unabhängig von den komplizierten Bedingungen innerhalb der Zelle kann sich das chemische Gleichgewicht mit der Temperatur ändern. Nach VAN'T HOFFS Prinzip vom beweglichen Gleichgewicht begünstigt nämlich hohe Temperatur das unter Wärmeaufnahme gebildete System, niedrige das exotherm gebildete. So nimmt beispielsweise die Dissoziation von Gasen mit steigender Temperatur zu, weil diese Dissoziation ein endothermer Prozeß ist. Auch die Dissoziation von Oxyhämoglobin nimmt mit steigender Temperatur zu, da die Vereinigung von Hämoglobin und Sauerstoff endotherm erfolgt.

In ähnlicher Weise läßt sich auch in einer Anthocyanlösung das Gleichgewicht zwischen dissoziiertem und undissoziiertem Anteil durch Temperaturänderung verschieben; das kommt in einer Farbänderung zum Ausdruck. Daß diese Gleichgewichtsverschiebung auch in lebenden Zellen möglich ist, zeigen Versuche an Blütenblättern von *Erodium gruinum* und *E. ciconium* besonders deutlich. Bei niedriger Temperatur (bis etwa 20°) sind die Blütenblätter blau, bei höherer Temperatur werden sie rosa und schließlich verschwindet die Färbung ganz. Beim Abkühlen tritt, wie es bei einer so einfachen Gleichgewichtsverschiebung zu erwarten ist, wieder die alte Färbung auf (FITTING).

In der lebenden Zelle ist eine qualitative Veränderung der chemischen Zusammensetzung mit der Temperatur aber auch schon dadurch möglich, daß die Einzelprozesse verschiedene Temperaturkoeffizienten besitzen und daß namentlich noch die qualitativen Änderungen der Enzymtätigkeit hinzukommen; ein hydrolysierendes Enzym kann je nach dem Vorhandensein oder Fehlen einer besonderen, unter anderem durch die Temperatur beeinflussbaren strukturellen Verankerung im Kolloidsystem des Plasmas synthetisierend oder hydrolysierend wirken.

Durch die Möglichkeit solcher Gleichgewichtsverschiebungen ist es übrigens auch verständlich, daß manche Pflanzen schon bei Temperaturen zwischen 0 und +4° den Kältetod, andere bei +20° den Wärmetod erleiden.

Ein niedriges Temperaturoptimum des Wachstums läßt sich nun beispielsweise dadurch erklären, daß die chemische Zusammensetzung bei niedriger Temperatur für die Atmung günstiger ist als bei hoher Temperatur. Das ist in der Tat vor allem schon darum möglich, weil niedrige Temperatur zumeist die Bildung von Zucker aus Stärke begünstigt (vgl. auch S. 23). Diese Begünstigung ist übrigens durch eine einfache Anwendung des Prinzips vom beweglichen Gleichgewicht auf das System Stärke  $\rightleftharpoons$  Zucker noch nicht vollständig erklärbar, da die Zuckerbildung aus Stärke nur schwach exotherm ist. Es dürften also Beeinflussungen der Fermentaktivität durch kolloidale Umwandlungen beteiligt sein. Solange nun die Begünstigung der Atmung durch Zuckerbildung stärker ist als ihre Hemmung durch Verzögerung der temperaturabhängigen chemischen Prozesse, kann die Atmung und damit das von ihr abhängige Wachstum zunehmen. Schließlich aber wird auf jeden Fall doch ein Optimum erreicht. Speziell für die Tulpen, für die wir oben erwähnten, daß in bestimmten Stadien der Entwicklung das Optimum für die Streckung recht niedrig liegt, ist ein solcher Zusammenhang zwischen der Temperaturwirkung auf den Zuckergehalt, die Atmung und die Streckung nachgewiesen worden (ALGERA).

Jedoch ist auch an kompliziertere Zusammenhänge zu denken. Qualitative chemische Zustandsänderungen in der Zelle können zur unterschiedlichen Bildung oder Aktivierung wachstumsnotwendiger Katalysatorsubstanzen führen. So ist beispielsweise die Auxinabgabe der Haferkoleoptile bei 25° optimal.

Erhöhte Temperatur wirkt unter anderem noch dadurch günstig auf die Wachstumsgeschwindigkeit, daß (auf dem Wege über das Plasma) die plastische Membrandehnbarkeit erhöht wird. Diese Möglichkeit ist bei den thermonastischen Wachstumsbewegungen der Perigonblätter von *Crocus* und *Tulipa* ausgenutzt (BÖHNER). Die Blüten dieser Pflanzen öffnen sich bei erhöhter Temperatur infolge vorübergehend verstärkten Wachstums der Perigonoberseite (Abb. 205, 206). Die Unterseite reagiert langsamer auf den Temperaturanstieg, so daß sie erst später, wenn die Wachstumsgeschwindigkeit der Oberseite bereits ihr Maximum überschritten hat, oder sogar ganz zurückgegangen ist, deutlich wird und zum Zurückgehen der Öffnungsbewegung führt.

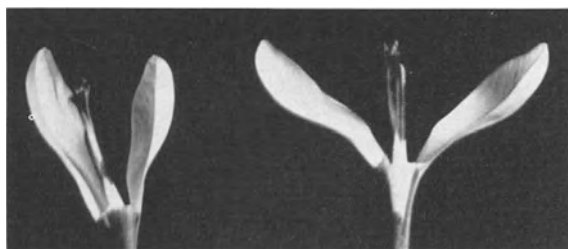


Abb. 205. *Crocus*. Alle Perigonblätter bis auf zwei entfernt. Links bei niedriger, rechts bei erhöhter Temperatur. Thermonastische Auswärtskrümmung durch verstärktes Wachstum der innerseitigen Perigonblattbasis.  $\frac{2}{3}$  der natürlichen Größe.

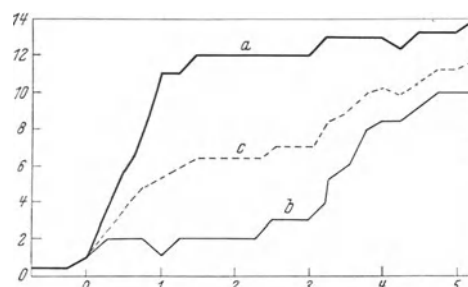


Abb. 206. Wachstum eines Perigonblattes von *Crocus* bei Erhöhung der Temperatur von 9,3° auf 20,8° C. a Innenseite, b Außenseite, c Mittellinie. Auf der Abszissenachse ist die Zeit in Stunden angegeben. Nach WIEDERSHEIM.

## 2. Formative Wirkungen der Temperatur.

Auch die Gesamtzahl der im Laufe der Entwicklung oder eines bestimmten Entwicklungsabschnittes erfolgenden Zellteilungen und die

bei der Streckung erreichte Endgröße der Zellen wird durch die Temperatur beeinflusst. Das heißt, der Temperatur kommen auch formative Wirkungen zu; oft erinnern diese an die formative Wirkung von Licht und Dunkelheit. Niedrige Temperatur kann ebenso wie Licht verkürzend auf die Internodienlänge wirken. — *Daucus*-Wurzeln (Karotten) werden bei niedriger Temperatur länglich und zeigen konische Form, bei höherer Temperatur bleiben sie kürzer, werden aber dicker (BREMER). — Bei Tulpen wird der Blütenboden um so breiter, je niedriger die Temperatur während seiner Anlage ist; eine Folge dieser Oberflächenvergrößerung ist es außerdem, daß bei niedriger Temperatur durchweg eine größere Zahl von Blütenanteilen (Perigon-, Staub- und Fruchtblätter) angelegt wird als bei höherer Temperatur (Abb. 207). —

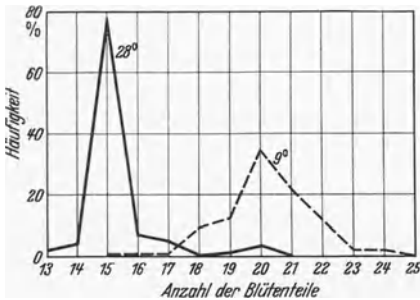


Abb. 207. Abhängigkeit der Zahl der Blütenanteile von der Temperatur bei der Tulpe „Pride of Harlem“. Auf der Ordinate ist angegeben, wie häufig die verschiedenen (in der Abszisse genannten) Anzahlen von Blütenanteilen gebildet worden sind. Bei den Kurven ist noch genannt, wie hoch die Temperatur während der Blütenbildung war. Niedrige Temperatur wirkt verbreiternd auf den Blütenboden und begünstigt dadurch die Ausbildung der Blütenanteile (Perigon-, Staub- und Fruchtblätter). Nach BLAAUW, LUYTEN und HARTSEMA.

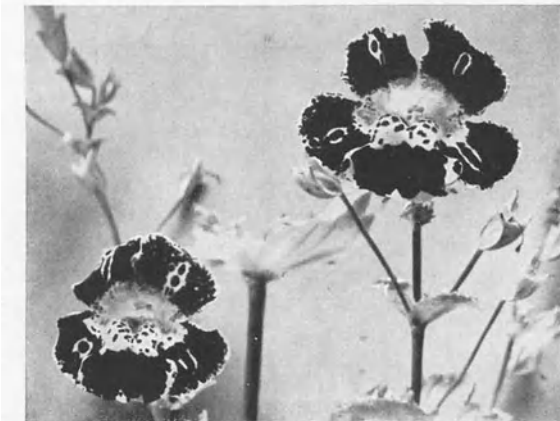


Abb. 208. *Mimulus tigrinus grandiflorus*. Unten bei normaler Temperatur gehalten, oben vor dem Aufblühen 4 Tage bei einer auf 30° erhöhten Temperatur gehalten. Nach MARHEINEKE.

Aus den Brandsporen von *Ustilago descipiens* bildet sich beim Keimen kein Promycel, sondern nur ein kurzes, die Spordien abschnürendes Sterigma, wenn die Temperatur 0° beträgt. Bei 20° aber wird das vierzellige Promycel gebildet und jede seiner Zellen schnürt Spordien ab; bei 25° entsteht ebenfalls das vierzellige Promycel, jedoch kopulieren die Zellen jetzt untereinander statt Spordien zu bilden (HÜTTIG).

Ein Hinweis auf die Wirkung der Temperatur bei der Determination von Färbung und Musterung der Blütenblätter möge hier angeschlossen werden, obgleich es sich nicht um Wachstumsbeeinflussungen handelt. Diese Determination ist bei manchen Blüten nur in sehr kurzdauernden, oft weniger als einen Tag bestehenden sensiblen Perioden möglich, die mehrere Tage, oft 1 bis

2 Wochen, vor der Blütenentfaltung von der Knospe durchschritten werden. In dieser sensiblen Periode kann bei *Petunia* durch hohe Temperatur (aber auch durch schwaches Licht) die nachher je Zelle gebildete Farbstoffmenge und auch die Gesamtzahl der farbstoffhaltigen Zellen bestimmt werden. Die Blütenblätter sind später blau, wenn während der sensiblen Periode hohe Temperatur einwirkte, aber farblos, wenn die Temperatur niedrig war. Die Blütenblätter von *Mimulus tigrinus* sind gelb mit unregelmäßigen braunen Arealen; diese Areale werden reduziert, sofern während der sensiblen Periode hohe Temperatur einwirkt (SCHRÖDER; MARHEINEKE) (Abb. 208).

### 3. Nachwirkungen eines während sensibler Perioden erfolgten Temperatureinflusses.

Die eben am Beispiel der Färbungs- und Musterungsdetermination der Blüten erkannte *Bedeutung einer temperatursensiblen Periode* tritt auch bei der Wirkung der Temperatur auf das Wachstum gelegentlich in Erscheinung. Die Wachstumsbeeinflussung wird dann erst lange nach Beendigung der sensiblen Periode und der Temperaturbehandlung deutlich. Auch hier können wir ähnlich wie bei den formativen Wirkungen, obwohl es sich um recht wichtige und auch landwirtschaftlich sowie gärtnerisch bedeutungsvolle Erscheinungen handelt, eine befriedigende Kausalanalyse noch nicht andeuten und müssen uns daher mit der Beschreibung einzelner Fälle begnügen.

Schon bei der Behandlung der Lichtreizwirkungen erwähnten wir, daß *hohe Temperatur*, die während der sensiblen Periode (1—2 Tage nach dem Quellungsbeginn) auf Gramineenkeimlinge einwirkt, ebenso wie Licht die Entwicklung des ersten Internodiums (des „Mesokotyls“) unterdrückt und daß die Lichtwirkung wenigstens zum Teil durch Transformation der strahlenden Energie in Wärme zustande kommt. Nach dem dort Gesagten wäre zu vermuten, daß die hohe Temperatur auf ein Teilungshormon oder seine Bildung inaktivierend wirkt. Die hohe Temperatur braucht nur einige Stunden einzuwirken, um eine praktisch vollständige Unterdrückung des späteren Wachstums zu erzielen. — Auch an Wurzeln von *Allium cepa* wurde eine Hemmung der Zellteilungen durch hohe (aber noch nicht schädigende) Temperaturen gefunden (WASSERMANN).

Wie wenig wir es hier aber mit einem allgemeinen Gesetz zu tun haben, möge der Hinweis auf die Temperaturwirkung bei der Blattentwicklung von *Hyacinthus orientalis* zeigen. Eine erhöhte Temperatur (35°) wirkt auf die Zellteilungen des sich entwickelnden Laubblattes zwar unmittelbar hemmend, nach der Wiederherstellung mäßiger Temperatur (17°) tritt aber eine Nachwirkung ein, die in starker Teilungs- (nicht auch Streckungs-) Förderung besteht, so daß die mit hoher Temperatur vorbehandelten Blätter die doppelte Endlänge erreichen wie die von vornherein nur in mäßiger Temperatur gehaltenen (LUYTEN).

Auf die Geschwindigkeit der Gesamtentwicklung wirkt oft eine Vorbehandlung jugendlicher Organe mit *niedrigen Temperaturen* günstig. Wieweit diese Erscheinung mit dem früher besprochenen günstigen Effekt niedriger Temperatur auf die Abkürzung der Ruheperiode in einem tieferen physiologischen Zusammenhang steht, ist nicht bekannt. Namentlich bei Getreide, in erster Linie bei Wintergetreide, ist die große Bedeutung niedriger Temperaturen während der ersten Entwicklungsstadien des Keimlings deutlich. Läßt man in dieser Zeit mehrere Tage oder Wochen niedrige Temperaturen (etwa zwischen 0 und 5°) einwirken, so wird die vegetative Entwicklung unterdrückt und dadurch schneller abgeschlossen; die Blütenbildung beginnt früher als ohne die Kältebehandlung, man

spricht von *Keimstimmung*, Jarowisation oder Vernalisation). Für die normale Entwicklung des Wintergetreides ist die Kälte, die ja auch in der freien Natur einwirkt, unerlässlich. Daher kann das Wintergetreide



Abb. 209. Eckendorfer Wintergerste; Aussaat 19. April. Links unbehandelt, rechts während 25 Tage bei +2° jarowisiert. Die Abbildung zeigt den Zustand der Pflanzen vom 23. Juni, d. h. 65 Tage nach der Aussaat. Nach HARDER und DENFFER.

seine Entwicklung innerhalb eines Sommers nicht vollständig durchlaufen, wenn es erst im Frühjahr ausgesät wird. Die Aussaat muß bereits im Herbst vorgenommen werden, damit während der Keimung die Kälte einwirken kann. Nur durch künstliche Kältebehandlung kann es gelingen, aus der zweijährigen Pflanze eine einjährige zu machen. Einen grundsätzlichen Unterschied zwischen Sommer- und Wintergetreide (und überhaupt zwischen den ein- und zweijährigen Pflanzen) braucht man nicht anzunehmen. Bei beiden hemmt eine zu hohe Keimtemperatur die reproduktive Entwicklung, jedoch gelingt die Beseitigung dieser Hemmung beim Sommergetreide (bzw. bei anderen einjährigen Pflanzen) schon durch weniger starke Temperaturerniedrigung als beim Wintergetreide (bzw. anderen zweijährigen Pflanzen). Durch die Keimstimmung mit niedriger Temperatur kann man Sorten, die in Gegenden mit kurzem Sommer normalerweise nicht zur Fruchtreife gelangen, anbaufähig machen, so daß dieses

Verfahren neben dem der photoperiodischen Reizung, die ja auch schon während des Keimungsstadiums wirksam ist (jedoch meist erst etwas später als die Temperatur) in manchen Ländern eine praktische Bedeutung erlangen kann.

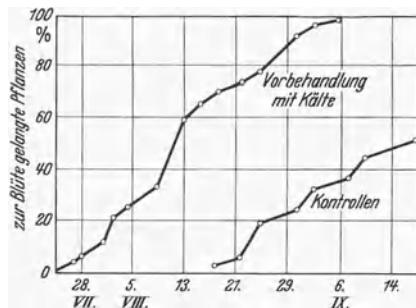


Abb. 210. *Sinapis alba*. Diese Langtagpflanze wurde bei täglich 9stündiger Beleuchtung, also im Kurztag gezogen. Ein Teil der Pflanzen wurde im Alter von 3 Tagen (beginnend am 21. Mai) für 20 Tage in den Kühlschrank (0—2°) gebracht; die übrigen kamen gleich ins Freiland (nachts in einen Schuppen). Die Ordinate gibt den Prozentsatz der Pflanzen an, die die erste Blüte entwickelt hatten. Die Kältebehandlung (Jarowisation) kann also ähnlich wie der Langtag die Blütenbildung beschleunigen (vgl. Abb. 201). Nach HARDER und STÖRMER.

Die Temperaturbehandlung läßt sich auch mit der photoperiodischen Reizung kombinieren, die Erfolge können dadurch noch verbessert werden. Allerdings ist zu berücksichtigen, daß bei sehr schneller Entwicklung die Bildung von Assimilaten zu sehr eingeschränkt sein kann, so daß der Ernteertrag meist vermindert ist, obwohl die Kältebehandlung die Zahl der Körner je Ähre günstig beeinflussen kann (MAXIMOW; LYSENKO; HARDER; RUDORF). — Den Erfolg solcher Jarowisation zeigen die Abb. 209 und 210.

Da, wie wir schon früher erwähnten, dem Mengenverhältnis von löslichen Kohlehydraten zum Stickstoff oft eine entscheidende Rolle für die Blühwilligkeit zugeschrieben worden ist<sup>1</sup>, lag es nahe, auch bei der Keimstimmung

wieder an einen solchen Zusammenhang zu denken. Niedrige Temperatur begünstigt ja die Zuckerbildung. Das ist auch am Getreide nachgewiesen worden und entspricht dem außerdem gelungenen Nachweis erhöhter

<sup>1</sup> Vgl. jedoch KNODEL.

Diastaseaktivität in den mit niedriger Temperatur behandelten Pflanzen. Auch an eine Beeinflussung von Hormonen ist gedacht worden. Jedoch sprechen einige Erfahrungen dafür, daß es sich um eine Beeinflussung des Plasmas handelt. Vor allem muß die neuere Beobachtung berücksichtigt werden, daß die Kältebehandlung schon in einem sehr jungen Stadium der embryonalen Entwicklung Erfolg hat (GREGORY und PURVIS). Es ist nicht, wie man zunächst annahm, notwendig, daß der Embryo fertig ausgebildet ist und seine Ruheperiode beendet hat. Schon lange vor dem Eintritt der Ruheperiode, ja sogar schon 5 Tage nach der Betäubung (der Embryo enthält dann 8 Zellen)

läßt sich durch Kältebehandlung die spätere reproduktive Entwicklung beschleunigen. Der Erfolg ist auch dann erzielbar, wenn der Embryo aus der Frucht herausgenommen wird; es kann also nicht, wie gelegentlich im Zusammenhang mit der vermuteten Bedeutung des Zuckergehalts angenommen wurde, auf die Beeinflussung der Diastaseaktivität im Endosperm ankommen. Ähnliche Erfahrungen sind schon vorher an *Phaseolus multiflorus* gemacht worden, auch hier ist es für das spätere Keimlingswachstum von erheblicher Bedeutung, wie hoch die Temperatur während der Samenreife war (BÜNNING). Der Unterschied macht sich bei dieser Pflanze aber nicht nur im späteren Verhalten der Pflanze bemerkbar, sondern er kommt schon im Bau der Embryonen zum Ausdruck und jene Unterschiede lassen sich aus diesen erklären. Hohe Temperatur fördert die Zellteilung im

Epikotyl des jungen Embryo. Im reifen Samen sind die Embryonen infolgedessen um so größer, je höher die Temperatur während der Samenreife war; die anderen Organe werden kaum beeinflußt. An der Keimpflanze erreichen die Epikotyle je nach der Temperatur zur Zeit der Samenreife eine unterschiedliche Endlänge, wobei die Längenverhältnisse etwa den im reifen Samen gegebenen entsprechen. Die Keimpflanzen mit hohen Epikotylen benötigen zur Erreichung eines bestimmten Grades der vegetativen Entwicklung eine längere Zeit als die anderen, da für das Epikotylwachstum eine größere Menge von Reservestoffen und Assimilaten erforderlich ist. Schon die Primärblätter erreichen ihre Endlänge langsamer. Infolgedessen werden auch die Blüten später angelegt als bei



Abb. 211. Strubes Schlanstedter Weißhafer, Erntegut 1928. Links Nachbau Banat (Trockenherkunft); rechts Originalsaat von Schlanstedt (Feuchtherkunft). Nach SCHEIBE.

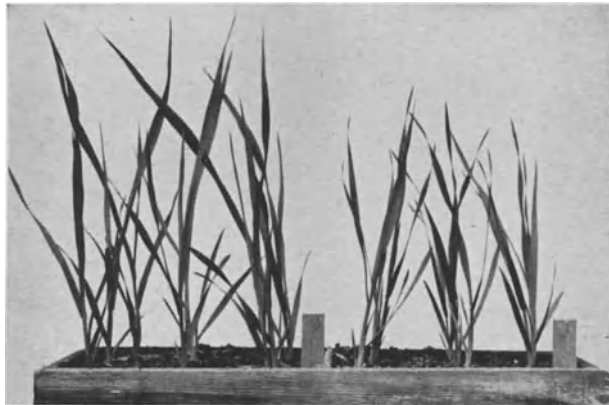


Abb. 212. Fichtelgebirgshafter, Ernte 1928. Links Trockenherkunft Banat (3. Nachbau); rechts Feuchtherkunft Marktredwitz (Original). Aussaat vom 31. 3. 29. Die abgebildeten Pflanzen sind 51 Tage alt. Nach SCHEIBE.

Epikotyl des jungen Embryo. Im reifen Samen sind die Embryonen infolgedessen um so größer, je höher die Temperatur während der Samenreife war; die anderen Organe werden kaum beeinflußt. An der Keimpflanze erreichen die Epikotyle je nach der Temperatur zur Zeit der Samenreife eine unterschiedliche Endlänge, wobei die Längenverhältnisse etwa den im reifen Samen gegebenen entsprechen. Die Keimpflanzen mit hohen Epikotylen benötigen zur Erreichung eines bestimmten Grades der vegetativen Entwicklung eine längere Zeit als die anderen, da für das Epikotylwachstum eine größere Menge von Reservestoffen und Assimilaten erforderlich ist. Schon die Primärblätter erreichen ihre Endlänge langsamer. Infolgedessen werden auch die Blüten später angelegt als bei



den Pflanzen mit kurzen Epikotylen. Das heißt also, daß (ganz entsprechend den Erfahrungen über die Kältebehandlung beim Getreide) Pflanzen aus Samen, die bei niedriger Temperatur (also etwa im Herbst) gereift sind, schneller zur Blüte kommen als die bei hoher Temperatur gereiften.

Physiologisch anderer Natur scheint die ebenfalls im späteren Keimlingswachstum zum Ausdruck kommende Beeinflussung der Embryonen zu sein, die sich bei Getreide bemerkbar macht, das unter verschiedenen Witterungsverhältnissen gereift ist. Hafer, der bei großer Trockenheit und hoher Temperatur gereift ist, keimt schneller und zeigt auch schnelleres Keimlingswachstum als Hafer, der bei niedriger Temperatur und feuchter Luft gereift ist (Abb. 211, 212). Unter optimalen Keimungsbedingungen werden die Unterschiede nicht deutlich. Für das unterschiedliche Verhalten ist offenbar die verschiedene chemische Zusammensetzung der Embryonen verantwortlich. Bei geringer Feuchtigkeit und hoher Temperatur gereifte Embryonen enthalten mehr Zucker und Eiweiß als andere; der höhere Zuckergehalt ermöglicht eine raschere Aufnahme des Wassers bei der Keimung. Die schnellere Keimung bedingt auch einen rascheren Abschluß des Keimlingswachstums und damit einen schnelleren Blühbeginn sowie den Gewinn größerer Zeit für die Kornausbildung, die infolgedessen reichlicher wird.

#### 4. Weitere Temperaturwirkungen.

Plötzliche Temperaturerhöhungen oder -senkungen üben auf die Zelle eine Reizwirkung aus. Welche Primärvorgänge dabei wichtig sind, ist nicht bekannt; man kann wieder nur unbestimmt von einer Gleichgewichtsstörung sprechen. Jedenfalls führt diese Störung schließlich zu den verschiedensten Reaktionen. Die Plasmaströmung kann aufhören [bei *Nitella* nach einen Temperatursturz um 15–20° (COOK)]. Eine Entwicklungshemmung kann beseitigt werden. So löst bei manchen tropischen Pflanzen ein plötzlicher, wenn auch geringer Temperatursturz (z. B. infolge Regens) den letzten, noch eine bestimmte Anzahl von Tagen erfordernden Entwicklungsschritt der Blüte aus, so daß dann alle Blüten gleichzeitig zur Entfaltung kommen (COSTER). Sehr häufig führt eine plötzliche Temperatursenkung oder -erhöhung auch zur Auslösung von Alles-oder-Nichts-Erregungen. Man kann daher an allen Pflanzen, bei denen solche Erregungen zu Bewegungsreaktionen führen, durch Temperaturreize Bewegungen hervorrufen, die natürlich vollkommen den durch mechanische oder andere Reize bedingten gleichen. Solche Reaktionen lassen sich bei Mimosen, bei *Drosera* und bei Ranken leicht erzielen; geeignet sind Temperatursprünge um etwa 5° oder mehr.

Auch die Reizreaktionen der Geißeln sind durch Temperatursprünge erzielbar, so daß also thermotaktische Bewegungen entstehen.

Temperaturreize können ferner ähnlich wie Lichtreize zu tagesperiodischen Bewegungen führen. Einige Pflanzen reagieren auf die Temperatur sogar stärker als auf das Licht, während der Temperatureinfluß bei anderen nur gering ist.

#### Literatur.

- ALGERA: Proc. Akad. Wetensch. Amsterd. **39**, 1 (1936).  
 BĚLHRÁDEK: Temperatur and living matter. Berlin 1935. — BLAAUW, HARTSEMA, LUYTEN u. a.: Proc. Acad. Wetensch. Amsterd.; zahlr. Arbeiten; z. B. **30**, 197 (1927); **35**, 803 (1932); **36**, 120 (1933); **39**, 604 (1936). — BLAAUW, LUYTEN and HARTSEMA: Proc.

- Akad. Wetensch. Amsterd. **35**, 13 (1932). — BÖHNER: Z. Bot. **26**, 65 (1933). — BREMER: Medd. Norg. Landbrukshiskole **11**, 55 (1931). — BÜNNING: Flora (Jena), N. F. **29**, 120 (1934).  
 COOK: J. gen. Physiol. **12**, 793 (1929). — COSTER: Ann. Jard. bot. Buitenzorg. **35**, 125 (1926).  
 ERMANN: Ber. dtsh. bot. Ges. **44**, 432 (1926).  
 FITTING: Z. Bot. **4**, 81 (1912).  
 GREGORY and PURVIS: Ann. of Bot., N. s. **2**, 237 (1938).  
 HARDER u. DENFFER: Züchter **9**, 17 (1937). — HARDER u. STÖRMER: Landw. Jb. **83**, 401 (1936). — HÜTTIG: Z. Bot. **24**, 529 (1931).  
 KNODEL: Z. Bot. **29**, 449 (1936).  
 LEPESCHKIN: Protoplasma (Berl.) **23**, 349 (1935). — LUYTEN: Proc. Akad. Wetensch. Amsterd. **30**, 197 (1927).  
 MARHEINEKE: Jb. Bot. **83**, 593 (1936). — MAXIMOW, LYSENKONA: Vgl. z. B. Bull. 17, Imp. Bur. Plant Genet. Cambridge 1935.  
 PERRIER: C. r. Acad. Sci. Paris **188**, 1426 (1929). — PORODKO: Ber. dtsh. bot. Ges. **44**, 80 (1926).  
 RUDORF: Züchter **7**, 193 (1935).  
 SCHEIBE: Angew. Bot. **16**, 58 (1933). — SCHRÖDER: Jb. Bot. **79**, 714 (1934). — SILBERSCHMIDT: Ber. dtsh. bot. Ges. **43**, 475 (1925).  
 WASSERMANN: Arch. exper. Zellforsch. **11**, 43 (1931). — WASSINK: Rec. Trav. bot. néerl. **31**, 583 (1934).

## V. Wirkung der Elektrizität.

Starke elektrische Ströme bedingen an Pflanzen stets Schädigungen, die schließlich auch zu mikroskopisch wahrnehmbaren Änderungen der Plasmabeschaffenheit führen. Die Plasmaströmung wird sistiert; es treten Koagulationen, Entmischungen, Vakuolenbildungen und Viskositätsänderungen ein, also Veränderungen der Art, wie sie auch nach anderen schädigenden Einflüssen beobachtet werden können.

Bei gelinderen Einwirkungen sind Schäden mikroskopisch nicht wahrnehmbar; trotzdem kann die Reizung erhebliche physiologische Folgen nach sich ziehen, vor allem, weil der elektrische Reiz ebenso wie der mechanische zur Auslösung von Alles-oder-Nichts-Erregungen hervorragend geeignet ist. Man kann daher durch gelinde elektrische Reizung, am besten durch Induktionsschläge, an allen Organen, bei denen solche Erregungsvorgänge zu Bewegungsreaktionen führen, leicht elektronastische Reaktionen erzielen. Der elektrische Reiz wird bei der reizphysiologischen Untersuchung solcher Objekte sogar oft gegenüber dem mechanischen vorgezogen, da er sich leichter und genauer als dieser dosieren läßt. An allen seimonastisch reaktionsfähigen Objekten, also beispielsweise an Mimosen, *Centaurea*-, *Berberis*- oder *Sparmannia*-Staubfäden, *Dionaea*-Blättern sowie an Ranken lassen sich auf diese Weise elektronastische Reaktionen erzielen, deren Mechanik natürlich nicht anders ist, als wenn die zur Bewegungsreaktion führenden Erregungsvorgänge mechanisch ausgelöst werden; es handelt sich also je nach dem Objekt um Turgor- oder Wachstumsbewegungen.

Bei der elektrischen Auslösung der Alles-oder-Nichts-Erregung kommt es nicht auf den absoluten Wert der Stromintensität und Stromdichte an, sondern vor allem auf die Geschwindigkeit der Intensitätsänderung, außerdem auf die Dauer der Durchströmung. Die Reizwirkung beruht anscheinend auf Ionenkonzentrationsänderungen an den Plasmagrenzschichten; diese Membranpolarisierung kann unmittelbar Ursache für den Erregungseintritt sein. Auch die normale Erregungsausbreitung stellt man sich ja — wie wir früher erwähnten — oftmals so vor, daß die im Aktionsstrom zum Ausdruck kommende reizbedingte Potentialänderung

an der Plasmagrenzschicht durch elektrische Reizung der benachbarten Regionen die Erregungsleitung ermöglicht.

Zur Erklärung der Primärwirkung der elektrischen Reize sind viele Modellversuche unternommen worden. Beispielsweise wurde auf eine Phasenumkehr in Öl-Wasseremulsionen bei elektrischer Durchströmung hingewiesen: Befindet sich zunächst Wasser als disperse Phase im Dispersionsmittel Öl, so kann dieses System infolge des elektrischen Stromes in ein anderes mit Öl als disperser Phase übergehen. Eine endgültige Entscheidung über die Anwendbarkeit dieser Modellversuche auf die Zellvorgänge läßt sich nicht treffen.

Wird ein Organ, etwa eine Wurzel, so in eine elektrisch durchströmte Flüssigkeit gebracht, daß der Strom senkrecht zur Längsachse des Organs fließt, so treten tropistische Krümmungen auf, die man als galvanotropisch bezeichnet hat. Jedoch scheinen für die Krümmungsauslösung Elektrolyseprodukte verantwortlich zu sein, so daß man eher von einem Chemotropismus sprechen sollte, der sogar schon weitgehend mit einem Traumatotropismus vergleichbar ist. — Bei geißeltragenden, aber auch bei unbegeißelten Organismen lassen sich leicht galvanotaktische Reaktionen erzielen; einige Organismen sind positiv, andere negativ galvanotaktisch.

Galvanotropische Reaktionen sind auch an Pollenschläuchen beobachtet worden (WULF). Das ist insofern bemerkenswert, als viele Narben gegen den Fruchtknoten elektrisch negativ sind und man dieses Potential für die Bewegungsbestimmung des Pollenschlauches (wenn die normale Lenkung nicht chemotropisch erfolgt) verantwortlich machen könnte. Bei *Primula grandiflora* kann die genannte Potentialdifferenz 200 mV erreichen, in anderen Fällen ist sie erheblich geringer (CHODAT und GUHA).

Im elektrostatischen Feld führen viele Organe ebenfalls Krümmungen aus, und zwar krümmen sich die Wurzeln so, daß die Seite, in der das Feld einen + -Pol induziert, konkav wird. Sprosse (Hypokotyle, auch Koleoptilen) krümmen sich entgegengesetzt. Entsprechende Krümmungen entstehen auch dann, wenn das elektrische Potential durch Einschaltung der Pflanze in ein Ionenkonzentrationsgefälle erzeugt wird, wenn also beispielsweise antagonistische Flanken mit Salzlösungen verschiedener Konzentration in Berührung stehen. Hierbei sind Potentiale zwischen etwa 50 und 100 mV am wirksamsten. Zur Erklärung dieser elektrotropischen Krümmungen wird eine kataphoretische Auxinverschiebung angenommen. Man kann so in der Vermutung gestützt werden, daß auch die nach phototropischer oder geotropischer Reizung auftretenden Auxinverschiebungen kataphoretischer Natur sind; bei der Besprechung geotropischer Krümmungen werden wir darauf zurückkommen (AMLONG). — Das antagonistische Verhalten von Sproß (oder Koleoptile) und Wurzel ist leicht verständlich, weil Auxinanreicherung bei Wurzeln eine Hemmung, bei Sprossen und Koleoptilen aber eine Förderung des Wachstums bedingt.

Auch viele andere Erfahrungen sprechen dafür, daß den von der Zelle geschaffenen elektrischen Potentialen eine erhebliche Rolle zufällt; wir haben darauf an mehreren Stellen, z. B. bei der Frage der Wasseraufnahme und -abgabe hingewiesen. Die Versuche über Reizwirkungen experimentell angelegter elektrischer Potentiale können also sehr wohl geeignet sein, uns einen Einblick in manche normale Zellvorgänge zu verschaffen.

Dagegen haben die Versuche über Wirkungen der Luftelektrizität auf pflanzenphysiologische Prozesse nicht zu bedeutenden Ergebnissen geführt. Zwar wurden mehrfach angebliche Wirkungen eines veränderten Ionisationsgrades der Luft auf Atmungs- und Wachstumsprozesse beschrieben. Sorgfältige Nachuntersuchungen führten aber, obwohl auch der Einfluß weitgehend entionter Luft mit dem stark ionisierter verglichen wurde, nicht zu klaren Ergebnissen (STERN, BÜNNING und WOŁODKIEWITSCH).

## Literatur.

- AMLONG: *Planta* (Berl.) **21**, 211 (1934).  
 CHODAT u. GUHA: *C. r. Soc. Phys. et Nat. Genève* **43**, 105 (1926).  
 STERN, BÜNNING u. WOŁODKEWITSCH: *Planta* (Berl.) **11**, 45 (1930).  
 UMRATH: *Protoplasma* (Berl.) **17**, 258 (1933).  
 WULF: *Planta* (Berl.) **24**, 602 (1935).

## VI. Schwerkraftwirkungen.

### 1. Die Reizaufnahme und der Orthogeotropismus.

Auf die Einwirkung der Schwerkraft kann die Pflanze ähnlich wie auf den Lichteinfluß in recht verschiedenartiger Weise reagieren. Es können orthotrope Krümmungen eintreten, die entweder (wenn sie zum Erdmittelpunkt gerichtet sind) *positiv* oder (wenn sie vom Erdmittelpunkt fort gerichtet sind) *negativ geotropisch* (Abb. 213) genannt werden; es können auch *plagiotope* Krümmungen erfolgen, bei denen sich das Organ in einen von Fall zu Fall verschiedenen Winkel zur Lotlinie einstellt; beträgt dieser Winkel  $90^\circ$ , so sprechen wir von *diageotropischen* Einstellungen. Aber auch durch *Torsionen* kann sich ein aus seiner Normallage gebrachtes Organ wieder in diese zurückorientieren oder sie so auch zum erstenmal erreichen. Die Schwerkraft kann ferner ähnlich wie das Licht die *Lage von Basal- und Apikalpol* sowie die *Dorsiventralität* der verschiedensten Organe mit ihren mannigfaltigen physiologischen und morphologischen Folgen determinieren.

Daß für diese von der Lage der Pflanze zur Lotlinie abhängigen Reaktionen wirklich die Schwerkraft verantwortlich ist, ergibt sich eindeutig aus der Möglichkeit, gleichartige Reaktionen auch durch Verwendung von Zentrifugalkräften zu erzielen. Seit den Versuchen KNIGHTS über den Geotropismus ist das anerkannt.

Trotz dieser großen Mannigfaltigkeit geischer Reaktionen wird man annehmen dürfen, daß die primären physiologischen Wirkungen, also die schon ohne physiologische Auslösungsprozesse von der Schwerkraft selber geleisteten Prozesse, d. h. die *Reizaufnahmeprozesse*, immer von gleicher oder doch ähnlicher Natur sind. Und zwar kommt es allem Anschein nach auf die Verlagerung irgendwelcher Teilchen im Organ an. Von der Größe dieser Verlagerung, also von der durch die Schwer- oder Fliehkraft induzierten stofflichen Polarität zwischen zwei Flanken eines Organs oder zum mindesten zwischen zwei Seiten der einzelnen Zellen hängt die Größe der Folgeaktionen ab. Mit dieser Auffassung stimmt jedenfalls die *Gültigkeit des Reizmengesetzes* gut überein. Eine geringe Reizstärke kann durch entsprechend verlängerte Einwirkung den gleichen Erfolg haben wie ein intensiverer Reiz kürzerer Einwirkung; dem Produkt von Reizdauer und Reizintensität kommt immer die gleiche Reizwirkung zu. Am leichtesten läßt sich das für die geotropische Schwellenreizung zeigen, indem für verschiedene, experimentell ja leicht abstufbare Fliehkkräfte die zur eben sichtbaren Krümmung notwendige Reizwirkungsdauer, d. h. indem die Präsentationszeiten bestimmt werden. Für *Avena-Koleoptilen* wurden beispielsweise folgende (hier nur in einer Auswahl wiedergegebenen) Werte gefunden.



Abb. 213. Erste Stadien der geotropischen Aufrichtung einer horizontal gelegten Koleoptile von *Avena sativa*. Die Koleoptile wurde auf der gleichen Platte 5mal in Abständen von  $\frac{1}{2}$  Stunde photographiert. Der Krümmungsbeginn ist nicht so sehr auf die Spitze lokalisiert wie beim Phototropismus.

*Avena*; Konstanz der zur Reaktion notwendigen Reizmenge.

$i$ = Fliehkraft in g	$t$ = Präsen- tationszeit in Sekunden	$i \cdot t$ = Reiz- menge
0,08	3900	312
0,25	1300	325
0,76	415	315
2,24	125	281
6,48	45	292
17,28	18	311
58,43	5	292

An der Möglichkeit einer Verlagerung von Zellinhaltsbestandteilen durch solche Kräfte kann kein Zweifel bestehen. Zu den mikroskopisch wahrnehmbaren Verlagerungen durch die Schwerkraft gehört in erster Linie die der Stärke; oder richtiger einer Art von Stärke. In vielen Zellen bleibt die Schwerkraft ohne Einfluß auf die Lage der Stärkekörner; die hohe Viskosität und andere Faktoren verhindern eine nennenswerte Um-

lagerung; in einzelnen Zellen dagegen ist diese Umlagerung leicht erzielbar; schon nachdem die Schwerkraft 5–10 Minuten eingewirkt hat, kann die Stärke zum entgegengesetzten Pol der Zelle gelangt sein. Daher haben HABERLANDT und NEMEC die Verlagerung dieser Stärke mit der geotropischen Reizaufnahme in Zusammenhang gebracht und von einer *Statolithenstärke* gesprochen. Die verlagerungsfähige Stärke kommt bei den Wurzeln in den zentralen Zellen der

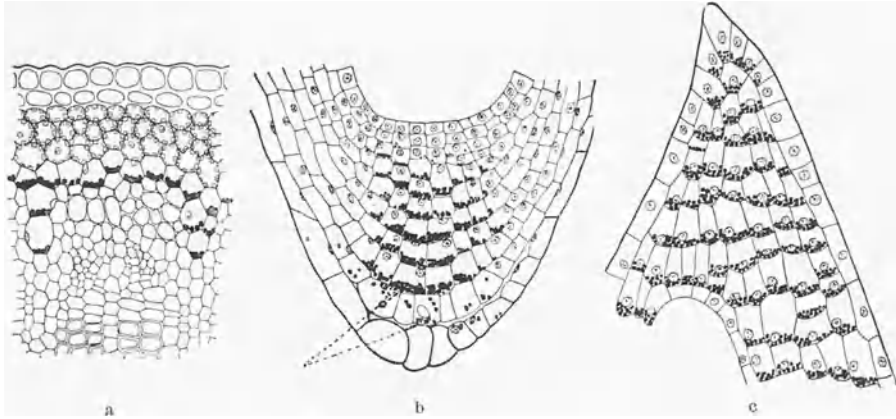


Abb. 214. „Statolithenstärke“; a Sproßquerschnitt von *Linum perenne*; b Wurzelspitze von *Roripa amphibia*, Längsschnitt; c Koleoptilspitze von *Panicum mitaceum*, Längsschnitt. a nach HABERLANDT, b und c nach NEMEC.

Calyptra, bei Koleoptilen in den Zellen der Spitze, und in Sproßorganen in der Stärkescheide vor (Abb. 214). Für diese Statolithentheorie spricht zunächst, daß die Verteilung der geotropischen Sensibilität zum mindesten in groben Zügen mit der Verteilung der verlagerungsfähigen Stärke im Organ übereinstimmt. Daß die geotropische Sensibilität vornehmlich auf die Spitze der meisten Organe beschränkt ist, wissen wir durch eine ganze Reihe von Versuchen. Schon der DARWINsche Versuch, der uns zeigt, daß eine zwangsweise in der geotropischen Reizlage festgehaltene Organspitze immer weitere geotropische Impulse zu den basalen Teilen schiebt, obwohl diese sich bereits stark gekrümmt haben, kann hier genannt werden (Abb. 215). Noch schöner ist die PICCARDSche Versuchsanordnung, bei der die Wurzeln so an der Zentrifuge befestigt werden, daß Spitze und Basis entgegengesetzt gereizt werden (Abb. 216). Mit dieser Methode konnte HABERLANDT zeigen, daß der Einfluß der Spitzenreizung selbst dann dominiert und den Krümmungssinn der ganzen

Wurzel bestimmt, wenn schon von etwa 1,5 mm unterhalb der Spitze an die entgegengesetzte Reizung stattfand. Organe mit einer Stärkescheide sind auch tatsächlich überall dort geotropisch empfindlich, wo sich diese Stärkescheide befindet, also nicht nur in der Spitze.

Die Vorstellung, daß die sich bewegenden Stärkekörner einen mechanischen Reiz auf das Plasma ausüben und dadurch die Entstehung der geotropischen Reaktionen vermitteln, enthält durchaus nichts Unwahrscheinliches; das Plasma ist ja schon gegen die von außen angreifenden mechanischen Reize, obwohl diese es naturgemäß viel schwerer beeinflussen können, sehr empfindlich. Trotzdem stößt die Statolithentheorie auf manche erhebliche Schwierigkeit. Es mag noch dahingestellt bleiben, ob die Verteilung geotropischer Sensibilität in den Organen wirklich immer der Verteilung der verlagerungsfähigen Stärke entspricht, sofern solche überhaupt bei der betreffenden Pflanze vorkommt. Schwerer wiegt es, daß es auch geotropisch gut reagierende Objekte ohne Stärke gibt; in erster Linie können hier die Pilze, beispielsweise die Sporangienträger von *Phycomyces* genannt werden. Wenn also für die höheren Pflanzen die Theorie der Statolithenstärke richtig ist, so müssen wir annehmen, daß verschiedene

Arten der geotropischen Reizaufnahme möglich sind und bei den stärkeren Organismen die Verlagerung anderer Zellinhaltsbestandteile entscheidend ist. Befriedigender wäre dann freilich eine Theorie, die alle Fälle umfaßt. Dieser Forderung genügt die Theorie, die der Verschiebung elektrischer Ladungsträger im Schwerfeld eine entscheidende Bedeutung zuschreibt. Die Wanderungsgeschwindigkeit von Anionen und Kationen kann durch die Schwerkraft verschieden beeinflußt werden, so daß es zur Entstehung elektrischer Potentialdifferenzen in dem betreffenden System kommt. In membranlosen Systemen macht sich ein solcher Effekt praktisch nicht bemerkbar, wohl aber in den von vielen Membranen durchsetzten Pflanzengeweben. Daher kommt es in Pflanzen durch eine Veränderung der Lage im Schwerfeld zum Auftreten elektrischer Potentialdifferenzen (*geoelektrischer Effekt*); und zwar wird bei einem horizontal gelegten Sproß und auch bei einer horizontal gelegten Wurzel die physikalische Unterseite gegen die Oberseite elektrisch um etwa 5–10 mV positiv. BRAUNER, der diesen Effekt genauer untersuchte, fand, daß sich tote Gewebe und andere Systeme mit semipermeablen Membranen (Pergamentpapier) prinzipiell ähnlich verhalten, und den Effekt oft sogar stärker zeigen als lebende Pflanzen. Diese elektrische Potentialdifferenz zwischen Ober- und Unterseite eines

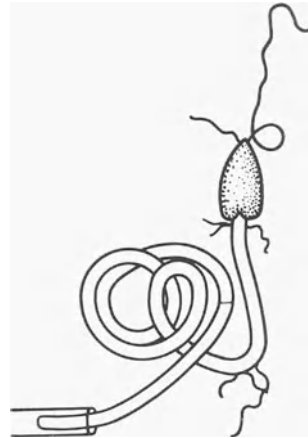


Abb. 215. Ein an der Spitze fixierter Keimling von *Panicum* krümmt sich infolge ununterbrochener geotropischer Impulse immer weiter. Nach DARWIN.

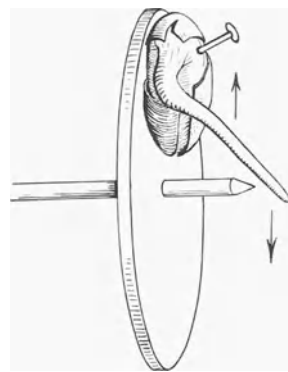


Abb. 216. Schema der Versuchsanordnung von PICCARD zur antagonistischen Reizung von Spitze und Basis der Wurzel. Die Wurzel ist so auf der Zentrifuge angebracht, daß die Fliehkraft auf die Spitze in entgegengesetzter Richtung einwirkt als auf die Basis. Die Pfeile geben die Richtung der Fliehkräfte an. Nach V. GUTTENBERG.

Diese elektrische Potentialdifferenz zwischen Ober- und Unterseite eines

Organs kann man vielleicht für das Auftreten der geotropischen Krümmungen verantwortlich machen; wir sahen schon früher, daß solche Potentialdifferenzen sehr wohl zur Entstehung elektrotropischer Krümmungen führen können. Daß der geoelektrische Effekt in Sprossen und Wurzeln trotz deren gegensätzlichen geotropischen Verhaltens gleichsinnig verläuft, stellt keine Schwierigkeit dar, weil ja gleichartige elektrische Reizung bei diesen Organen entgegengesetzte Krümmungen zur Folge hat; mit der früher genannten Theorie des Elektrotropismus, die an die Möglichkeit kataphoretischer Auxinverlagerung anknüpft, ist dieses Verhalten wegen des gegensätzlichen Reagierens von Sproß und Wurzel auf Auxinzufuhr durchaus vereinbar.

Die auf dem geoelektrischen Effekt aufbauende Theorie der geotropischen Reizaufnahme bietet gegenüber der Statolithentheorie noch den Vorteil, daß nunmehr eine sich auf das ganze Organ, also nicht auf die Einzelzelle, beziehende Polarität gefunden ist und wir nicht die etwas kompliziertere Annahme machen müssen, daß die tangentialen Innen- und Außenseiten einer Zelle auf die Berührung mit Stärkekörnern gegensätzlich reagieren (ohne eine solche oder ähnliche Radialpolarität der Zellen müßten sich ja nach der Statolithentheorie die geotropischen Impulse beider Flanken die Waage halten).

Eines der nächsten Glieder der geotropischen Reizkette besteht nun in der *Herstellung einer unterschiedlichen Auxinkonzentration* zwischen Ober- und Unterflanke des geotropisch gereizten Organs, und zwar beobachtet man stets, daß die Auxinkonzentration einige Zeit (beispielsweise 15 Minuten) nach dem Beginn der geotropischen Reizung in der Unterseite des Organs, sei dieses nun ein Sproß, eine Koleoptile oder eine Wurzel, größer ist als in der Oberseite (z. B. AMLONG; BOYSEN JENSEN). Dafür seien einige Beispiele angeben:

Objekt	Von der Gesamtmenge des im horizontal gelegten Organ vorhandenen Auxins entfallen auf die	
	Oberseite	Unterseite
Koleoptilspitzen von <i>Avena</i> . . .	38	62
Wurzelspitzen von <i>Vicia Faba</i> . .	37	63
Wurzelspitzen von <i>Zea Mays</i> . . .	25	75
Hypokotyle von <i>Lupinus</i> . . . .	32	68
Epikotyle von <i>Vicia Faba</i> . . . .	38	62

Aus diesen Messungen schließt man im allgemeinen, daß der geotropische Reiz eine Auxinverlagerung bedingt. Die ganze Reizkette scheint dann geschlossen erkannt zu sein, wenn man diese Verschiebung auf die elektrische Polarisierung zurückführt, zumal auch gezeigt wurde, daß ein experimentell angelegtes elektrisches Potential in der Pflanze bzw. in Agarblöckchen eine ausreichende kataphoretische Auxinverschiebung ermöglicht. Es scheint also, daß man die Theorie von WENT, CHOLODNY und BOYSEN JENSEN, die wir beim Phototropismus kennenlernten, auf den Geotropismus übertragen darf. Jedoch kann diese Theorie auch für den Geotropismus erheblichen Zweifeln begegnen. Schon BOYSEN JENSEN hat darauf hingewiesen, daß die gefundenen Differenzen der Auxinkonzentration nicht ausreichend sind, um die gefundenen Krümmungen zu erklären. Nur mit Hilfsannahmen kann man diese Schwierigkeit umgehen. Ferner sind an isoliert kultivierten Wurzeln, die keine nachweisbaren Auxinmengen mehr enthielten, doch noch geotropische Krümmungen beobachtet worden. Auch ist zu berücksichtigen, daß die angegebenen Zahlen nur für sich noch nicht den sicheren Schluß zulassen, daß eine Auxinverschiebung stattgefunden hat; denn es fehlt die Vergleichsmög-

ausreichende kataphoretische Auxinverschiebung ermöglicht. Es scheint also, daß man die Theorie von WENT, CHOLODNY und BOYSEN JENSEN, die wir beim Phototropismus kennenlernten, auf den Geotropismus übertragen darf. Jedoch kann diese Theorie auch für den Geotropismus erheblichen Zweifeln begegnen. Schon BOYSEN JENSEN hat darauf hingewiesen, daß die gefundenen Differenzen der Auxinkonzentration nicht ausreichend sind, um die gefundenen Krümmungen zu erklären. Nur mit Hilfsannahmen kann man diese Schwierigkeit umgehen. Ferner sind an isoliert kultivierten Wurzeln, die keine nachweisbaren Auxinmengen mehr enthielten, doch noch geotropische Krümmungen beobachtet worden. Auch ist zu berücksichtigen, daß die angegebenen Zahlen nur für sich noch nicht den sicheren Schluß zulassen, daß eine Auxinverschiebung stattgefunden hat; denn es fehlt die Vergleichsmög-

lichkeit mit dem Auxingehalt ungeretzter Objekte. Allerdings wird gegen die Möglichkeit einer Neuproduktion von Auxin bei geotropischer Reizung angeführt, daß beim Rotieren auf dem Klinostaten (bei horizontal stehender Klinostatenachse), also bei allseitiger geischer Reizung, keine Wachstumsbeschleunigung eintritt, daß also eine Geowachstumsreaktion nicht erfolgt. Es ist jedoch sehr bemerkenswert, daß es Objekte gibt, an denen eine Neuproduktion (bzw. Aktivierung) von Auxin unter dem Einfluß geotropischer Reizung einwandfrei nachgewiesen werden konnte. Manche mit Knoten ausgerüstete Pflanzen zeigen starke geotropische Aufkrümmungen, die darauf beruhen, daß das bereits erloschene Wachstum auf der Unterseite des Knotens wieder aufgenommen wird (SCHMITZ). Die Gräser sowie *Tradescantia*- und *Dianthus*-Arten können hier genannt werden. Der Wiederbeginn des Wachstums beruht, wie speziell für die Grasknoten gezeigt wurde, auf einer erneuten Wuchsstoffbildung (bzw. -aktivierung). Man pflegt diesen Fall als seltene Ausnahme, geradezu als Kuriosität zu bezeichnen. Es ist jedoch nicht sehr wahrscheinlich, daß ein Prozeß, der in den Knoten eine so große Rolle spielt, in anderen Organen überhaupt nicht stattfinden soll.

Noch unsicherer erscheint es, ob man die Herstellung der unterschiedlichen Auxinkonzentration wirklich unmittelbar auf die elektrische Polarisierung zurückführen kann, sie also als kataphoretische Verschiebung betrachten darf. Es ist nachweisbar, daß kompliziertere plasmatische Vorgänge im Spiel sind. In der Hinsicht sind speziell Versuche bemerkenswert, die die größere Wirkung intermittierender Reizung zeigen. Wird eine bestimmte geotropische Reizmenge, also ein bestimmtes Produkt von Zentrifugalkraft und Reizdauer unter Einschaltung von Ruhepausen geboten, so kann die Reizwirkung erheblich größer werden als bei kontinuierlicher Darbietung des Reizes. Die folgende Tabelle zeigt das deutlich (GÜNTHER-MASSIAS):

Aus diesen Versuchen muß wohl geschlossen werden, daß der Reiz mit zunehmender Einwirkungsdauer eine Abstumpfung, also eine *Empfindlichkeitsverminderung* in der Pflanze bedingt, die mit den Grenzen der *Reaktionsfähigkeit* noch nichts zu tun hat. Es muß sich um die Abstumpfung

in dem primär vom Reiz betroffenen physiologischen System handeln. Man kann sich etwa vorstellen, daß die chemische Umwandlung einer Substanz oder der Zerfall eines labilen Systems wichtig ist, dieses chemische oder physikalische System sich aber schnell erschöpft, und erst nach seiner Regeneration, die frühestens nach ungefähr 2 Minuten beendet ist, wieder die volle Sensibilität hergestellt ist, so daß die physiologischen Folgen natürlich im gesamten dann am stärksten sind, wenn immer erst nach dem Abklingen des „Refraktärstadiums“ wieder gereizt wird. Allzu lange Pausen sind wie in allen ähnlichen Fällen ungünstiger, weil dann die sekundären Folgen, mögen sie nun in einer Auxinverschiebung oder in sonstigen Prozessen bestehen, teilweise wieder zurückgegangen sind, bevor der neue Reiz einwirkt. Bei sehr langen Pausen kommt es dann begrifflicherweise überhaupt nicht mehr zur wirksamen Summation der intermittierenden Reizung mit unterschwelligem Teilreizen.

Hypokotyle von *Helianthus*, Reizmenge stets 360 g · sec.

Zuführung der Reizmenge im Verhältnis Reiz:Ruhe	Prozentsatz der eintretenden Krümmungen
1 Min. : 1 Min. (also kontinuierlich)	15,2
1 „ : 1 „ . . . . .	39,1
1 „ : 2 „ . . . . .	44,9
1 „ : 3 „ . . . . .	25,7



Hiernach sieht es so aus, als seien auch bei der geotropischen Reizung Erregungen mit Refraktärstadien beteiligt. Wenn es sich herausstellen sollte, daß es sich dabei um typische Alles-oder-Nichts-Erregungen handelt, dann würde sich die Abhängigkeit der geotropischen Reaktionsstärke von der Reizstärke also nur aus der unterschiedlichen Zahl ausgelöster Erregungsvorgänge erklären.

Jedenfalls ist es wohl nicht berechtigt, den Geotropismus mit der Auffindung des geoelektrischen Effektes, der Auxinverschiebung und der Möglichkeit elektrischer Verursachung dieser Auxinverschiebung für prinzipiell aufgeklärt zu halten.

Schon darum ist es notwendig, nach weiteren Zellvorgängen zu suchen, die durch die Schwerkraftreizung ausgelöst werden. Einige Anhaltspunkte sind gegeben. Bei Hypokotylen und Wurzeln wurde gefunden, daß der  $p_H$ -Wert nach geotropischer Reizung in der Konvexseite niedriger ist als in der Konkavflanke. Bei *Helianthus*-Hypokotylen kann dieser Unterschied der Wasserstoffionenkonzentration 22% betragen. Die Konkavflanke zeigt eine stärkere Katalaseaktivität als die Konvexseite. Die Unterseite geotropisch gereizter Sprosse zeigt eine größere Menge reduzierender Zucker als die Oberseite. In der Unterhälfte kann (so bei *Helianthus*-Hypokotylen) auch der osmotische Wert des Preßsaftes um 0,1 Atm. höher sein. In Wurzeln von *Vicia Faba* nimmt bei geotropischer Reizung die Chromogenmenge (3,4-Dioxyphenylalanin) zu, und zwar auf der Konvexseite mehr als auf der Konkavseite [GÜNDEL; METZNER (3, 4)]. Alle diese Veränderungen können wir bis jetzt nur erwähnen, ohne ihre Bedeutung zu kennen. Es ist zu berücksichtigen, daß sie wenigstens zum Teil erst zu einer Zeit deutlich werden, in der die geotropische Reaktionszeit bereits überschritten ist.

## 2. Der tonische Einfluß der Längskraft.

Noch aus anderen als den bereits genannten Tatsachen ergibt sich die Unzulänglichkeit der einfachen Theorie des Geotropismus, nach der die Herstellung der zum unterschiedlichen Wachstum führenden Differenz in der Auxinkonzentration eine einfache Funktion der direkt von der Schwerkraft bewirkten physikalischen Polarisierung ist. Wenn die Reaktionsgröße dem im Reizaufnahmeprozess bedingten physikalischen Polarisierungseffekt, bestehe dieser nun in der Neuverteilung der Stärkekörner oder von elektrischen Ladungsträgern, proportional wäre, so sollte man eine Gültigkeit des sog. *Sinusgesetzes* erwarten, zum mindesten müßte dieses

Schwerkraftreizung von *Avena*-Koleoptilen bei verschiedener Reizlage.

Neigungswinkel gegen die Vertikale	sin des Neigungswinkels	Präsentationszeit	g · Präsentationszeit · sin des Neigungswinkels
90	1,0	269	269
60	0,866	326	282
120	0,866	332	288
45	0,7071	366	259
135	0,7071	366	259
30	0,5	540	270
150	0,5	538	269
15	0,259	871	226
165	0,259	853	220

oben oder unten gerichtete Organ weniger, und das in normaler oder inverser Lage senkrecht stehende Organ gar nicht gereizt wird.

Nach manchen Versuchen, von denen hier in einer Tabelle einige wiedergegeben seien, scheint das Sinusgesetz auch recht genau den Tatsachen zu entsprechen (FITTING).

Gesetz, nach dem die Reizwirkung der Schwer- oder Zentrifugalkraft dem Sinus des Ablenkungswinkels des Organs aus der Vertikalen proportional sein soll, insofern gültig sein, daß der senkrecht angreifenden Kraft die größte Reizwirkung zukommt. Bei der Einwirkung der Schwerkraft sollte man also erwarten, daß das horizontal liegende Organ am stärksten, das schräg nach

Wenn aber nicht, wie bei den in dieser Tabelle wiedergegebenen Versuchen, die Schwellenreizung, sondern eine länger dauernde benutzt wird, so läßt sich die Gültigkeit des Sinusgesetzes nicht mehr nachweisen; vielmehr findet man dann, daß die optimale Reizlage zwischen der Vertikalen und Horizontalen liegt. Sprosse werden am stärksten gereizt, wenn sie in einem bestimmten Winkel, auf dessen Größe wir gleich noch eingehen werden, nach unten geneigt sind. Bemerkenswerterweise ist die Schräglage auch für die anderen Georeaktionen, die in bekannter oder unbekannter Art mit den geotropischen Krümmungen im Zusammenhang stehen, optimal, so für die genannten chemischen Veränderungen und auch für die Wuchsstoffpolarisierung (AMLONG); gerade dieser letztgenannte Befund ist besonders wichtig, zeigt er doch, daß man die Herstellung der ungleichen Wuchsstoffverteilung nicht einfach als die Wirkung der rein physikalisch bedingten elektrischen Polarisierung der Gewebe im Schwerfeld betrachten kann.

Der Faktor, der diese Abweichung des Verhaltens der Organe vom einfachen Sinusgesetz bedingt, übt für sich keinen *richtenden* Einfluß auf die Bewegung des Organs aus, er wirkt rein *tonisch*; und zwar in einigen Reizlagen fördernd, in anderen hemmend auf den geotropischen Impuls. Für diese tonische Beeinflussung kommt es im Gegensatz zur richtenden nicht (wie es im Sinusgesetz ausgesprochen wird) auf die senkrecht zum Organ angreifende Komponente der Schwer- (bzw. Zentrifugal-) Kraft an, sondern auf die in der Längsrichtung angreifende. Von der Wirksamkeit dieser *Längskraft* kann man sich durch einige Versuche leicht ein Bild machen. Wird ein Organ durch einfaches Horizontallegen gereizt, so ist die Schwelle nach einer kürzeren Präsentationszeit überschritten, als wenn das horizontal orientierte Organ zugleich noch so zentrifugiert wird, daß die Zentrifugalkraft in der Längsrichtung des Organs angreift. Abb. 217 zeigt die entsprechende Versuchsanordnung. Beispielsweise wurde an Wurzeln von *Lupinus* und *Vicia Faba* gefunden, daß die Präsentationszeit beim einfachen Horizontallegen 6 Minuten beträgt, bei gleichzeitiger Einwirkung von 1 g Zentrifugalkraft in der Längsrichtung aber 8 Minuten.

Ein anderer Versuch zum Nachweis der Längskraft besteht darin, daß die Objekte, nachdem sie in Horizontalage eine gewisse Zeit gereizt worden sind, für eine weitere Zeit entweder in die senkrechte Normallage zurückversetzt oder in die inverse senkrechte Lage gebracht werden. (Nach dieser Zeit werden die Objekte dann bis zum Eintritt der Krümmung parallel zur horizontalen Klinostatenachse rotiert, damit weitere einseitige Einflüsse der Schwerkraft ausgeschaltet werden.) So wurde beispielsweise an *Lepidium*-Wurzeln gefunden, daß die Präsentationszeit bei nachfolgend 5 Minuten langer Normallage 10 Minuten betrug, bei nachfolgend 5 Minuten langer Inverslage aber nur 1 Minute. Die Längskomponente der Schwerkraft wirkt also am meisten hemmend, wenn sie auf das normal orientierte Organ einwirkt. Endlich kann noch folgender Versuch zur Demonstration der Längskraftwirkung dienen. Wurzeln werden in der in Abb. 218 angegebenen Weise am Klinostaten, bei horizontal stehender Klinostatenachse rotiert. Die Wurzeln bleiben nicht,

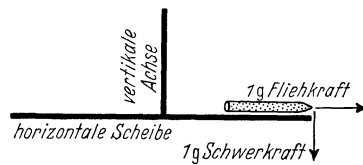


Abb. 217. Versuchsanordnung nach M. RISS zum Nachweis des hemmenden Einflusses der in der Längsrichtung angreifenden Fliehkraft auf den Krümmungsimpuls, der durch die in der Querichtung angreifende Schwerkraft induziert wird. Der Krümmungserfolg wird durch die Rotation um die horizontale Achse, also durch das Angreifen der Fliehkraft erheblich vermindert.  
Nach RAWITSCHER.

wie man zunächst erwarten könnte, ungekrümmt, sondern krümmen sich in der ebenfalls aus der Abb. 218 ersichtlichen Weise. Der Krümmungssinn zwingt zur Schlußfolgerung, daß die Wurzeln in den schwarz gezeichneten Lagen stärker gereizt werden als in den anderen. Diese schwarz

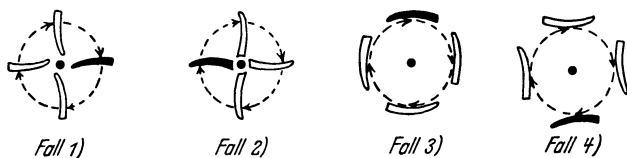


Abb. 218. *Lepidium*wurzeln nach der Rotation senkrecht zur horizontalen Klinostatenachse. Der schwarze Punkt in der Mitte stellt die Klinostatenachse dar; der gestrichelte Pfeil gibt die Bewegungsrichtung an. Es sind die vier möglichen Fälle der Anordnung angegeben und die dabei auftretenden Krümmungen gezeichnet. Schwarz ist die Reizlage wiedergegeben, die eine Krümmung induziert. Nach ZIMMERMANN (2).

gezeichnete Lage ist stets die, auf die die Inverslage folgt. Der vorgenannte Versuch ließ aber schon erkennen, daß die invers angreifende Längskraftkomponente eine vorhergehende Reizung in Horizontallage verstärkt. Auf die in der

Abb. 218 weiß gelassenen Horizontallagen folgt jeweils eine in Normallage angreifende Längskraft. Diese aber schwächt ja den geotropischen Impuls. So müssen die Krümmungen zustande kommen. METZNER (1) hat mit einigen durchaus naheliegenden Annahmen eine Theorie des Zusammenwirkens von der Längskraft mit der allein richtend wirkenden Querkraft entworfen. Der von der Querkomponente der Schwerkraft induzierte tropistische Impuls ist, entsprechend den Forderungen des ursprünglichen Sinusgesetzes,  $= g \cdot t \cdot \sin \alpha$  (worin  $\alpha$  der Neigungswinkel des Organs ist). Dieser tropistische Impuls wird nun offensichtlich von der Längskraft um so mehr gehemmt, je größer er ist; außerdem aber wird die Hemmung noch von einem für das betreffende Objekt spezifischen Faktor  $k$  abhängen. Die Längskraftkomponente des angreifenden Schwerereizes ist vermutlich zum mindesten angenähert dem Cosinus des Ablenkungswinkels des Organs aus der Horizontallage proportional. So gelangt man zur Annahme, daß die von der Schwerkraft ausgeübte Hemmwirkung durch die Größe  $g \cdot k \cdot \sin \alpha \cdot \cos \alpha$  wiederzugeben ist. Um diesen Hemmungsbetrag vermindert sich also die geotropische Induktion, so daß im gesamten folgende geotropische Reizwirkung  $G$  resultiert:

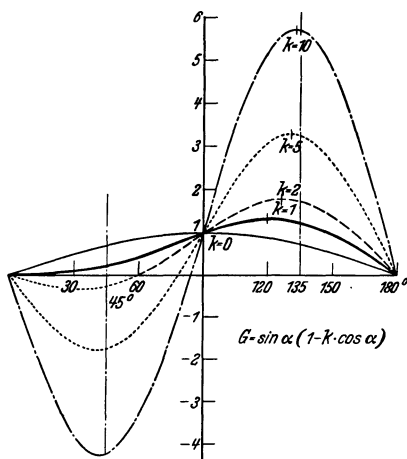


Abb. 219. Graphische Darstellung des erweiterten Sinusgesetzes. Auf der Abszisse sind die Reizlagen in Grad, auf der Ordinate die Reaktionsgrößen angegeben, und zwar für verschiedene Werte des Faktors  $k$  der im Text genannten Formel.  $k = 0$  entspricht dem einfachen Sinusgesetz,  $k = 1$  einer optimalen Reizlage bei  $120^\circ$ ,  $k = 2$  einer optimalen Reizlage bei  $126^\circ$ ,  $k = 5$  einer optimalen Reizlage bei  $131^\circ$  und  $k = 10$  einer optimalen Reizlage bei  $133^\circ$ . Nach METZNER.

Will man prüfen, ob sich diese Vorstellung mit den experimentellen Befunden vereinbaren läßt, so besteht zunächst nur die Möglichkeit, für einige willkürlich angenommene Werte des Faktors  $k$  den geotropischen Endeffekt zu berechnen und die dabei gefundene Abhängigkeit mit der tatsächlichen zu vergleichen. Die Ergebnisse einiger solcher Berechnungen sind in Abb. 219 wiedergegeben. Wir sehen, daß die optimale Reizlage um so mehr von  $90^\circ$  verschieden ist, je größer  $k$  angenommen wird. Der

$$G = g \cdot t \cdot \sin \alpha - g \cdot k \cdot \sin \alpha \cdot \cos \alpha$$

$$\text{oder } g \cdot t \cdot \sin \alpha (1 - k \cdot \cos \alpha)$$

größte  $k$ -Wert, bei dem die optimale Reizlage schon dem Winkel von  $135^\circ$  genähert ist, kann offensichtlich nicht den Tatsachen entsprechen; denn sonst müßten bei kleinen Winkeln entgegengesetzte Reaktionen eintreten, was aber nicht der Fall ist. Der Faktor  $k$  muß sogar noch kleiner als 2 sein; 1 wäre ungefähr ein brauchbarer Wert. Bei seiner Gültigkeit muß die optimale Reizlage etwa  $120^\circ$  betragen; und dieser Wert entspricht in der Tat den experimentellen Befunden sehr gut. Mit optimalen Reizlagen, die erst bei mehr als  $120^\circ$  Abweichung von der Normallage des Organs erreicht werden, ist nicht zu rechnen, dagegen können Winkel zwischen  $90$  und  $120^\circ$ , im Extremfall auch  $90^\circ$  selber in bestimmten Fällen sehr wohl die optimale Reizlage darstellen.

Die physiologische Natur dieses tonischen Einflusses der Längskraftkomponente des Schwerereizes auf die geotropische Induktion ist uns noch unbekannt.

### 3. Plagiogeotropismus und Diageotropismus.

Während wir die Organe, die ihre geotropische Ruhelage finden, wenn sie mit der Längsachse in der Richtung des Erdradius stehen, als orthogeotrop bezeichnet, sprechen wir dann, wenn diese Ruhelage bei einer anderen Orientierung erreicht wird, von plagiotropen Reaktionen; einen noch anderen Fall oder zum mindesten (nach einer anderen Terminologie) einen Sonderfall der plagiotropen Reaktionen stellen die diageotropischen Bewegungen dar, bei denen sich das Organ senkrecht zur Richtung des Erdradius einstellt.

Die plagiotropen Einstellungen beruhen auf dem Gegeneinanderwirken zweier antagonistischer Impulse; im einfachsten Fall kann es sich dabei um positiven und negativen Geotropismus handeln. Plagiogeotropische Einstellungen sind weit verbreitet; wir finden sie bei vielen Blattstielen (Abb. 220), bei Seitensprossen und bei Seitenwurzeln erster Ordnung (die Seitenwurzeln höherer Ordnung zeigen zumeist keine geotropische Einstellung, sondern wachsen nach allen Richtungen). Jedoch darf die Formulierung, daß die plagiotropen Einstellungen auf dem Gegeneinanderwirken von positivem und negativem Geotropismus beruhen können, nicht so aufgefaßt werden, als seien diese beiden Komponenten wesentlich gleicher Natur wie dann, wenn sie allein vorhanden sind. Das trifft jeweils nur für eine der Komponenten zu. Es kann etwa so sein, daß der negative Geotropismus in seinen Eigenschaften, seiner Präsentationszeit, Reaktionszeit und Reaktionsdauer dem negativen Orthogeotropismus entspricht; die andere Komponente, also die positiv geotropische, aber andere Eigenschaften zeigt, die von Fall zu Fall verschieden sind. Die Besonderheit dieser anderen Komponente zeigt sich auch schon darin, daß sie nicht so wie die orthogeotropische von der Längskraftkomponente des Schwerereizes tonisch beeinflusst wird. Infolgedessen gilt für die Reaktion der plagiogeotropen Organe die Formel

$$PI = g \cdot S \cdot t \cdot \sin \alpha \cdot (1 - k \cos \alpha) - p \cdot g \cdot S \cdot t \cdot \sin \alpha$$

normaler
tonischer
antagonistischer  
Krümmungs-
Faktor
Krümmungs-  
impuls
impuls



Abb. 220. *Tetragymna*. Beispiel einer plagiotropen Einstellung. An dem herabhängenden Zweig haben sich die Blätter, und zwar an der Basis der Stiele, wieder so gehoben, daß die Stiele schräg nach oben zeigen.  $\frac{1}{10}$  der natürl. Größe.

In dieser Formel ist zugleich die Möglichkeit der Reizung durch Schleuderkräfte berücksichtigt, indem die Massenbeschleunigung mit  $g \cdot S$  eingesetzt wurde; der Faktor  $p$  ist notwendig, um das Stärkeverhältnis von negativer und positiver Reaktion, das natürlich bei den einzelnen Objekten verschieden ist (und von dem der Winkel der plagiotropen Ruhelage abhängt) zu berücksichtigen [METZNER (2)].

In manchen Fällen weicht die dem normalen Geotropismus entgegenwirkende Krümmungstendenz in ihren Eigenschaften soweit vom gewöhnlichen Orthogeotropismus ab, daß man sie kaum noch als geotropisch bezeichnen kann. Noch nach langem Rotieren des horizontal gelegten Organs auf dem Klinostaten mit horizontal gestellter Achse zeigt sich dieser Impuls in immer stärker werdenden Krümmungen. Handelt es sich beispielsweise um einen Sproß mit plagiotrop schräg nach oben gerichteten Blattstielen, so beobachtet man am Klinostaten eine starke Abwärtskrümmung der Blattstiele (Abb. 221). Der negativ geotropische

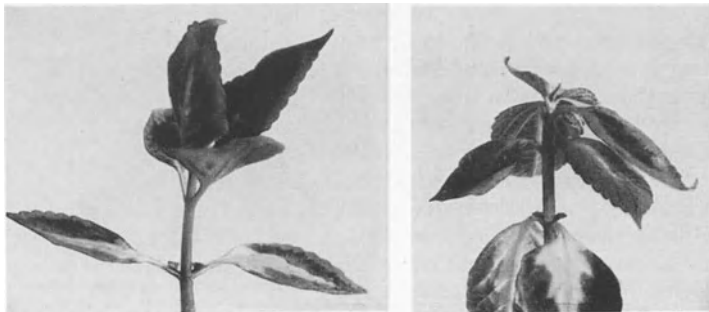


Abb. 221. *Coleus*. Links Blätter in normaler Stellung, rechts nach Rotation der Pflanze auf dem Klinostaten bei horizontal stehender Klinostatenachse; die Blätter krümmen sich abwärts, da sich der an der plagiotropen Einstellung beteiligte negative Geotropismus nicht mehr geltend machen kann, die Epinastie also voll zur Geltung kommt.

Impuls ist also lange erloschen, während der positive immer weiter wirkt. Da dieser die Abwärtskrümmung veranlassende Impuls noch so lange nach dem Aufhören des einseitigen Einwirkens der Schwerkraft fortbesteht, zieht man es oft vor, hier von einer *Epinastie* zu sprechen. Unter einer *Epinastie* pflegt man ein unabhängig vom Eingreifen äußerer richtender Reize stärkeres Wachstum der Oberseite zu verstehen; es scheint daher, daß es bei hinreichender Kenntnis eines Organs niemals schwierig sein kann, eine Reaktionsweise als geotropisch oder als epinastisch zu bezeichnen. Jedoch ist die physiologische Dorsiventralität, die auf dem Klinostaten zu einem unterschiedlichen Wachstum der antagonistischen Flanken führt, häufig erst das Resultat des Eingreifens der Schwerkraft. Wenn diese Dorsiventralität nach ihrer Induktion während des ganzen Lebens unabhängig vom weiteren Einwirken der Schwerkraft in der Richtung, in der diese Induktion erfolgte, bestehen bleibt, so wird man die durch diese Dorsiventralität bedingten Krümmungen nicht mehr als geotropisch bezeichnen, sondern als Folge einer geisch induzierten *Epinastie*, einer *Geoepinastie*. Es bleibt nun willkürlich, ob man in einem bestimmten Einzelfall noch von einem Geotropismus oder schon von einer *Geoepinastie* sprechen will. — In mancher Hinsicht ist es vorteilhaft, die bei den plagiotropen Organen dem normalen Orthogeotropismus entgegenwirkende Krümmungstendenz überhaupt nie als geotropisch zu

bezeichnen, sondern, um der Sonderstellung gerecht zu werden, immer von epinastischen Krümmungen zu sprechen; dann kann auch nicht der Eindruck entstehen, daß es sich bei den plagiogeotropen Einstellungen verschiedener Objekte um grundsätzlich verschiedene Dinge handelt. Es kommt nur darauf an, daß eine physiologische Dorsiventralität hergestellt wird, und diese braucht auch nicht einmal durch die Schwerkraft induziert zu sein; sie ist vielmehr in anderen Fällen photogen [RAWITSCHER (1, 2); ZIMMERMANN (3); HENNINGS; FREYTAG].

Bei den Bewegungen vieler Blüten- und Fruchstiele handelt es sich grundsätzlich um etwas Ähnliches wie bei den plagiotropen Einstellungen. Auch hierbei herrscht zwar eine recht große Mannigfaltigkeit; aber das wichtigste scheint doch wieder das Gegeneinanderwirken eines normalen negativen Geotropismus mit einer Epinastie zu sein, die sowohl durch Schwerkraft als auch (in anderen Fällen) durch Licht, induzierbar ist. Auch hier ist man Geopinastie von einem positiven Geotropismus mit extrem langer Präsentationszeit und mit langer Nachwirkung zu sprechen. Die Epinastie kann gelegentlich so sehr den negativen Geotropismus überwiegen, daß es nicht zu einem einfachen Herabsenken (Nicken) der Knospe kommt, sondern zu mehrfachen Einrollungen. — Für die Induzierung der Dorsiventralität, also für die Entstehung der Geopinastie ist es natürlich notwendig, daß die junge Knospe zunächst einmal aus ihrer ursprünglichen aufrechten Stellung herausgebracht wird; das kann in einigen Fällen aus inneren Gründen geschehen; häufiger aber ist es durch das einseitige Einwirken des Lichtes bedingt.

Viele Blüten bleiben nicht in der ursprünglichen Lage, sondern im Zusammenhang mit ihrer voranschreitenden Entwicklung, in anderen

Fällen im Zusammenhang mit der Fruchtbildung kann es zum Aufrichten des Stiels oder schließlich bei einigen Objekten während der Fruchtbildung auch wieder zu erneuter Abwärtskrümmung kommen. Für diese Umstimmungen sind hormonale Einflüsse entscheidend, die von



Abb. 222. *Sparmannia africana*. Blütenknospen epinastisch (bzw. positiv geotropisch) abwärts gekrümmt. Während der Blütenöffnung tritt ein negativer Geotropismus hinzu, der Blütenstiel hebt sich und steht schließlich (beim Verblühen) ganz aufrecht.  $\frac{1}{2}$  der natürlichen Größe.

bei einzelnen Objekten durch beide oftmals geneigt, statt von einer

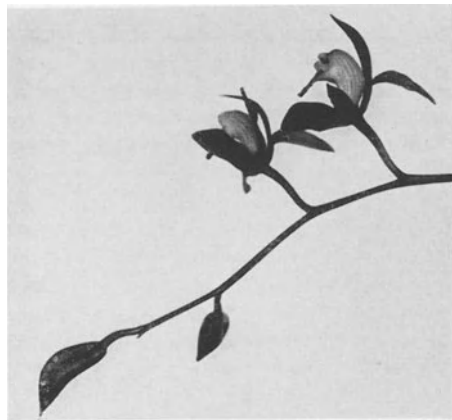


Abb. 223. *Cymbidium Lowianum*. Blütenstiele und Fruchtknoten sind zunächst (während des Knospens Stadiums) kaum geotropisch, krümmen sich jedoch (einschließlich der Knospen selber) hyponastisch. Während des Aufblühens setzt eine erneute lebhafteste Wachstumstätigkeit in Blütenstiel und Fruchtknoten ein. Damit erwacht das geotropische Reaktionsvermögen, das zur plagiotropen Einstellung führt. Man sieht deutlich die erhebliche Längenzunahme von Fruchtknoten + Blütenstiel nach dem Aufblühen.  $\frac{1}{5}$  der natürlichen Größe.

der Blüte bzw. der heranreifenden Frucht ausgehen (aber auch schon durch Pollenextrakte erzielbar sein können). Die Umstimmungen stehen häufig mit einer Wiedereinschaltung der erloschenen Wachstumstätigkeit im Zusammenhang. Im einzelnen sind uns aber die Zusammenhänge nicht bekannt; wir können nur sagen, daß sich das Stärkeverhältnis von negativem Geotropismus und Epinastie, oder, in anderer Ausdrucksweise, von negativem und positivem Geotropismus ändert [ZIMMERMANN (4); OEHLKERS; FITTING (1); SCHMITT; ZOLLIKOFER] (Abb. 222—224). Eine solche Stimmungsänderung tritt aber nicht nur bei der Erreichung bestimmter Entwicklungszustände ein, sondern sie kann auch schon tagesperiodisch erfolgen, indem das genannte Stärkeverhältnis sich entweder

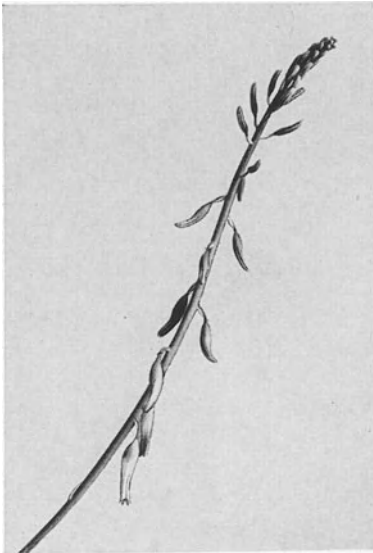


Abb. 224. *Gasteria verrucosa*. Die Blütenstiele wachsen zunächst stark hyponastisch. Beim Öffnen der Blüten macht sich eine Epinastie bemerkbar, die schließlich in einen positiven Geotropismus übergeht. Etwa  $\frac{1}{2}$  der natürlichen Größe.

infolge der von der endogenen Tagesrhythmik ausgeübten Einflüsse oder infolge der wechselnden äußeren Einflüsse von Licht und Temperatur (richtiger wohl: durch das Zusammenwirken aller dieser Faktoren) ändert; auf diese Weise kommt es bei manchen nickenden Knospen zwangsläufig zu tagesperiodischen Hebungs- und Senkungsbewegungen, also zu Schlafbewegungen.

Das legt den Vergleich mit den bereits früher besprochenen Schlafbewegungen der Laubblätter nahe; man kann hier in der Tat keinen grundsätzlichen Unterschied erkennen. Die Lage dieser Blätter wird ja ebenfalls durch das Kräfteverhältnis von negativem Geotropismus und Epinastie determiniert; so würde man sich jedenfalls bei den autonyktitropen Pflanzen ausdrücken, bei denen die Dorsiventralität, nachdem sie einmal durch die Schwerkraft determiniert wurde, nicht mehr umkehrbar ist, während man bei den geonyktitropen, also den mit umstimmbaren Dorsiventralität, statt von einer Epinastie auch wieder von einem positiven Geotropismus sprechen könnte. Wenn die Blätter nun ihre Lage im Schwerfeld der Erde tagesperiodisch ändern, so ist das natürlich nur die Folge eines veränderten Kräfteverhältnisses dieser Komponenten. Als wirksame Faktoren bei diesen tagesperiodischen Änderungen haben wir Licht, Temperatur und endogene Rhythmik kennengelernt; daher ist es auch durchaus berechtigt, die tagesperiodische Bewegung, d. h. die Veränderung der Lage, so wie wir es taten, als Lichtreizwirkung zu bezeichnen, wengleich der Lichtreiz dadurch erfolgreich wird, daß er tagesperiodisch die negativ geotropische Empfindlichkeit (oder die epinastische Tendenz?) verändert.

Vermerkt sei noch, daß man — soweit es sich um Wachstumsbewegungen handelt — die beim Zusammenwirken von verschiedenen Krümmungstendenzen auftretenden Bewegungen, handle es sich nun um die plagiotropen Bewegungen im engeren Sinne oder um die Krümmungsbewegungen der Blüten- und Fruchtsiele, nur teilweise auf die durch diese Impulse bedingte Auxinverteilung im Organ zurückführen kann; es sind auch andersartige Beeinflussungen im Spiel, die wir so wenig kennen, daß für sie wieder die neutrale Bezeichnung „geändertes Reaktionsvermögen auf Auxin“ gewählt werden mußte [ZIMMERMANN (5)].

Der Diageotropismus (Abb. 225) ist viel weniger untersucht worden als der Plagiogeotropismus im engeren Sinne; man sah eben im Diageotropismus oft nur eine Abart des Plagiogeotropismus. Das ist aber

anscheinend nicht richtig. Eine recht brauchbare, wenn auch noch unvollkommen begründete Theorie bietet die Vorstellung von SACHS, daß sich ein diageotropisches Organ aus zahlreichen parallel gelagerten orthogeotropischen zusammensetzt (vgl. die analoge Erklärung des Diaphototropismus, S. 181).

#### 4. Weitere Wirkungen der Schwerkraft.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß die Schwerkraft innerhalb der Pflanze eine *Dorsiventralität* zu induzieren vermag. Einzelbeispiele sollen hier nicht aufgezählt werden; jedenfalls ist diese Georeaktion bei recht verschiedenartigen Objekten festgestellt worden; zumeist ist es aber nicht die Schwerkraft allein, die die Dorsiventralitätsbestimmung vornehmen kann. Wir haben bereits die Induzierung mancher epinastischer Tendenzen als Folge einer geisch bedingten Dorsiventralität kennengelernt und dabei gesagt, daß bei den so bedingten Krümmungen, die man auch als positiv geotropisch bezeichnen kann, eine längere Präsentationszeit besteht als bei den gewöhnlichen geotropischen Reaktionen. Das heißt, die Induzierung der Dorsiventralität erfordert eine längere Schwerkrafteinwirkung als die Induzierung einer normalen geotropischen Reaktion. Das ist beispielsweise auch beim Thallus der Marchantiaceen gefunden worden. Bei den Brutkörpern von *Marchantia* ist eine mehrstündige, aber doch weniger als 6stündige Einwirkung der Schwerkraft notwendig; bei *Lunularia* beträgt die Mindestzeit sogar 12—16 Stunden [FITTING (2)].

Die durch die Schwerkraft bestimmte Dorsiventralität hat nicht nur (in einigen Fällen) ein ungleiches Wachstum zur Folge, sondern auch die Gewebe- und Organdifferenzierung kann beeinflußt werden, so daß es zu einer morphologischen Polarität kommt. Im Falle der eben genannten Marchantiaceenbrutkörper ist diese morphologische Dorsiventralität bekannt; auf der während der Induktion zum Erdmittelpunkt gerichteten Seite kommt es zur Entwicklung der Rhizoiden; auf der anderen Seite zur Ausbildung der Luftkammern.

Die Dorsiventralitätsbestimmung stellt einen Sonderfall der *Polaritätsbestimmung* dar. Es gibt zahlreiche Pflanzen, bei denen die Schwerkraft auch schon die Polarität zwischen apikalem und basalem Pol bestimmt oder sie doch an dieser Determination neben anderen Faktoren beteiligt ist. Hier können beispielsweise die *Fucus*-Eier genannt werden, bei denen — wie bereits erwähnt wurde — in erster Linie das Licht polaritätsbestimmend wirkt. Fehlt aber die einseitige Einwirkung des Lichtes, so macht sich auch der Einfluß der Schwerkraft erheblich bemerkbar; ebenso naturgemäß der Einfluß der Zentrifugalkraft, und zwar wird bei *Fucus furcatus* der beim Zentrifugieren von Inhaltsstoffen befreite Pol zum Rhizoidpol.



Abb. 225. *Amaryllis vittata*. Diageotrope Einstellung der Blüten (Phot. H. WEBER).  $\frac{1}{8}$  der natürlichen Größe.



An horizontal liegenden Holzstämmen zeigen sich starke *Beeinflussungen der Gewebebildung*. Namentlich die Ausbildung des mechanischen Gewebes und der Verholzung wird beeinflusst. Bei den in horizontaler Zwangslage festgehaltenen orthotropen Sprossen auch jugendlicher Pflanzen beobachtet man oft eine verstärkte Ausbildung von Holz, Bast und Rinde auf der Unterseite. In manchen dieser Fälle ist es nicht immer leicht zu entscheiden, wieweit es sich um spezifische Folgen des Schwerereizes handelt und wieweit mechanische Beeinflussungen im Spiel sind. Letztere können ja dann besonders leicht eintreten, wenn es sich um frei stehende, also nicht in einer Zwangslage festgehaltene Baumäste

handelt. Bei Dikotylen ist dann durchweg das Wachstum der Oberseite gefördert, die Lignineinlagerung aber anscheinend gehemmt, während bei den Nadelbäumen auf der Unterseite das Wachstum gefördert und die Lignineinlagerung gehemmt wird (PRIESTLEY und TONG). Bei den

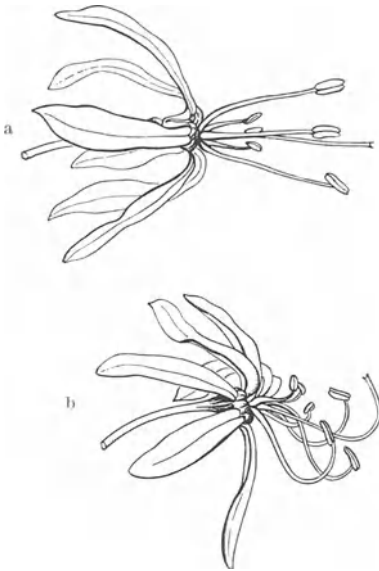


Abb. 226 a und b. *Asphodeles luteus*. Die Blüte hat sich am Klinostaten (a) bzw. unter normalen Bedingungen (b) entfaltet.  
Nach VOECHTING.

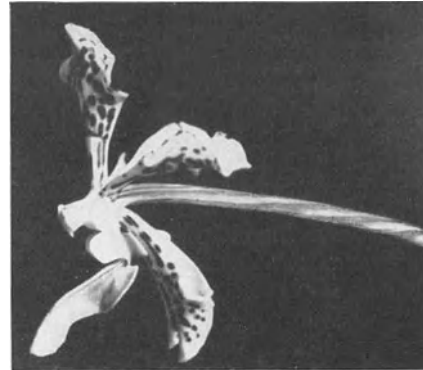


Abb. 227. *Vanda tricolor*. Durch eine Geotorsion im Fruchtknoten wird die Blüte so gedreht, daß die Lippe nach unten gerichtet ist.  $\frac{3}{4}$  der natürlichen Größe.

Nadelbäumen zeichnet sich das Holz der Unterseite außerdem durch die starke rotbraune Farbe und durch die kurzen, aber sehr dickwandigen Tracheiden aus. Diese Reaktionen sind bestimmt zum Teil durch Zug (auf der Oberseite) bzw. Druck (auf der Unterseite) bedingt.

Eine reine Schwerkraftwirkung ist aber unter anderem noch die Dorsiventralitätsbestimmung mancher Blüten. Der zygomorphe Bau seitenständiger Blüten kann endogen bedingt sein; in manchen Fällen entsteht er aber auch erst infolge der Schwerkrafteinwirkung. Verhindert man nämlich die einseitige Einwirkung der Schwerkraft durch Rotation der Pflanze auf dem Klinostaten bei horizontal gestellter Achse, so werden diese Blüten radiär (Abb. 226).

Eine weitere Schwerkraftreaktion, auf die wir nicht näher eingehen wollen, besteht in den Geotorsionen (Abb. 227). Früher haben wir einen Typ für die Mechanik solcher Torsionen beschrieben und dabei gesehen, daß sich die Torsion allein aus einer Membranquellung erklären kann. Dann leuchtet es ein, daß jeder Reiz, der irgendwie zu einer Quellungsänderung der Membranen führt, auch die Torsion zu bedingen vermag.

Es kann ja beispielsweise eine Elektrolytabgabe aus den Zellen stattfinden; auch die Elektrolytverschiebung, die zum geoelektrischen Effekt führt, könnte hierbei wirksam sein.

### Literatur.

- AMLONG: Ber. dtsh. bot. Ges. **55**, 183 (1937).  
 BOYSEN JENSEN: Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd. **13**, 3 (1936). — BRAUNER u. AMLONG: Protoplasma (Berl.) **20**, 279 (1933).  
 FITTING: (1) Jb. Bot. **61**, 1 (1922). — (2) Jb. Bot. **82**, 696 (1936). — FREYTAG: Planta (Berl.) **12**, 267 (1930).  
 GÜNTHER-MASSIAS: Z. Bot. **21**, 129 (1928). — GUNDEL: Jb. Bot. **78**, 623 (1933).  
 HABERLANDT: Ber. dtsh. bot. Ges. **18**, 261 (1900). — HENNINGS: Planta (Berl.) **12**, 239 (1930).  
 METZNER: (1) Jb. Bot. **71**, 325 (1929). — (2) Z. Bot. **28**, 468 (1935). — (3) Ber. dtsh. bot. Ges. **52**, 506 (1934). — (4) Jb. Bot. **83**, 781 (1936).  
 NEMEC: Ber. dtsh. bot. Ges. **18**, 241 (1900).  
 OEHLKERS: Jb. Bot. **61**, 65 (1922).  
 PRIESTLEY and TONG: Proc. Leeds phil. lit. Soc. **1**, 199 (1927).  
 RAWITSCHER: (1) Der Geotropismus der Pflanze. Jena 1932. — (2) Botanic. Rev. **3**, 175 (1937).  
 SCHMITT: Z. Bot. **14**, 625 (1922). — SCHMITZ: Planta (Berl.) **19**, 614 (1933).  
 ZIMMERMANN: (1) Erg. Biol. **2**, 113 (1927). — (2) Jb. wiss. Bot. **66**, 631 (1927). — (3) Jb. Bot. **76**, 665 (1932). — (4) Jb. Bot. **77**, 393 (1932). — (5) Ber. dtsh. bot. Ges. **54**, 496 (1936). — ZOLLIKOFER: Ber. dtsh. bot. Ges. **53**, 152 (1935).

## VII. Wirkung chemischer Reize.

In diesem Abschnitt ist keine geschlossene Darstellung angestrebt; vielmehr sollen in ihm nur einzelne Beispiele ziemlich willkürlich aneinandergereiht werden. Dafür sind zwei Gründe maßgeblich. Einerseits haben wir auf die Beteiligung chemischer Reize bei Wachstums- und Bewegungsvorgängen schon in anderen Zusammenhängen mehrfach hingewiesen und speziell bei der Behandlung der Wachstumsphysiologie auch den Erfolg mancher der von außen einwirkenden chemischen Reize besprochen. Andererseits würde die Absicht, die Wirkungsweise eines chemischen Reizes konsequent zu analysieren, aus dem Rahmen dieses Buches herausfallen, weil eine solche Analyse zwangsläufig zu allgemeineren Fragen der *chemischen* Physiologie führt.

**Allgemeines.** Da die meisten der von außen auf die Pflanze einwirkenden Reize, also auch die Reize physikalischer Natur, in irgendeiner Weise sowohl in das physikalische als auch in das chemische Geschehen des Organismus eingreifen, erfolgen die betreffenden Reizreaktionen selbstverständlich zum größten Teil unter Mitwirkung chemischer Reize, und zwar innerer chemischer Reize, d. h. unter der Mitwirkung von Auslösungsprozessen durch Biokatalysatoren. Alle durch äußere Faktoren bedingten Beeinflussungen von Wachstums- und Bewegungsvorgängen, die durch Aktivierung, Inaktivierung, Freisetzung, Neubildung oder Zerstörung von Wuchshormonen, von Erregungssubstanzen, Fermenten usw. entstehen, gehören hierher. Und diese Biokatalysatoren üben ihre Reizwirkung ja auch schon unabhängig vom Eingreifen äußerer Faktoren aus; soweit sie dabei für die einfacheren Wachstumsprozesse wichtig sind, haben wir sie berücksichtigt. Schwieriger ist die Analyse der einander harmonisch ablösenden inneren chemischen Reize, die durch ihre eigentümliche Koordination und geordnete Aufeinanderfolge den normalen

Gang der ontogenetischen Entwicklung mit seinen mannigfaltigen Differenzierungsprozessen ermöglichen. Aber diese Analyse der endogen bedingten „Chemomorphosen“ ist eine Aufgabe der Entwicklungsphysiologie im engeren Sinne. Daß die Forschung diese Analyse schon in Angriff genommen hat, haben wir gelegentlich an einigen Beispielen erwähnt, etwa als wir die Rolle von Wuchshormonen bei der Regulierung des Austreibens von Knospen oder die Rolle von Hormonen für die Blütenentwicklung kurz andeuteten.

In diesem Abschnitt kann es daher nur noch unsere Aufgabe sein, auf einige Spezialfälle von Reaktionen auf äußere chemische Reize einzugehen.

**Wasser.** Zu den äußeren chemischen Reizen, die bei der Wachstumsbeeinflussung der Pflanze hervorragend beteiligt sind, gehört in erster Linie das Wasser. — Wir haben schon früher (S. 61) erwähnt, daß die Membrandehnbarkeit bei hoher Luftfeuchtigkeit zunimmt, und infolgedessen eine stärkere Zellstreckung eintreten kann. So mag es sich erklären, daß die in feuchter Luft gewachsenen Pflanzen oft recht lang gestreckte Internodien haben und dadurch das Aussehen schwach etiolierter, also unter vermindertem Lichtgenuß gewachsener Pflanzen gewinnen. Auch bei Pilzen ist ein verstärktes Streckungswachstum in feuchter Luft gefunden worden, so beispielsweise bei den Sporangienträgern von *Phycomyces*, die demgemäß bei einseitiger Einwirkung feuchter Luft auch negativ hydrotropische Krümmungen ausführen (WALTER). — Es mag an dieser Stelle erwähnt sein, daß hydrotropische Krümmungen offenbar auch auf andere Weise entstehen können. Jedoch sind weitere Beispiele noch nicht genauer analysiert worden. Einen Hydrotropismus zeigen z. B. viele Wurzeln; da die Krümmung hier in der Richtung zur größeren Feuchtigkeit erfolgt (positiver Hydrotropismus), ist die Zweckmäßigkeit der Reaktion klar; jedoch lassen die bisher benutzten Versuchsanordnungen nicht eindeutig erkennen, ob wir es hier wirklich mit Krümmungen zu tun haben, die durch das Feuchtigkeitsgefälle bedingt sind. Zumeist wurde das Feuchtigkeitsgefälle bei solchen Versuchen hergestellt, indem den Wurzeln einseitig ein wassergetränktes festes Substrat (etwa Filtrierpapier) genähert wurde. Berührungseinflüsse, also thigmotropische Reaktionen, aber auch andere chemische Einflüsse (durch geringe Mengen löslicher Substanzen im benutzten Substrat) sind nicht ausgeschlossen. — Eine zweifelsfreie hydrotropische Reaktionsfähigkeit zeigen die Thalli von *Marchantia*; sie sind nämlich transversal hydrotropisch, stellen sich also senkrecht zum Feuchtigkeitsgefälle ein. Die normale Folge dieser Reaktionsfähigkeit ist natürlich, daß sich der Thallus dem feuchten Erdboden eng anlegt (GOEDECKE).

Noch schwerer zu beurteilen sind die vielfachen Einflüsse der Wasserversorgung auf die Gestaltbildung und Gewebedifferenzierung. Eine erschwerte Wasserversorgung hat oft eine verstärkte Sklerenchymausbildung zur Folge. Außerdem liegen die Spaltöffnungen der unter solchen Bedingungen gewachsenen Pflanzen näher beieinander und die Blattnervatur ist enger. Bei der Beurteilung dieser Morphosen ist zu berücksichtigen, daß ein verminderter Wassertransport durch die Pflanze auch einen starken Einfluß auf die Salzkonzentration in den Organen hat. Diese Salze aber können die Gestaltbildung erheblich beeinflussen. Wir wissen, daß durch eine verstärkte Salzzufuhr eine xerische Struktur der Pflanze verursacht werden kann. So läßt sich beispielsweise auch durch Stickstoffmangel, der eine erhöhte Salzaufnahme bedingt, eine solche xerische Struktur bedingen (LEBEDINCEW; MOTHES; MÄGDEFRAU).

Wir sind also weit davon entfernt, die Wachstums- und Entwicklungsunterschiede, die bei verschieden guter Wasserversorgung beobachtet werden, zu verstehen. — Erwähnt mag noch werden, daß diese Beeinflussungen oft für die Pflanze vorteilhaft sind. Die Entwicklung wasser-aufnehmender Organe, also bei den Moosen die Rhizoid-, bei den höheren Pflanzen die Wurzelbildung, wird durch Wassermangel gefördert. Wird *Marchantia polymorpha* in Wasser kultiviert, so bilden sich weniger Zäpfchenrhizoiden als bei den auf Erde lebenden Formen. Bei der Wasserform von *Riccia fluitans* können die Rhizoiden ganz fehlen. Auch die Ausbildung der Wassersäcke kann bei Lebermoosen durch Gegenwart von reichlich Wasser gehemmt werden. Bei höheren Blütenpflanzen führt die verstärkte Transpiration, die sich etwa durch Einwirkung intensiven Sonnenlichtes erreichen läßt, zur Ausbildung eines größeren Wurzelsystems. Ebenso wenig wie diese Beeinflussung der wasseraufnehmenden bzw. wasserspeichernden Organe haben wir bis jetzt ein Verständnis für die anderen durch Wassergegenwart bedingten Entwicklungsbeeinflussungen gewinnen können. Viele Pflanzen zeigen ja eine ganz verschiedene Form ihrer Organe, speziell der Blätter, je nachdem, ob sich die Organe im Wasser oder in Luft entwickelt haben. Die im Wasser gewachsenen Blätter sind oft schmal oder auch fein zerschlitzt, während die außerhalb des Wassers ausgebildeten breiter und weniger zerteilt sind. Man braucht nur daran zu denken, daß sich die Lebensbedingungen beider Blattarten auch hinsichtlich des Sauerstoffzutritts und des Lichtgenusses unterscheiden, um zu verstehen, daß hier ein schnelles Urteil nicht angebracht ist.

Von vielen Pilzen wissen wir, daß sie je nach der chemischen Beschaffenheit ihres Substrats eine ganz verschiedene Gestaltung zeigen können, die die Identifizierung der Art sehr erschweren kann. Eine physiologische Analyse dieser Chemomorphosen fehlt noch.

**Chemotropismus.** Alle chemischen Agentien, die die Geschwindigkeit des Streckungswachstums beeinflussen, müssen natürlich bei einseitiger Einwirkung auf ein Organ chemotropische Krümmungen bedingen. So wie wir das schon für Wasser erwähnten, gilt es auch für zahlreiche andere Stoffe, unter denen die Ionen besonders wirksam sind. Bei Wurzeln sollen Kationen durchweg negativ, Anionen positiv chemotropische Krümmungen bedingen. Hierbei ist, wie sich schon aus früheren Betrachtungen (S. 228) ergibt, zu beachten, daß ein Ionenkonzentrationsgefälle mit einem elektrischen Potentialgefälle verknüpft ist, so daß die in diesem Gefälle auftretenden Krümmungen elektrotropischer Natur sein können. Als ein Chemotropismus hat sich auch der in strömendem Wasser auftretende sog. Rheotropismus erwiesen; in Wasser, das keine gelösten Substanzen enthält, bleibt er nämlich aus (SEN-GUPTA).

Eine biologische Bedeutung kann den chemotropischen, durch gelöste Salze bedingten Krümmungen von Wurzeln und Wurzelhaaren zukommen. Die biologische Bedeutung des Chemotropismus von Pilzhypen liegt ebenfalls auf der Hand, zumal im allgemeinen solche Substanzen, wie Zucker, Eiweißabbauprodukte (Aminosäuren) und Ammoniumsalze, die den Pilzen als Nahrung dienen können, positiv chemotropisch wirken, während schädigende Stoffe zumeist negativ chemotropisch wirken. Auch hohe, schon schädigend wirkende Konzentrationen von Stoffen, die dem Pilz in geringerer Konzentration förderlich sind, können negative Krümmungen bedingen.

Ebenso ist der Nutzen des Chemotropismus bei Pollenschläuchen naheliegend; durch ihn gelangt der Pollenschlauch, wenn nicht andere

Reizbewegungen im Spiel sind, zur Samenanlage. Zucker oder (in anderen Fällen) Proteinstoffe, die von der Samenanlage abgeschieden werden, bedingen diese chemotropische Lenkung des Pollenschlauches.

**Aminosäuren.** Eine starke Reizwirkung üben in vielen Fällen Eiweiße oder doch Eiweißbausteine, besonders Aminosäuren aus. Diese Substanzen können bereits in sehr geringen Konzentrationen das Streckungs- und Teilungswachstum fördern (S. 79). — Die Wirksamkeit der einzelnen Aminosäuren kann recht verschiedenartig sein. Bei der Chemodinese, speziell bei der Auslösung der Plasmaströmung in Blättern von *Vallisneria spiralis*, ist das genauer untersucht worden. Hier sind verschiedene  $\alpha$ -Aminosäuren imstande, die Plasmaströmung auszulösen; an der Spitze stehen nach den umfangreichen Untersuchungen FITTINGS (2—5) l-Histidin und l-Methylhistidin; schon Konzentrationen unter 0,00000001 mol dieser Verbindungen sind wirksam. Erheblich höhere Konzentrationen sind bei der Anwendung von l-Asparagin, *raz.* Phenylalanin und d-Glutaminsäure erforderlich. In noch höheren Konzentrationen sind aber auch viele andere ähnliche und zum Teil ganz andersartige Substanzen wirksam. Mit diesem Befund läßt sich auch die durch Wundreize ausgelöste Plasmaströmung erklären. Bei der Verwundung werden offenbar durch den Abbau von Eiweißkörpern solche Aminosäuren gebildet, so daß es zur Reizwirkung kommen muß. Man kann die Strömung demgemäß auch durch Extrakte aus den *Vallisneria*-Blättern auslösen. Es lassen sich Gründe dafür vorbringen, daß die in diesen Blattextrakten vorhandene wirksame Substanz mit l-Histidin oder l-Methylhistidin identisch ist. Die Begründung beruht auf der Tatsache, daß die verschiedenen die Plasmaströmung auslösenden Substanzen innerhalb der Zelle nicht die gleichen physiologischen Primärvorgänge bedingen; und zwar erkennen wir das daran, daß sich zwei verschiedene Substanzen, also etwa zwei Aminosäuren, gegenseitig nicht so abstupfen, wie es zwei Lösungen ein und derselben Substanz tun. Bringen wir ein Blatt der *Vallisneria* in eine Histidinlösung, so kommt es zur Plasmaströmung, die aber nach einiger Zeit, wenn sich die Zellen an die Lösung „gewöhnt“ haben, aufhört; die Chemodinese ist also eine Übergangsreaktion. Wir können jedoch durch Übertragung in eine konzentriertere Lösung erneut eine Plasmaströmung auslösen; die Gewöhnung an das Histidin bestand also in einer Abstumpfung für dieses. Gleichzeitig wird allerdings auch die Empfindlichkeit für andere Aminosäuren vermindert, aber doch nicht im gleichen Maß wie die für Histidin. So zeigt sich, daß die Zelle ein sehr gutes Unterscheidungsvermögen für chemisch recht nahe miteinander verwandte Substanzen hat. Das Vorhandensein eines Unterscheidungsvermögens aber bedeutet ja, daß die von den verschiedenen Stoffen primär bedingten Vorgänge nicht oder nicht vollkommen miteinander identisch sind. Mit dieser Methodik läßt sich nun nachweisen, daß Blattextrakte und Histidinlösungen sich gegenseitig so abstupfen, als handle es sich um zwei Histidinlösungen; daraus folgt zum mindesten mit großer Wahrscheinlichkeit, daß der wirksame Stoff in den Blattextrakten Histidin ist oder doch Histidin beteiligt ist.

Sehr bemerkenswert ist es, daß die beiden optischen Isomeren ein und derselben Substanz eine ganz verschiedenartige Wirkung entfalten können. So liegt die Schwelle für d-Histidin rund 50mal höher als für l-Histidin; und die d-Asparaginsäure ist sogar mehr als 200fach weniger wirksam als l-Asparaginsäure; noch größer ist der Empfindlichkeitsunterschied für d- und l-Alanin, bei letzterem ist eine mehr als 500fach

höhere Konzentration erforderlich als beim erstgenannten. Dieser Unterschied in der Wirkung der d- und l-Komponenten ist nur durch die Annahme eines dissymmetrischen Baus des Plasmas zu erklären. Wir wissen ja auch, daß im Plasma von den beiden Enantiomorphen einer Substanz (speziell der Aminosäuren) zumeist nur die eine vorkommt, zum mindesten aber die eine erheblich reichlicher vorhanden ist als die andere. Diese dissymmetrische Struktur kommt bekanntlich auch in stoffwechselfysiologischen Tatsachen zum Ausdruck, etwa darin, daß von einem Nährstoff nur die eine Komponente, beispielsweise durch einige Pilze vorzugsweise die rechte Weinsäure verarbeitet wird. Wie sich nun der Zusammenhang zwischen der dissymmetrischen Struktur des Plasmas und der unterschiedlichen Reizwirkung der optischen Isomeren im einzelnen erklärt, ist noch unbekannt; jedoch kann darauf hingewiesen werden, daß es sich hier um eine weitverbreitete, und auch für die tierischen Geschmacksorgane gültige Beziehung handelt (GAUSE).

Auch auf Mimosen üben  $\alpha$ -Aminosäuren eine starke Reizwirkung aus. Die Erregungsvorgänge können also nicht allein durch die in der Pflanze gebildete Erregungssubstanz ausgelöst werden. Um diese Reizwirkung zu demonstrieren, genügt es, abgeschnittene Mimosenblätter in Lösungen der Aminosäuren zu stellen; man erhält dann ebenso wie bei der Einwirkung von Lösungen der Erregungssubstanz die typischen Alles-oder-Nichts-Erregungen und dementsprechend auch die Bewegungsreaktionen, die sich naturgemäß, da der Reizanlaß fortbesteht, periodisch wiederholen können und jeweils eintreten, wenn das Refraktärstadium soweit abgeklungen ist, daß der fortwirkende chemische Reiz eine erneute Erregung bedingen kann.

Als wirksam haben sich bei der Mimose folgende  $\alpha$ -Aminosäuren erwiesen: Alanin, Glykokoll, Serin, Amino-n-Buttersäure, l-Asparaginsäure und d-Glutaminsäure. Außer den Aminosäuren sind aber auch einige andere Substanzen wirksam, beispielsweise Ameisensäure, Essigsäure, Propionsäure, sowie die Amide und Amine solcher Säuren; ferner einige Anthrachinonderivate [FITTING (1)].

Ebenso wie bei der Mimose können die Alles-oder-Nichts-Reaktionen auch bei anderen Objekten chemisch bedingt werden. Diese Gesetzmäßigkeit ist so allgemeingültig, daß weitere Beispiele nicht genannt zu werden brauchen. Eine Erwähnung verdienen nur noch die Fälle, in denen die Pflanze selber von dieser Möglichkeit Gebrauch macht. Das gilt für einige der Insektivoren, speziell für *Drosera*, *Dicnaea* und *Aldrovandia*. Die Bewegungen können hier zwar, wie wir früher gesehen haben, auch mechanisch hervorgerufen werden, viel wirksamer aber ist die chemische Reizung, sie verhindert die sonst bald eintretende Rückbewegung und kann sogar die Reaktion noch erheblich gegenüber dem nach mechanischer Reizung erreichten Ausmaß verstärken. Dabei sind wieder Eiweißstoffe bzw. deren Abbauprodukte, Peptone und Aminosäuren, besonders wirksam. Das ist für die Pflanze insofern zweckmäßig, als dies die bei der Insektivorie von der Pflanze verwerteten Substanzen sind. Aber auch hier können außerdem ganz andere Substanzen, z. B. anorganische Salze, wirksam werden.

Bei der chemischen Beeinflussung von Geißelbewegungen, also bei chemotaktischen Bewegungen, sind Aminosäuren ebenfalls stark wirksam; dabei zeigt sich dann wieder ein erheblicher Unterschied in der Wirksamkeit der optischen Isomeren. Mit Eiweißpräparaten, Peptonen und ähnlichen Substanzen lassen sich dementsprechend im allgemeinen leicht chemotaktische Bewegungen, speziell bei Bakterien, erzielen.

Bisher ist es nicht gelungen, eine Erklärung für diese starke chemische Reizwirkung der Aminosäuren auf die verschiedensten Pflanzen zu gewinnen. Man müßte hierzu genauer wissen, welche chemischen Prozesse die Aminosäuren in der Zelle einleiten können. Einen gewissen Anhaltspunkt bietet vielleicht die Entdeckung, daß  $\alpha$ -Aminosäuren in ihren natürlichen optischen Isomeren, die ja auch stets die mit der höchsten Reizwirkung sind, schon in geringen Konzentrationen die Atmung der Pflanzen (untersucht wurde das an Wasserpflanzen) um einige 100% zu steigern vermögen. Vielleicht beruht dieser Einfluß zum Teil darauf, daß die Aminosäuren als Redoxkörper wirksam sein können (SCHWABE). Für die Plasmaströmung in der *Avena*-Koleoptile jedoch zeigten SWEENEY und THIMANN, daß Histidin fördert, weil es die Atmung hemmt; dadurch wird Sauerstoff, der ja zur Unterhaltung der Strömung notwendig ist (S. 107), frei. Demgegenüber fördert z. B. Auxin die Strömung, weil es einen anderen Oxydationsprozeß beschleunigt, der für die Strömung gerade notwendig ist.

Bei *Drosera* wissen wir wenigstens einiges über die Zellvorgänge, die außer der Bewegung (die hier auf Wachstumsförderung beruht) durch die chemische Reizung ausgelöst werden. Man beobachtet nämlich, wenn der Tentakel durch Aminosäuren, speziell durch das besonders wirksame Asparagin gereizt wird (bzw. durch Eiweißpräparate, die diese Substanzen liefern), in den Zellen des Tentakelstiels eine eigentümliche Veränderung des Zellinnern, die zunächst als „Aggregation“ beschrieben wurde. Es tritt eine schnelle Plasmazirkulation ein (also wieder eine Chemodinese), gleichzeitig zerteilt sich die Vakuole in erheblich kleinere Vakuolen, die teilweise von der Plasmaströmung mit fortgerissen werden können. Außerdem nimmt während dieser Prozesse das Gesamtvolumen der Vakuolen ab; es wird also Flüssigkeit aus der Vakuole ausgeschieden, und zwar allem Anschein nach in das Plasma. Die abgeschiedene Flüssigkeit stellt keinen reinen konzentrierten Zellsaft dar; denn zum mindesten der Anthocyanfarbstoff bleibt in den Vakuolen. Es ist die Vermutung ausgesprochen worden, daß sich gleichzeitig auch der osmotische Wert des Zellsaftes erhöht; denn die plasmolytische Grenzkonzentration von Rohrzuckerlösungen wird von etwa 0,3 auf 0,4 mol erhöht (COELINGH). Die ganze Erscheinung hat eine so große Ähnlichkeit mit den Zellveränderungen, die sich nach den früher erwähnten Untersuchungen COLLAS in gereizten *Berberis*-Staubfäden einstellen, daß zu erwägen wäre, ob sich diese erhöhte Grenzkonzentration nicht etwa aus einem partiellen Semipermeabilitätsverlust erklärt, eine Änderung der osmotischen Werte also nicht beteiligt ist.

**Unterscheidungsvermögen, Abstumpfung.** Wir erwähnten schon die Fähigkeit der *Vallisneria*-Blattzellen, einzelne Aminosäuren voneinander zu unterscheiden. Ähnliche Fähigkeiten kommen auch den Bakterien zu. Allerdings beziehen sich die Untersuchungen an Bakterien nicht so sehr auf die unterschiedliche Wirkung einzelner Aminosäuren, sondern überhaupt auf die unterschiedliche Wirkung verschiedener Substanzen. Der untersuchte Vorgang ist dabei die Chemotaxis. Das Verfahren zur Prüfung des Unterscheidungsvermögens einzelner Substanzen, also zur Prüfung, ob verschiedene „Sensibilitäten“ bestehen, beruht vor allem wieder auf der Untersuchung der gegenseitigen Abstumpfung. Bei der Bakterienchemotaxis wurde diese Methode sogar zuerst angewandt. Beispielsweise hat KNIEP an einem nicht näher bestimmten Bakterium drei Sensibilitäten gefunden, eine für Asparagin (das sich auch hier wieder

durch seine starke Reizwirkung auszeichnet), eine für H-Ionen und eine für OH-Ionen, d. h. die Gegenwart von Asparagin bedingt zwar zunächst eine Reaktion (Bewegungsumkehr), um dann aber mit Asparagin eine erneute Reaktion zu erzielen, ist eine Konzentrationserhöhung notwendig; dagegen bleibt die Schwelle für H- und OH-Ionen unverändert. Und entsprechend erhöhen H-Ionen nicht die Schwelle für Asparagin und für OH-Ionen usw. Ein anderes Verfahren zur Ermittlung des Unterscheidungsvermögens besteht in der Prüfung der Summierbarkeit unterschiedlicher chemischer Reize. Substanzen, die auf die gleiche Sensibilität der Zelle einwirken, können, wenn jede in so schwacher Konzentration vorliegt, daß sie für sich keine Beeinflussung der Geißeltätigkeit (also etwa deren Umschaltung) zu bedingen vermag, im Gemisch doch eine Reaktion hervorrufen. Beruht die Reizwirkung der verschiedenen Substanzen aber auf verschiedenen Sensibilitäten, so ist diese Summation nicht möglich (PRINGSHEIM und MAINX).

Ähnlich wie die Bakterien verhalten sich andere geißeltragende Zellen, so etwa die Schwärmsporen von Myxomyceten und die Spermatozoiden von Moosen und Farnen. Bei den Myxomyceten-Schwärmsporen ist die qualitativ verschiedene Wirkung von OH- und H-Ionen schon daran zu erkennen, daß jene negative, diese positive Chemotaxis bedingen. Erst in höheren Konzentrationen wirken auch H-Ionen abstoßend. Die Reaktionen erfolgen hier, ähnlich wie durchweg bei den Bakterien, phobisch (KUSANO). Von den Archegoniaten-Spermatozoiden sind vor allem, und zwar schon durch PFEFFER, die der Farne untersucht worden. Hier wirkt in erster Linie Äpfelsäure positiv chemotaktisch; bereits Konzentrationen von etwa 0,001% sind wirksam. Äpfelsäure scheint auch die von den Archegonien ausgeschiedene Substanz zu sein, die normalerweise die chemotaktische Anlockung der Spermatozoiden zu den Archegonien ermöglicht. Dieser Schluß darf mit einiger Wahrscheinlichkeit gezogen werden, obwohl auch andere Substanzen auf die Spermatozoiden chemotaktisch wirken, weil der Archegonien Schleim und Äpfelsäurelösungen sich gegenseitig abzustumpfen vermögen, beide also auf die gleiche Sensibilität des Spermatozoids wirken. An den Farnspermatozoiden hat PFEFFER versucht, die Gesetzmäßigkeit, nach der diese Abstumpfung vor sich geht, genauer zu ermitteln; er kam dabei zu dem Ergebnis, daß hier das WEBERSche Gesetz gültig sei. Bei diesen Versuchen wurden die Spermatozoiden in eine Äpfelsäurelösung gebracht und dann eine konzentriertere Äpfelsäurelösung, die in einer offenen Kapillare eingeschlossen war, in diese Lösung eingeführt. Ist die Konzentration dieser in der Kapillare befindlichen Säure groß genug, so schwimmen die Spermatozoiden in die Kapillare hinein oder richtiger, sie werden darin festgehalten, wenn sie zufällig hineingelangen; denn es handelt sich hier wieder (ob immer?) um phobische Reaktionen. Die in der Kapillare befindliche Lösung muß natürlich um so konzentrierter sein, je konzentrierter die Außenlösung ist, in der sich die Spermatozoiden zunächst befinden; denn diese Außenlösung wirkt ja abstumpfend. Ermittelt man nun für verschieden konzentrierte Außenlösungen die zur Ermöglichung einer Ansammlung notwendigen Kapillarenkonzentrationen, so ergibt sich nebenstehendes Bild (Tabelle).

Chemotaxis durch Äpfelsäure  
bei Farnspermatozoiden.

Konzentration der Außenlösung %	Notwendige Mindestkonzentration in der Kapillare
0,0005	0,015
0,001	0,03
0,01	0,3
0,05	1,5



Die Konzentration innerhalb der Kapillare muß also immer etwa 30mal so hoch sein, wie die Außenkonzentration; es kommt somit tatsächlich im Sinne des WEBERSchen Gesetzes auf den relativen Unterschied der Reizstärken an. — Allzu großen Wert darf man auf diese Zahlen nicht legen, da wir infolge der Äpfelsäurediffusion aus der Kapillare die Größe des Gefälles nicht genau kennen.

Übrigens sind die Farnspermatozoiden auch für einige andere Dikarbonsäuren empfindlich, und diese wirken sogar auf die gleiche Sensibilität wie die Äpfelsäure. Eine andere Sensibilität haben die Farnspermatozoiden für H-Ionen (die mit der für Metallionen und einige Alkaloide identisch ist); endlich besteht noch eine Sensibilität für OH-Ionen.

Bei vielen Archegoniaten können ganz andere Substanzen die normale Anlockung zu den Archegonien ermöglichen. Auf Äpfelsäure reagieren noch *Salvinia*, *Isoetes*, *Selaginella* und *Equisetum*. Bei *Lycopodium* dagegen ist Zitronensäure wirksam, bei Laubmoosen vor allem Zucker und jedenfalls bei einigen Lebermoosen Eiweißstoffe.

**Allgemeines.** Die chemischen Reizwirkungen, auf die wir hier kurz hingewiesen haben, sind diejenigen, die bei der Erörterung der chemischen Reizbarkeit der Pflanze zumeist in den Vordergrund gestellt werden. In Wahrheit sind es natürlich nur die auffälligsten. Ihre Hervorhebung an dieser Stelle ist insofern berechtigt, als uns besonders die Bewegungsvorgänge interessieren. Einige Hinweise mögen noch zeigen, welche große Bedeutung äußeren chemischen Reizen im Leben der Pflanze zufällt. Auf die mannigfaltigen formativen Wirkungen des Substrats wurde schon hingewiesen. Weiterhin kann jeder Blick in die entwicklungsphysiologischen Prozesse bei der Pflanze erneut die Bedeutung äußerer chemischer Reize zeigen. Man beobachtet, wie eine Pflanze eine andere durch chemische Beeinflussung mit „Sexualstoffen“ (so bei Mucorineen) zur Ausbildung von Sexualorganen veranlassen kann, wie auch der Ort der Ausbildung von Sexualorganen von den chemischen Einflüssen benachbarter Individuen determiniert wird (Anlage der Kopulationsbrücken bei *Spirogyra*!) usw. Ferner findet man wichtige chemische Reizwirkungen bei der Untersuchung des Parasitismus. Parasitische Blütenpflanzen (beispielsweise Santalaceen) werden zur Ausbildung der Haustorien vor allem durch die von der Wirtspflanze ausgehenden chemischen Reize veranlaßt (HEINRICHER). — Ein Ergebnis chemischer Reizung sind auch die Gallbildungen, die entweder durch Pflanzen (Bakterien, Myxomyceten, Pilze, Algen) oder durch Tiere (vor allem Insekten) hervorgerufen werden können. Einige der hierbei möglichen Reize haben wir schon früher kennengelernt: die Wuchshormone. Außer streckungsfördernden Stoffen sind teilungsfördernde beteiligt. Handelt es sich um tierische Parasiten, so werden die die Reizwirkung ausübenden Substanzen in einigen Fällen schon vom erwachsenen Insekt während bzw. kurz vor der Eiablage in die Pflanze eingeführt; in anderen Fällen liefert erst die sich entwickelnde Larve diese Substanzen. Eine Kenntnis der hierbei wirksamen Stoffe fehlt noch ebenso sehr wie ein Verständnis ihrer zu so komplizierten Bildungen führenden Wirkungsweise (vgl. jedoch auch S. 71).

### Literatur.

COELINGH: Over stoffen, die invloed uitoefenen op de aggregatie by *Drosera*. Diss. Utrecht 1929.

FITTING: (1) Jb. Bot. 72, 700 (1930). — (2) Jb. Bot. 77, 1 (1932). — (3) Jb. Bot. 78, 319 (1933). — (4) Jb. Bot. 82, 613 (1936). — (5) Ber. dtsch. bot. Ges. 55, 255 (1937).

GAUSE: Erg. Biol. 13, 54 (1936). — GOEDECKE: Planta (Berl.) 24, 130 (1935).

HEINRICHER: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I 135, 43 (1926).

KNIEP: Jb. Bot. 43, 215 (1906). — KUSANO: J. Coll. Agricult Tokyo 2 (1909).

LEBEDINEEW: Ber. dtsch. bot. Ges. 45, 83 (1927).

- MÄGDEFRAU: Ber. dtsh. bot. Ges. 51, 106 (1933).  
 PRINGSHEIM u. MAINX: Planta (Berl.) 1, 583 (1926).  
 SCHWABE: Protoplasma (Berl.) 16, 397 (1932). — SEN-GUPTA: Z. Bot. 21, 353 (1929).  
 WALTER: Z. Bot. 13, 673 (1927). — Nachtr.: SWEENEY: J. gen. Phys. 21, 439 (1938).

## VIII. Endonome Wachstumsschwankungen und Bewegungen.

**Zusammenwirken innerer und äußerer Faktoren.** Jede Reizreaktion ist das Resultat des Zusammenwirkens zahlreicher innerer und äußerer Faktoren. Wenn wir diese Reaktionen verschiedenen Gruppen zuordnen, indem wir die Wirkungen des Lichtes, der Schwerkraft, mechanischer Einflüsse usw. gesondert darstellen, so geschieht das nur, um den Anteil der einzelnen Faktoren, d. h. um deren besondere Wirkungsweise zu ermitteln, die uns auch unabhängig von der komplizierten Reizreaktion interessiert. Wir stellen zu diesem Zweck experimentell Bedingungen her, wie sie in der freien Natur niemals verwirklicht sind. Dabei erzwingen wir dann natürlich Reaktionen, die so einfach in der Natur nicht vorkommen. Trotzdem gelingt es in vielen Fällen noch, die bei alleiniger Veränderung eines Faktors erzielten Bewegungen oder Wachstumsänderungen mit Prozessen zu vergleichen, die auch unabhängig von den experimentell hergestellten Bedingungen in der Pflanze ablaufen.

Wir haben aber auch Reizbewegungen kennengelernt, die wir nicht einfach als das Ergebnis der Schwankung eines einzigen Faktors auffassen können. Das gilt beispielsweise für die tagesperiodischen Blattbewegungen. Zunächst einmal greifen hier mehrere äußere Faktoren, zum mindesten Licht und Temperatur ein, und zwar kann jeder dieser Faktoren oft sogar noch verschiedenartige Bewegungen bedingen. Zudem sahen wir aber, daß diese Faktoren allein den charakteristischen Gang der Blattbewegung nicht restlos zu erklären vermögen, vielmehr die Mitwirkung endogen tagesperiodischer Zustandsänderungen in den Zellen angenommen werden muß.

Das Besondere eines solchen Falles ist nicht das Zusammenwirken äußerer und innerer Faktoren. Bei jeder Reizreaktion sind innere Faktoren beteiligt, und wir haben schon früher gesagt, daß man einen Reiz am treffendsten überhaupt als Auslöser einer ohnehin gegebenen Potenz bezeichnet. Bei der Seismonastie etwa und überhaupt bei allen Reaktionen, die auf der Auslösung der Alles-oder-Nichts-Erregung beruhen, ist ja sogar die Latenzzeit, die Geschwindigkeit der Bewegung und der Rückbewegung, kurz die ganze Reaktion mit allen ihren Einzelheiten unabhängig vom auslösenden Reiz festgelegt; der Reiz bestimmt nur noch, wann dieses Geschehen eintritt. Dann aber erscheint es kaum noch als etwas prinzipiell Besonderes, wenn gelegentlich auch schon unabhängig von einem äußeren Reiz ein derartiges Geschehen erfolgen kann. Wir betrachten dann eben nicht mehr einen äußeren, sondern einen inneren Reiz als Auslöser. Wir haben auch Fälle kennen gelernt, in denen ein *konstanter* äußerer Reiz *periodisch* Erregungen (und Reaktionen) auslöst, weil sich nämlich die *Empfindlichkeit* periodisch ändert (etwa indem nach jeder Einzelerregung ein Refraktärstadium besteht, das erst abklingen muß, bevor der fortdauernde Reiz eine neue Erregung auslösen kann). Auch das ist natürlich möglich, wenn ein konstanter „innerer Reiz“ besteht. Es können dann „endonome Bewegungen“ entstehen, wie wir sie beispielsweise bei *Desmodium* (S. 185) kennengelernt haben.

**Periodische Erregung.** Solche endonomen Bewegungen oder überhaupt Schwankungen in der Intensität physiologischer Prozesse, die ähnlich wie die der *Desmodium*-Blättchen auf einer periodischen Auslösung von Erregungsvorgängen mit Refraktärstadien durch die Dauerreizwirkung der äußeren und inneren Bedingungen entstehen, sind bei den Pflanzen recht häufig. Zunächst kann auf die kurzperiodischen Bewegungen hingewiesen werden, die sich außer bei *Desmodium* noch bei zahlreichen anderen mit Gelenken ausgestatteten Blättern, namentlich denen der Leguminosen finden. Auch kurzperiodische endogene Öffnungs- und Schließbewegungen mancher Spaltöffnungen können hier genannt werden. Ein besonders schönes Beispiel bieten die Geißelbewegungen, die ja ebenfalls insofern endogen sein können, als es zu ihrer Periodizität keiner periodischen äußeren Reizung bedarf, die aber doch daran gebunden sind, daß innere und äußere Bedingungen herrschen, die gemeinsam einen Dauerreiz darstellen. Und zu diesen Bedingungen gehört oft das Licht; denn die Bewegungen hören im Dunkeln auf. — Bei der Geißelbewegung handelt es sich ja um die regelmäßige Aufeinanderfolge von Kontraktionen der verschiedenen Flanken. Und daß eine Flanke nach der Durchführung einer Kontraktion eine Ruhezeit erfordert, bevor sie sich erneut kontrahieren kann, darf wieder als Ausdruck eines Refraktärstadiums aufgefaßt werden. Man muß wohl annehmen, daß die regelmäßige Aufeinanderfolge der Erregungen entsteht, weil von der jeweils erregten Flanke eine Erregungsleitung zur benachbarten ausgeht, wobei es aber zunächst noch ungeklärt bleibt, warum diese im Kreis um die Geißel bzw. den Geißelschopf herumlaufende Erregungsleitung nur eine Richtung wählt. Aber das ist ein nicht für die Geißelbewegung spezifisches Problem; bei den endogenen Bewegungen von Blättern und Sprossen beobachten wir oftmals etwas ganz Ähnliches. Schon die Bewegungen der *Desmodium*-Blättchen können hier nochmals genannt werden, diese brauchen nämlich nicht immer einfach pendelnd zu sein, werden vielmehr bei höherer Temperatur kreisend. Und bei diesem Objekt kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Bewegungen mit typischen Alles-oder-Nichts-Erregungen (daher auch mit typischen Aktionsströmen) im Zusammenhang stehen; wir können hier nämlich eine ähnlich verlaufende Einzelbewegung nach dem Erlöschen der endogenen Kontraktionen unter ungünstigen Bedingungen auch durch einen elektrischen oder mechanischen Einzelreiz ebenso auslösen wie die Bewegung der *Mimosa*-Blätter. Bei diesem Objekt läuft als eine Erregungsleitung kreisend um das Bewegungsgelenk herum.

**Zirkumnutation, Zyklonastie.** Das Verhalten von *Desmodium* steht nicht isoliert; wir finden etwas wenigstens in manchen Punkten Ähnliches bei den verschiedensten Pflanzen wieder; wobei die mehr oder weniger kreisend um die Achse herumlaufende „Erregung“ entweder zu entsprechenden Turgorschwankungen oder auch zu Wachstumsschwankungen führt. Hier kann schon auf die sog. Zirkumnutation hingewiesen werden, also auf die Tatsache, daß das Wachstum eines Organs, etwa eines Sprosses, nicht genau geradlinig verläuft, sondern zumeist eine Flanke stärker wächst als die andere, und zwar greift dieses stärkste Wachstum immer wieder auf andere Flanken über. Zumeist besteht keine ganz feste Regel hinsichtlich des Übergreifens auf andere Flanken, so daß dann bei der Zirkumnutation von der Sproßspitze (bzw. der Spitze anderer wachsender Organe) ziemlich komplizierte Bahnen beschrieben werden. Die „Erregung“ kann aber auch, ähnlich wie bei den Geißeln

oder bei den *Desmodium*-Blättchen, kreisend um den Sproß laufen, und dabei kommt es dann natürlich wieder zu einer kreisenden Bewegung, die treffend als Zyklonastie bezeichnet worden ist. Diese Kreisbewegungen verlaufen bei den meisten Pflanzen, von oben gesehen nach links, also entgegengesetzt zur Bewegung des Uhrzeigers (Abb. 228); nur bei wenigen Pflanzen in entgegengesetzter Richtung. Im allgemeinen hält die Pflanze eine Bewegungsrichtung konstant ein; selten ist ein Wechseln der Richtung beobachtet worden. Diese Bevorzugung einer Bewegungsrichtung ist mit der Möglichkeit kreisender Bewegung aufs engste verknüpft; denn das Kreisen kann ja nur zustande kommen, wenn die Erregungsleitung von der jeweils erregten Seite nicht nach beiden Richtungen hin möglich ist. — Übrigens soll der Ausdruck „Erregung“ und „Erregungsleitung“ hier in ganz neutralem Sinn benutzt werden, da noch nicht untersucht wurde, ob es sich bei allen diesen kreisenden Bewegungen um einen Zusammenhang mit typischer „Alles-oder-Nichts-Erregung“ handelt.

Die Geschwindigkeit des Kreisens kann verschieden groß sein; nur selten ist sie so hoch, daß man die Bewegung mit dem bloßen Auge verfolgen kann; oft werden für die Beschreibung eines vollen Kreises mehrere Stunden benötigt.

Diese Zyklonastie haben wir schon früher bei der Besprechung der Rankenbewegungen erwähnt und ihre wichtige Rolle als Suchbewegung, also für die Erfassung der Stütze, erkannt. Eine gut ausgeprägte Zyklonastie findet sich auch bei vielen Keimpflanzen; noch ansehnlicher ist sie aber zu meist bei den windenden Pflanzen. — In allen diesen Fällen ist die Frage aufgeworfen worden, ob das Kreisen wirklich als ein endogener Prozeß betrachtet werden darf. Daran ist gezweifelt worden, weil die Bewegung beim Angreifen äußerer Reize sehr verstärkt werden kann; so etwa, wenn das Organ in eine geotropische Reizlage gerät. Der dann induzierte geotropische Impuls kann oft nicht nur eine Aufrichtung des Organs bedingen, sondern auch zu einer Überkrümmung, also zur Erreichung einer neuen Reizlage führen; auf diese Weise sollen nicht nur pendelnde, sondern auch kreisende Bewegungen

durch die Schwerkraft bedingt werden können (GRADMANN). Jedoch ist das Kreisen auch an Organen festgestellt worden, die so schräg stehen, daß



Abb. 228. Keimpflanze von *Pharbitis hispida*. Beginn des Kreisens; dargestellt nach kinematographischen Aufnahmen.  
Nach RAWITSCHER.

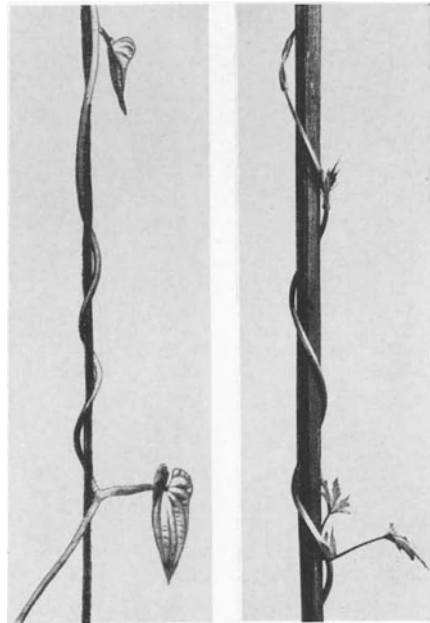


Abb. 229. Links *Ipomoea tuberculata* als Beispiel einer linkswindenden Pflanze, etwa natürliche Größe. Rechts *Humulus lupulus* als Beispiel einer rechtswindenden Pflanze, etwa  $\frac{1}{4}$  der natürlichen Größe.

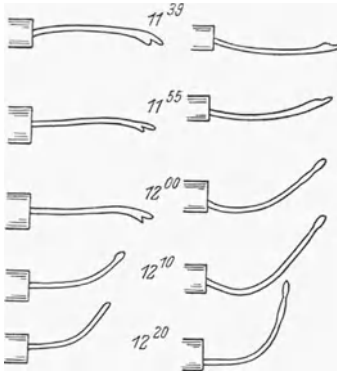


Abb. 230. *Pharbitis hispida*. Seitenkrümmung (rechts) und Aufkrümmung (links) einer waagrecht gelegten Sproßspitze. Die geotropische Reizung erfolgte nach der Geradestreckung am Klinostaten.  
Nach ULEHLA.

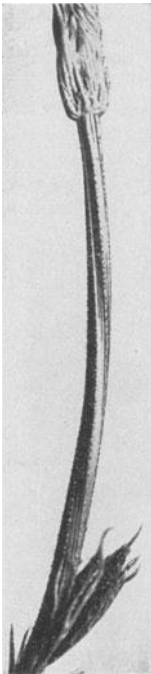


Abb. 231. Teil des windenden Sprosses von *Humulus lupulus*. Der Sproß ist rechts-tordiert. Die Torsion ist also, da es sich um einen Rechtswinder handelt, homodrom. Die Torsion unterstützt das feste Anlegen des Sprosses an die Stütze. — Außerdem erkennt man die für das Festhalten der Stütze vorteilhafte Rauheit der Oberfläche. Etwa  $\frac{1}{5}$  der natürlichen Größe.

sie während des Kreisens immer die gleiche Flanke nach unten kehren [RAWITSCHER (1, 2)]. Vor allem aber läßt sich die Kreisbewegung bei vorsichtiger Versuchsausführung auch während einer Drehung in Horizontallage am Klinostaten beobachten. Allerdings ist es richtig, daß die Rotation ihre Amplitude verstärkt, wenn sich das Organ in der senkrechten Normallage befindet.

**Winden.** Die endogene bzw. durch Schwerkraftreizung verstärkte Zyklonastie stellt den wichtigsten Faktor beim Winden dar (KONING). Bei diesem Vorgang (Abb. 229) sind aber oft (nicht an allen Pflanzen) auch die sog. *Lateralkrümmungen* beteiligt. Legt man die Sproßspitze einer Windepflanze horizontal, so beobachtet man zwar wie an anderen Organen eine negativ geotropische Aufrichtung, außerdem aber (von oben betrachtet) eine Krümmung in seitlicher Richtung (Abb. 230). Bei den Linkswindern, zu denen die meisten Schlingpflanzen gehören, da ja auch das Linkskreisen vorherrscht, erfolgt die Lateralkrümmung so, daß die Sproßspitze (von der Basis her betrachtet) sich nach links krümmt. Diese Bewegungen können auch eintreten, wenn die Zyklonastie bereits erloschen ist. So wurde man zur Annahme einer besonderen lateralgeotropischen Reaktion geführt, die mit der negativ geotropischen kombiniert auftritt, sich aber von dieser eindeutig unterscheiden läßt (ULEHLA). Diese Unterscheidung wird schon dadurch möglich, daß der Lateralgeotropismus eine kürzere Präsentationszeit haben kann als der negative und außerdem die Krümmungszonen beider nicht identisch zu sein brauchen.

Der Windevorgang ist aber auch in den Fällen ziemlich kompliziert, in denen ein Lateralgeotropismus nicht besteht. Allerdings ist ein Winden, namentlich um dünne Stützen, schon allein durch die Zyklonastie möglich, und auch am Klinostaten beobachtet worden. Normalerweise spielt aber der negative Geotropismus schon insofern mit, als er das Winden um horizontale oder nach abwärts gerichtete Stützen verhindert. Nur in Ausnahmefällen ist der negative Geotropismus so schwach ausgeprägt, daß horizontal stehende Stützen umschlungen werden können. Sonst aber lösen sich sogar bereits ausgeführte Windungen wieder auf, wenn die Stütze nachträglich umgelegt wird. — Beim Vorhandensein lateralgeotropischer Reaktionsfähigkeit unterstützt diese das Winden entscheidend. Sobald nämlich der Sproß während seiner zyklonastischen Bewegungen auf eine Stütze trifft, wird die weitere Rotation natürlich verhindert. Der Sproß

verharrt dadurch ausreichend lange in einer geotropischen Reizlage und reagiert lateralgeotropisch, wodurch das weitere Umwinden eingeleitet wird.

Das *enge Anlegen* des windenden Sprosses wird durch Einschiebung von Zwischenwindungen erreicht, und zwar entstehen diese Zwischenwindungen durch eine Torsion des Sprosses, die in gleicher Richtung erfolgt wie das Winden (also durch „homodrome“ Torsion) (Abb. 231). Diese homodromen Torsionen kommen zustande, weil die Wachstumstreckung des Sprosses nicht genau in dessen Längsrichtung erfolgt, sondern in einem spitzen Winkel zu dieser Richtung, ähnlich wie wir es früher beim Spiralwachstum der *Phycomyces*-Sporangienträger kennen lernten.

**Epi- und Hyponastie.** So bei wie bei den zum Kreisen und Winden führenden Wachstumsbewegungen kann auch bei den nur in einer Ebene erfolgenden ein kompliziertes Zusammenwirken innerer und äußerer Faktoren vorliegen. Das ergibt sich schon aus unseren Betrachtungen über die tagesperiodischen Bewegungen; denn soweit diese nicht auf Turgor-, sondern auf

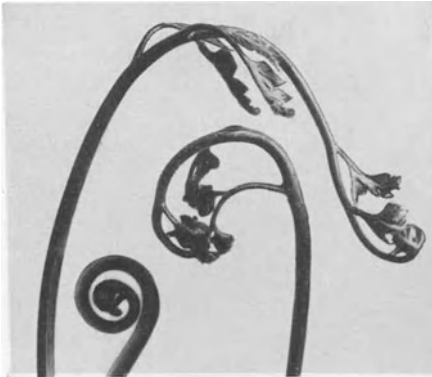


Abb. 232.

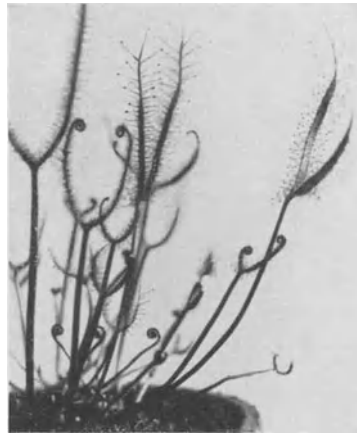


Abb. 233.

Abb. 232. *Microlepidia majuscula*. Entfaltungsbewegungen des Wedels. Zunächst besteht eine starke hyponastische Einrollung; diese wird allmählich durch Epinastie ausgeglichen, dabei kann sogar, wie das älteste der abgebildeten Stadien zeigt, vorübergehend eine Einkrümmung einzelner Teile in der entgegengesetzten Richtung erfolgen. Etwa  $\frac{2}{3}$  der natürlichen Größe.

Abb. 233. *Drosera pinnata*. Hyponastische Einrollung der jungen Blätter und der Infloreszenzstiele.  $\frac{2}{3}$  der natürlichen Größe.

Wachstumsschwankungen beruhen, darf man sagen, daß sie auf einem durch das Zusammenwirken innerer und äußerer Faktoren bedingten Wechsel von Epi- und Hyponastie (d. h. von verstärktem Ober- und Unterseitenwachstum) beruhen. Epi- und Hyponastie kommen aber vor allem als einmalige Bewegungen vor, und auch dann entstehen sie durch ein Zusammenwirken äußerer und innerer Faktoren. Viele junge Organe, so die Blätter in den Knospen, noch extremer die Farnwedel oder etwa die *Drosera*-Blätter und Infloreszenzen, sind hyponastisch gekrümmt bzw. eingerollt (Abb. 232 und 233). Die Entfaltung beruht dann auf einer nachträglich einsetzenden Epinastie. Diese Epinastie unterbleibt oft, wenn die Pflanze im Dunkeln gehalten wird. Lichteinfluß ist dann also eine Voraussetzung für ihren Eintritt oder — mit anderen Worten — es handelt sich um eine Photoepinastie (Abb. 164, 155). Wir haben schon erwähnt, daß auch die Schwerkraft eine Epinastie induzieren kann. Eine Beschreibung der zahlreichen in der Natur vorkommenden epi- und

hyponastischen Bewegungen ist mehr von entwicklungsgeschichtlichem und morphologischem Interesse als von physiologischem. Wir verdanken GOEBEL eine derartige Beschreibung.

### Literatur.

- GOEBEL: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1922. — GRADMANN: Jb. Bot. **66**, 254 (1927).  
 KONING: Het winden der Slingerplanten. Diss. Utrecht 1933.  
 RAWITSCHER: (1) Z. Bot. **23**, 537 (1930). — (2) Der Geotropismus der Pflanzen. Jena 1932.  
 ULEHLA: Bot. Notiser **1920**, 91.

## IX. Einige allgemeine Probleme der pflanzlichen Reiz- und Bewegungsphysiologie.

Es kann nicht die Aufgabe der Physiologie sein, die große Mannigfaltigkeit der Vorgänge im tierischen und pflanzlichen Organismus zu beschreiben, und möglichst für jede einzelne dieser Erscheinungen eine Erklärung zu suchen. Das rein wissenschaftliche Interesse an der physiologischen Forschung wäre zum mindesten recht weitgehend befriedigt, wenn das (praktisch unerreichbar erscheinende) Ziel verwirklicht wäre, auch nur eine einzige Zelle irgendeines Organismus naturgesetzlich restlos zu verstehen. Wenn aber dieses das höchste Ziel der Physiologie ist, so erkennt man, daß die Bearbeitung immer neuer Probleme an den verschiedensten Organismen für den Physiologen nichts anderes bedeutet als die *Erschließung neuer Zugänge* in die Geheimnisse des Zellgeschehens. PFEFFER hat das treffend ausgedrückt, indem er sagte, das Studium der spezialisierten Prozesse sei nur ein Werkzeug zum Eindringen in das Getriebe des Protoplasten. Und PFEFFER selber verstand es auch hervorragend, dieses Werkzeug zu handhaben, so diente ihm beispielsweise das eingehende Studium der seismonastischen Reaktionen der *Centaurea*-Staubfäden als ein Hilfsmittel bei der Erforschung der osmotischen Prozesse.

Es ist also ganz abwegig, der kausal-analytischen Forschung den Vorwurf zu machen, sie nehme auf die in der freien Natur tatsächlich herrschende Mannigfaltigkeit nicht genügend Rücksicht. Noch unberechtigter ist es, wenn man der Physiologie die Aufgabe zuschreiben will, Hilfsdienste für die Sammlung von Kenntnissen über möglichst viele Naturvorgänge zu leisten, und demgemäß gesagt wird, die Physiologie betreibe nur eine Analyse, eine Arbeit, die bestenfalls geeignet sei, Bausteine für die Synthese zu liefern, die von anderen Wissenschaften, etwa der Ökologie, direkt in Angriff genommen werde.

Von diesen Gesichtspunkten aus müssen wir es auch verstehen, warum die Physiologie ihre Probleme durch Benutzung von Objekten aus beiden Organismenreichen zu lösen versucht. Tier und Pflanze zeigen, obwohl das Zellgeschehen in ihnen grundsätzlich übereinstimmt, doch recht erhebliche Unterschiede, die es ermöglichen, an der Pflanze Angriffspunkte für die physiologische Forschung zu finden, die das Tier nicht bietet, und umgekehrt. Von den Besonderheiten, die die Pflanze auszeichnen, können, soweit sie reiz- und bewegungsphysiologisch wichtig sind, vor allem zwei genannt werden: Das Vorhandensein einer Zellwand (und, im Zusammenhang damit, einer Vakuole), sowie der langsame Verlauf des Geschehens (der nicht nur mit der Primitivität, sondern noch mehr mit der Ernährungsart zusammenhängt).

Der Besitz einer Zellwand und einer semipermeablen Membran zwischen Plasma und Vakuole zwingt die Pflanze sowohl zu einem besonderen Wachstumsmodus, indem nämlich beim Wachsen zunächst einmal Veränderungen in der Zellwand ablaufen müssen, als auch zu einem besonderen Bewegungsmodus.

Die Bewegungen der Tiere sind weitgehend an kontraktile plasmatische Gebilde gebunden, wobei von den Fibrillen und Zilien der Protisten bis zu den Muskelfasern der höheren Tiere verwandte Elemente benutzt werden, Elemente mit einer durch gerichtete Einlagerung von Fadenmolekülen (bzw. Aggregaten solcher) bedingten Anisotropie, in denen nach vielleicht immer ähnlichen Prinzipien, nämlich etwa durch Formänderung der Fadenmoleküle, Längenänderungen eintreten. Dieses Prinzip wendet die Natur jedoch nicht erst im tierischen Organismus an; in der Pflanze findet es sich auch schon, hat dort aber im Verlaufe der Phylogenese infolge des immer stärker werdenden Übergewichts der mit einer festen Membran und einer großen Vakuole ausgerüsteten Zelle immer mehr zurücktreten müssen. Die einfachsten Pflanzen verwenden das infolge gerichteter Anordnung der Fibrillen kontraktile Plasma noch in den Geißeln und Wimpern, die sich ja bis zu den Übergangsformen von Pteridophyten und Samenpflanzen wenigstens auf einigen Entwicklungsstadien, nämlich bei den Spermatozoiden, vorfinden. In den übrigen Zellen kann dieses Prinzip aber höchstens noch bei Bewegungen angewandt werden, die sich innerhalb der Zelle selber abspielen, die also nicht mit deren Formänderung verbunden sind; so etwa beim Chromosomentransport von der Äquatorialplatte zu den Polen. Nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen erscheint es möglich, daß hierbei die Spindelfasern, die auch eine optische Anisotropie (Doppelbrechung) zeigen, wieder durch Fältelung langgestreckter Moleküle Kontraktionen vollführen, durch die sie eine Zugwirkung auf die Chromosomen ausüben. Die Pflanzenzelle selber kann ihre Länge durch bloße Plasmakontraktion nicht mehr so wie die Muskelfaser verringern; die elastisch gespannte Zellwand verhindert das. So mußte die Pflanze die Anwendung des kontraktiven Plasmas preisgeben und zur Durchführung ihrer Bewegungen von den gleichen Eigenschaften ausgehen, die sie zu jener Preisgabe zwangen. Wie sehr die pflanzlichen Bewegungen tatsächlich an Veränderungen einerseits der semipermeablen Grenzschicht zwischen Vakuole und Plasma, andererseits der Zellulose- bzw. Chitinwände gebunden sind, haben wir genügend erfahren.

Ebensowenig wie das Prinzip der kontraktiven Fibrillen ist das der Alles-oder-Nichts-Erregung, die der Wirbeltiernerv in höchster Vollendung zeigt, eine „Erfindung“ der tierischen Zelle. Wir begegneten dieser Erregungsart auch überall im Pflanzenreich, und zwar schon bei den Bakterien. Im einzelnen bestehen dabei allerdings Modifikationen, die sich aber beim Vergleich von tierischen und pflanzlichen Zellen kaum als größer erweisen als es die zwischen Zellen verschiedener Tierarten bestehenden sind. Wir konnten sogar feststellen, daß bereits die Pflanze imstande ist, diesen Erregungsvorgang durch erhöhte Geschwindigkeit seiner Teilprozesse in gleicher Richtung zu vervollkommen wie es im Tierreich geschehen ist. Zumeist unterläßt die Pflanze diese Vervollkommnung, weil sie durch ihre Ortsgebundenheit doch keinen Gebrauch davon machen kann; nur in einigen Sonderfällen, in denen eine solche Vervollkommnung nötig war, wie bei den Zellen der Fangorgane einiger



Insektivoren oder bei den geißeltragenden Formen, ist sie auch durchgeführt worden und dann an den kurzen Refraktärstadien erkennbar.

Aber auch bei der Untersuchung der Reizaufnahme zeigen sich einige physiologische Homologien (die natürlich genau betrachtet auch morphologische Homologien, nämlich Homologien in der mikroskopischen und submikroskopischen Struktur sind). Eine Übereinstimmung, die wohl als Homologie betrachtet werden darf, fanden wir beispielsweise beim Studium der Aufnahme von Lichtreizen in Karotinoidfarbstoffen. Auch in der Aufnahme haptischer und mancher chemischer Reize besteht vielleicht eine ebenso tiefe Übereinstimmung.

Außerdem aber zeigen sich im reizphysiologischen Verhalten und in den reizaufnehmenden Strukturen der Pflanzen und Tiere auch Ähnlichkeiten, die nicht als Ausdruck von Homologien, sondern als Konvergenzen zu deuten sind, so etwa die Ausbildung von Statozyten im Dienste der Schwerereizaufnahme, von linsenartigen Gebilden zur Konzentration des einfallenden Lichtes oder von Fühlborsten.

Jedenfalls sehen wir, daß auch in der Reiz- und Bewegungsphysiologie noch die grundsätzlich übereinstimmende Organisation von Tier und Pflanze zum Ausdruck kommt, obwohl die vorher genannten Verschiedenheiten im Zellbau in den uns leichter zugänglichen, mehr äußerlichen Teilen des Geschehens tiefgreifende Modifikationen bedingen.

Der der Physiologie Fernerstehende fragt bei der Erörterung reizphysiologischer Probleme gern nach einer ganz anderen Übereinstimmung zwischen tierischer und pflanzlicher Organisation: nach dem Vorkommen psychischer Prozesse bei Pflanzen, zum mindesten wird die Frage aufgeworfen, ob man nicht wenigstens ein „Unbewußt-Psychisches“ auch bei den Pflanzen annehmen dürfe. Die physiologische Ähnlichkeit zwischen Nervenerregung und Alles-oder-Nichts-Erregung der Pflanzen, die wir anscheinend als Homologie betrachten dürfen, scheint dieser *Frage* eine Berechtigung zu geben. Es ist nach unseren bisherigen Erfahrungen tatsächlich kaum zu erwarten, daß die Nervenzelle oder die Zelle eines Wirbeltiergehirns noch etwas physiologisch grundsätzlich Neuartiges gegenüber der einfachsten Pflanzenzelle zu leisten vermag. Wir dürfen hier ebensowenig mit einer Überraschung rechnen wie bei stoffwechselphysiologischen Untersuchungen. Niemals hat sich gezeigt, daß ein phylogenetisch als höher entwickelt betrachteter Organismus einen zellphysiologisch grundsätzlich neuartigen Prozeß erworben hat, er hat vielmehr nur einzelne Prozesse verkümmern lassen und andere dafür allerdings zu einer erstaunlichen Höhe entwickelt. Wie groß dieser Unterschied bei den uns hier interessierenden Vorgängen sein kann, mag die Tatsache kennzeichnen, daß der Restitutionsprozeß bei der Alles-oder-Nichts-Erregung im Wirbeltiernerv oft nur etwa 1 Millionstel der Zeit benötigt wie der entsprechende Prozeß bei der Mimose. — Wenn nun aber auch nicht anzunehmen ist, daß die Nerven- und Gehirnzellen des Wirbeltiers noch etwas physiologisch grundsätzlich Neues hinzu gelernt haben, das sie von der Pflanzenzelle unterscheidet, so beruht doch der Schluß auf die Möglichkeit primitiver psychischer Prozesse bei Pflanzen auf einem Irrtum.

Der Unterschied zwischen physischer und psychischer Natur hat seinen Grund nicht in einer Duplizität des transzendentalen „Ding an sich“, sondern allein in unserem Erkenntnisvermögen. Wir haben vermöge unserer äußeren Sinne die Fähigkeit, die Welt physisch, also raumzeitlich zu erkennen, wir können sie aber auch, oder richtiger einen Ausschnitt aus ihr, den wir

dann unserem „Ich“ zuordnen, mit Hilfe der Selbstbeobachtung psychisch erkennen. Infolge dieses Ursprungs der Unterscheidung physischer und psychischer Natur in unserem eigenen Erkenntnisvermögen kann das Vorhandensein eines Psychischen nie die Möglichkeit einer konsequenten Durchführung der physiologischen Analyse beschränken; die Existenz eines Psychischen kann daher auch nicht aus einer solchen Schranke der physiologischen Forschung erschlossen werden, wie manche Naturphilosophen es angenommen haben. — Die Frage nach dem Vorhandensein eines Psychischen in einem Organismus ist daher nur berechtigt, wenn sie bedeutet, ob der betreffende Körper einem Wesen mit der Fähigkeit zur Selbstbeobachtung gehört, d. h., ob ein Wesen da ist, das sich selber psychisch zu erleben vermag. Eine solche Fähigkeit aber darf man einer Pflanze nicht zuschreiben; jedenfalls nimmt die weitgehende Selbständigkeit der einzelnen Teile, die wir mehrfach kennengelernt haben, der gegenteiligen Behauptung die Berechtigung.

Aber ganz unabhängig von der Stellungnahme zu dem Vorhandensein einer solchen Fähigkeit der Selbstbeobachtung bei der Pflanze zeigt doch die oben kurz angedeutete Überlegung, daß von hier aus der weiteren physiologischen Analyse niemals Schwierigkeiten erwachsen können; denn nach dieser Überlegung kann die Physiologie auch beim Studium der höchstentwickelten Tiere und des Menschen nicht durch das Vorhandensein psychischer Vorgänge auf Schranken der Durchführung *ihres* Programms stoßen.

Nicht so prinzipiell läßt sich hingegen die Möglichkeit ausschalten, daß der physiologischen Analyse aus einem anderen Grund unüberwindliche Schwierigkeiten entgegentreten könnten. Die Gesetze über das chemische und physikalische Verhalten der Materie, mit denen wir in der physiologischen Forschung arbeiten, besagen immer nur etwas über das Verhalten einer größeren Anzahl von Molekülen, nicht über das Verhalten einzelner Moleküle. Beispielsweise wenden wir zur Beurteilung chemischer Reaktionen das Massenwirkungsgesetz an, das einen statistischen Charakter hat und über den Reaktionsverlauf nichts mehr auszusagen vermag, wenn nur einige wenige reaktionsfähige Moleküle vorhanden sind; in einem solchen Fall können wir also nicht mehr auf Grund der üblichen chemischen Gesetze aussagen: Im Zeitpunkt  $t$  wird  $1/n$  aller Moleküle  $M$  die Reaktion  $R$  durchgeführt haben. Vielmehr wird das Geschehen beim Vorliegen einer so geringen Zahl von Molekülen von Fall zu Fall verschiedenartig verlaufen, die „zufälligen“ Schwankungen werden sich bemerkbar machen. Allerdings besteht kein Grund, diese mit den chemischen und physikalischen Makrogesetzen nicht mehr erfaßbaren Schwankungen als akausal zu bezeichnen, praktisch würde die Forschung aber vor sehr großen Schwierigkeiten stehen, wenn ihnen eine Bedeutung zukäme. Das wäre gerade im Organismus denkbar, weil die Zelle ja fortgesetzt mit Auslöschungsmechanismen arbeitet; sehr geringe Veränderungen der äußeren oder inneren Bedingungen wirken als Reize, die auf dem Wege der Auslösung ansehnliche Reaktionen bedingen. Die bisherige Erfahrung zeigt aber, daß wir hier nicht mit großen Schwierigkeiten zu rechnen haben. Zwar ist der Reiz oft erstaunlich gering im Vergleich zur Reaktion, aber eine Auswertung der bisher vorliegenden Forschungsergebnisse zeigt, daß zur Reizung zumeist eine so große Anzahl von Molekülen oder Energiequanten auf eine Zelle entfallen muß, daß die physikalisch-chemischen Makrogesetze noch anwendbar bleiben. Selbst die wirksamsten chemischen Reizstoffe, wie etwa die Aminosäuren, deren starke Reizwirkung

wir beispielsweise bei der Chemodinese kennenlernten, oder wie die Auxine und die Bioswuchsstoffe, müssen in so hohen Konzentrationen vorliegen, daß auf eine Zelle etwa 1000—10000 Moleküle entfallen; und auch bei den empfindlichsten Lichtreaktionen ist doch noch eine Absorption einer gleichgroßen Anzahl von Quanten erforderlich, wenn es zur sichtbaren Reaktion kommen soll.

Wir lernten zwar einen Fall kennen (Crocetin als Kopulationsstoff), in dem schon ein einziges Molekül einen physiologischen Prozeß steuert, aber auch dabei sind die Grenzen eindeutiger Voraussagbarkeit noch nicht unterschritten. Jener Fall zeigte ja zugleich, daß das Molekül immer ein und denselben Effekt bedingt.

Es ist auch biologisch gut verständlich, daß — von Sonderfällen abgesehen — erst solche Stoff- und Energiemengen eine äußere oder innere Reizung ausüben können, die einen Ablauf des Geschehens ermöglichen, der nicht mehr den „zufälligen“ Schwankungen eines Mikrogesehens unterliegt; denn für den Organismus ist nicht nur ein leichtes Ansprechen auf Reize notwendig, sondern andererseits doch noch die Sicherung eines *eindeutigen* Ablaufs des Geschehens. Ohne die weitgehende Ausschließung der Zufälligkeiten mikrophysikalischen Geschehens wäre der Organismus nicht in der Lage, den Ablauf der biologisch jeweils notwendigen, also der zweckmäßigen Prozesse zu sichern.

Und das ist nur ein spezieller Fall der allgemeinen Eigentümlichkeit organischen Geschehens, die uns veranlaßt, es in Analogie zur Zweckmäßigkeit im ursprünglichen Sinne des Wortes, also zur Eignung für eine *gewollte* Wirkung, ebenfalls als ein zweckmäßiges Geschehen zu bezeichnen: Wiewohl es im Physiologischen, wo wir ja nur Raum-Zeitliches messen, prinzipiell unmöglich ist, die Selbsterhaltung der Organismen als einen *gewollten* Zweck zu erkennen, zeichnet sich doch die Kette des Geschehens ebenso wie bei einer im ursprünglichen und strengen Sinne zweckmäßigen Handlung dadurch aus, daß in komplizierter Koordination die Kettenglieder erhalten werden, die die genannten Wirkungen physikalisch erzwingen. Nicht also die Frage nach der Geltung der physikalischen Zwangsläufigkeit führt uns in die Geheimnisse des Lebens; das tiefste Geheimnis liegt in der Existenz jener Koordination, die wir, sei es nun unmittelbar oder nach ihrer Zurückführung auf eine ihr zeitlich vorhergehende Konstellation, als gegeben hinnehmen müssen. Die exakte Forschung, die physiologische Kausalanalyse ist am Ende und sie überläßt der Morphologie (im weitesten Sinne) die fernere, in manchem schönere Aufgabe, sich in der ihr eigentümlichen Art der *Naturbetrachtung* mit diesen Mannigfaltigkeiten zu beschäftigen.

## Sachverzeichnis.

- Achselknospen 29, 69, 156.  
 Adaptation bei Lichtreizung 165ff.  
 Aggregation 248.  
 Aitogen (Definition) 202.  
 Aktionsbereitschaft 7ff., 8, 13, 44.  
 Aktionsstrom 116, 119.  
 — als elektrischer Reiz 125.  
 — bei *Drosera* 147.  
 — — Lichtreizen 184.  
 — — Nerven 117.  
 — — Ranken 146.  
 — — Seismoreaktionen 139, 143.  
 — — Thigmoreaktionen 134.  
 — diphasischer 124.  
 — umgekehrter 121.  
 Aktivierungsenergie 44.  
 Aktivität 2.  
*Aldrovandia*-Bewegung 136, 142, 143f., 247.  
 Alles-oder-Nichts-Reaktion 115, 127.  
 — bei Lichtreizen 182ff.  
 — — seismischen Reizen 139.  
 — — Spaltöffnungen 192.  
 Aminosäuren als Wachstoffsstoffe 79.  
 — Reizwirkung 245ff.  
 Amöboide Bewegung 103.  
 Anabiose 7.  
 Aneurin 74.  
 Anisotropie der Zellwand 57.  
 — plasmatischer Gebilde 100, 257.  
 Antherenöffnung 110.  
 Anthozyan, Einfluß auf Transpiration 192.  
 — Farbänderung durch Temperatur 220.  
 — Strahlungsabsorption 159.  
 Apikales Wachstum 51.  
 Appositionswachstum 60ff.  
 ARNDT-SCHULZESches Gesetz 24.  
 Ascusentleerung 93, 169.  
 Ascusphototropismus 171.  
 Ascorbinsäure 78.  
 Assimilation, tagesperiodische Schwankung 37.  
 — Beziehung zum Photo-periodismus 207, 210.  
 Astindividualität 31.  
 Atmung, Förderung durch Erregung 122.
- Atmung, Förderung durch Schädigung 24, 122, 130.  
 — tagesperiodische Schwankung 38, 205, 210.  
 — und Aktionsbereitschaft 7, 8, 13, 44.  
 — — Entwicklungsanregung 23.  
 — — Geißelbewegung 101.  
 — — Plasmaströmung 107, 248.  
 — — Strukturhaltung 13, 44.  
 — — Temperatur 217, 218f.  
 — — Wachstum 41ff., 53, 55, 219.  
 Augenfleck 165, 186.  
 Autokatalyse 64.  
 Auxanometer 47ff.  
 Auxin, Ablenkung durch elektrische Kräfte 53, 228, 232ff.  
 — — — Licht 177.  
 — — — Schwerkraft 232.  
 — Bildung im Licht 66, 176.  
 — Dissoziationsänderung durch Säure 54, 69.  
 — Entdeckung 64.  
 — Formel 65.  
 — Inaktivierung durch Strahlen 159, 170, 176ff., 196.  
 — Nachweis 65.  
 — Reaktionsvermögen auf 53, 68, 178, 185, 240.  
 — Transport 70.  
 — Vorkommen 66.  
 — Wirkung auf die Entwicklung 29.  
 — — — — Fruchtbildung 71.  
 — — — — Gallbildung 71.  
 — — — — Kallusbildung 70.  
 — — — — Kambiumtätigkeit 70.  
 — — — — Organbildung 71.  
 — — — — Plasmaströmung 248.  
 — — — — Zellteilung 70, 133.  
 Auxinlaktone 159, 170.  
 Auxintransport 70.  
 Auxinzerstörung durch Röntgenstrahlen 156.  
 Azidität siehe Wasserstoffionenkonzentration.
- Bakterien, Beeinflussung durch Strahlen 156f.  
 — Chemotaxis 248.  
 — Erregungsleitung 123.  
 — Erregungsvorgang 118.  
 — Geißelbewegung 97ff.  
 Bakterienkulturen, Wachstum 49.  
 Bakteriochlorophyll 168, 187.  
 Basales Wachstum 51.  
 Basidiosporenabschuß 94.  
 Bäume, Jahresrhythmik 30ff.  
 Bewegungsgewebe 138.  
 Bewegungsreaktionen, Beziehung zur Reizstärke 126ff.  
 — mögliche Arten 128f.  
 Biokatalysatoren 72, 80.  
 Biosstoffe 73ff.  
 Biotin 74.  
 BLAAUwsche Theorie 172, 178.  
 Blastokoline 15.  
 Blattbewegungen, lichtbedingte 176, 180ff., 184.  
 — tagesperiodische 37, 202ff.  
 Blüten, periodisches 226.  
 Blühhormon 210.  
 Blüte, Dorsiventralität 242.  
 Blütenblattbewegung, tagesperiodische 202ff.  
 — thermonastische 221.  
 Blütenbildung, Einfluß des chemischen Milieus 210, 224.  
 — — des Lichtes 200, 207ff.  
 — — der Temperatur 223ff.  
 Blütenbodenentwicklung 222.  
 Blütenmuster 222.  
 Blütenschaftwachstum 50.  
 Blütenstielbewegungen 179, 239.  
 Blutung 37.  
 Characeneninternodiazellen, Plasmaströmung 107.  
 — Reizwirkungen 116, 118, 121, 124.  
 Chemische Reize 243ff.  
 — —, Auslösung von Dinesen 246.  
 — — zur Entwicklungsanregung 25, 28.  
 Chemodinese 246ff.  
 Chemotaxis 247, 249.  
 Chemotropismus 245f.  
 Chitin 59.

- Chlorophyll, Absorptionskurve 176.  
 — Bedeutung beim Lichteinfluß auf das Wachstum 168, 196, 198.  
 — — bei der Lichtkeimung 19.  
 — — beim Photoperiodismus 210f.  
 — — als Sensibilisator 168, 196, 212.  
 — — bei Spaltöffnungsbewegungen 191.  
 Chorismen 129.  
 Chromatophorenbewegung 103ff., 186, 189, 213.  
 COMPTON-Effekt 154.  
 Crocetin 200, 260.  
 Crocin 189, 200.
- Dehnbarkeit der Wand, Änderung durch Auxin 61.  
 — — — — — Feuchtigkeit 61, 244.  
 — — — — — Licht 168ff.  
 — — — — — Temperatur 221.  
 — — — Bedeutung beim Wachstum 56ff., 61ff.  
 — — — elastische und plastische (Definition) 56, 59.  
 Desmidiaceenbewegung 107.  
*Desmodium*-Bewegung 185, 251f.  
 Diageotropismus 240.  
 Diaphototropismus (= Transversalphototropismus) 180ff.  
 Diatomeenbewegung 107.  
 Differenzierung, Beeinflussung durch chemischen Reiz 244.  
 — — — Licht 195, 197, 199.  
 — — — mechanischen Reiz 152.  
 — — — Schwerkraft 241.  
 Diffusion 216.  
 Dinesen (Definition) 129.  
 — chemische Induktion 246ff.  
 — photische Induktion 213.  
*Dionaea*-Bewegung 118, 136, 143f., 247f.  
 Dissymmetrische Struktur 247.  
 Dorsiventralitätsbestimmung durch Licht 200, 239.  
 — — Schwerkraft 202, 238, 240ff.  
*Drosera*-Bewegung 147ff., 247.
- Eiweißabbauprodukte als Wundhormone 133, 214.  
 Eiweiße, chemische Reizwirkung 245ff., 250.  
 — Hitzeoagulation 23, 218.  
 Elastizität der Zellwand, siehe Dehnbarkeit.  
 Elaterenbewegung 110.  
 Elektrische Kräfte und Auxinverlagerung 53, 228, 232ff.  
 — — — Plasmaströmung 106.  
 — — — Wasserabgabe 111.  
 — — — Wasseraufnahme 83.  
 — Potentiale, Änderung durch Licht 182ff., 197.  
 — — — — Reize (allgemein) 116ff.  
 — — — — seismische Reize 139, 143.  
 — — — — thigmische Reize 134, 146, 147.  
 — — Beziehung zu Wachstum und Atmung 42, 53.  
 — — in ruhenden Zellen 84, 119, 120.  
 — — periodische Änderung 118, 184f.  
 Elektrizität, physiologische Wirkung 227f.  
 Elektromagnetische Schwingungen 153.  
 Elektrotropismus 228.  
 Embryonen, Beeinflussung durch Außenfaktoren 225.  
 — als Entwicklungsregulatoren 50f.  
 Endonome Bewegung, kurzperiodisch 185, 251f.  
 — — tagesperiodisch 203ff.  
 — Rhythmen 30ff.  
 — Wachstumsschwankungen 37f., 251ff.  
 Energetische Koppelung 43.  
 Energieausnutzung beim Wachstum 45.  
 Energiebedarf beim Wachstum 41ff.  
 Energieerhaltung 3.  
 Energieentwertung 4.  
 — beim Wachstum 43.  
 Entfaltungsbewegungen 255.  
 Entwicklungsanregung 16ff.  
 Enzym, siehe Ferment.  
 Epinastie 255f.  
 — Auslösung durch Licht 179, 194.  
 — Beziehung zu Schwerkraftreaktionen 238ff.  
 Erhaltungsatmung 13, 44.  
 Ermüdung 123.
- Erregung, Auslösung durch chemische Agentien 247.  
 — — — Elektrizität 125, 227.  
 — — — Licht 182ff., 197.  
 — — — Schwerkraft 233.  
 — — — Temperatur 226.  
 — bei Bakterien 118.  
 — periodische 118, 126, 182, 252.  
 — und Atmung 122.  
 — — Bewegung (allgemein) 126.  
 — — Permeabilität 121.  
 — — Wachstum 149f.  
 — — Wärmebildung 122.  
 Erregungsleitung bei Bakterien 125.  
 — kreisende 252.  
 — Theorie 124ff.  
 — und Erregungssubstanz 125.  
 — vergleichende Übersicht 118.  
 Erregungssubstanz, Bedeutung für Leitung 125, 144.  
 — Transport 145.  
 — und Wachstum 152.  
 — — Zellteilung 133, 152.  
 — Zusammensetzung 125.  
 Etiollement 194ff.
- Fadenmoleküle 100, 257.  
 Farbstoff, siehe Anthozyan, Chlorophyll, Karotin.  
 Farbstoffbildung in Blüten 222.  
 Farnannulus 109.  
 Fermentaktivierung beim Aufheben der Ruhe 10ff., 16, 23.  
 Fermentaktivität, Änderung durch Adsorption 12.  
 — — — Ionen 11, 86.  
 — — — osmotischen Druck 9.  
 — — — Plasmazustand 11ff., 24, 55, 86, 220.  
 — — — Symplexbildung 12.  
 — — — Temperatur 221.  
 Fermente, Beeinflussung durch Licht 214.  
 — — — Röntgenstrahlen 156.  
 — — — Ultraviolett 158.  
 Flavine 77.  
 Fluoreszenz 160.  
 — von Zellbestandteilen 159.  
 Fluoreszierende Stoffe in Samen 20.

- Formänderung von Plastiden und Kernen 87, 103f.  
 Formative Reizwirkung 115, 129.  
 — — chemischer Agentien 250.  
 — — des Lichts 194ff.  
 — — der Temperatur 221f.  
 Formen, aufgezwungene als Bewegungsursache 91ff., 95.  
 Fruchtblattbewegung, hygroskopische 112, 113.  
 Fruchtkörperentwicklung von Pilzen 195, 199.  
 Fruchtwachstum, hormonale Einflüsse 51, 71.  
 Frühtreiben 22, 25.  
 Fühltüpfel 146.  
 Funktionsbereitschaft und Atmung 7ff., 13, 44.
- Gärung siehe intramolekulare Atmung.  
 Gallbildung 71, 250.  
 Galvanotropismus 228.  
 Gelenke 89, 90, 138, 181, 183, 214.  
 Geißelbau 99.  
 Geißelbewegung 96ff.  
 — Beeinflussung durch Licht 182, 187.  
 — Beziehung zu Erregungsvorgängen 118, 125, 252.  
 Gene 1, 63, 72.  
 Geoelektrischer Effekt 231.  
 Geopinastie 238.  
 Geotorsion 113, 242.  
 Geotropismus 229ff.  
 — lateraler 254.  
 Gewebespannung 91.  
 Giftwirkung 25, 27.  
 Gleichgewicht, bewegliches 220.  
 — im Wassergehalt 85f., 89f.  
 — physiologisches 12, 114.  
 Glühbirne, Strahlung 160.
- Haftpunkte 60ff.  
 Haftwurzeln 174.  
 Hämatochrom 186.  
 Haptische Reizbarkeit 146.  
 Haptotropismus 133.  
 Heteroauxin, Formel 67.  
 — Wirkungen siehe unter Auxin.  
 Hitzeresistenz 8.  
 Hitzetod 217f.  
 Hitzewirkung 9, 22f.  
 Hormone, siehe auch unter den einzelnen Wuchsstoffen.
- Hormone, Blühhormon 210.  
 — Definition 73.  
 — Rolle bei Aufhebung der Ruhe 27ff.  
 — teilungsfördernde 132.  
 — und tropistische Umstimmungen 179, 239.  
 Hydrotropismus 244.  
 Hygroskopische Bewegung 112.  
 Hyponastie 180, 255.
- Indolylessigsäure 67.  
 Induktionsschluß 3.  
 Inosit 74.  
 Interferometer 48.  
 Interkalares Wachstum 51.  
 Intramolekulare Atmung, Förderung durch Schäden 24f.  
 — — Produkte als Entwicklungsanreger 25ff., 28.  
 Intussuszeptionswachstum 60.  
 Ionen der Luft, physiologische Wirkung 205, 228.  
 Ionenbeweglichkeit, Bedeutung für Potentialänderungen 119ff., 211f.  
 Ionenbildung durch Bestrahlung 154.  
 Ionenkonzentrationsgefälle als Bewegungsursache 228.  
 Ionenwirkung auf amöboide Bewegung 103.  
 — — chemotaktische Bewegung 249.  
 — — chemotropische Bewegung 245.  
 — — Fermentaktivität 11, 86.  
 — — Geißeltätigkeit 101.  
 — — den Kolloidzustand (bei Turgoränderungen) 86.  
 — — — — (beim Wachstum) 54.
- Isoelektrischer Punkt, Bedeutung für den Kolloidzustand 54, 86, 88.  
 Isomeren, optische, chemische Reizwirkung 246f.
- Jahresrhythmik 10, 30ff.  
 Jarowisation 224.  
 Johannistrieb 32.
- Kälteresistenz 8ff., 23.  
 Kältetod 10, 220.  
 Kältewirkung auf die Blütenbildung 224.
- Kältewirkung auf ruhende Organe 21f., 26.  
 Karotin, Absorptionskurve 164.  
 — als Sensibilisator 167.  
 — Formel 78.  
 — Rolle bei Lichtkeimung 19.  
 — — — Lichtreizaufnahme 164ff.  
 — — beim Wachstum 78.  
 Karotinoide, Beziehung zur Sexualität 200.  
 Katalyse 6.  
 Kausalität 3, 259.  
 Keimstimmung 224.  
 Keimung 14ff.  
 Keimungshemmende Stoffe 14ff.  
 Kernbewegung 103.  
 Kernformänderung 87.  
 Kernort und Wachstum 52.  
 Kernteilung, Einfluß des Lichts 197, 199.  
 — — der Temperatur 223.  
 — — mitogenetischer Strahlen 159.  
 — — von Stoffen 132.  
 Knospenruhe 10, 21f., 25, 27, 29, 69, 156.  
 Kohäsionsbewegungen 109.  
 Kolloide, Rolle des Wassergehalts für Stabilität 9.  
 Kolloidzustandsänderung durch Ionen 11, 54, 86.  
 Kompaßpflanzen 181f.  
 Kontraktibilität des Plasmas 100, 257.  
 Konzentrationsarbeit 5.  
 Kopulationsstoffe 200.  
 Korpuskularstrahlung, Wirkung 154.  
 Korrelation und Potenzentfaltung 29.  
 Kreisbewegungen 253ff.  
 Kronblattbewegungen, seismisch bedingte 187.  
 Kurztagpflanzen 207ff.
- Labilität, Erhaltung durch Energieaufwand 13, 44.  
 Längskraft (geische) 235ff.  
 Laktoflavin 77.  
 Langtagpflanzen 207ff.  
 Lantentes Leben 7, 11, 14.  
 Latenzzeit (Definition) 174.  
 Lateralkrümmung 254.  
 Licht, allgemeine Grundlagen seiner Wirkung 160.  
 — Einfluß auf Auxinaktivität 170, 178, 196.  
 — — — Auxinbildung 66, 176.

- Licht, Einfluß auf Auxintransport 177.  
 — — — Blütenbildung 200.  
 — — — chemische Vorgänge in der Zelle 176.  
 — — — Chloroplastenfarbstoffbildung 195.  
 — — — Differenzierung 195, 199.  
 — — — Enzyme 214.  
 — — — Formbildung 194ff.  
 — — — Knospen 21.  
 — — — Organbildung 199.  
 — — — Permeabilität 184, 211, 214.  
 — — — Plasmaströmung 212.  
 — — — Polarität 200, 239.  
 — — — Samenkeimung 16ff.  
 — — — Sporenkeimung 20.  
 — — — den Turgor 183, 189ff.  
 — — — die Vitaminbildung 76.  
 — — — die Zellteilung 197ff.  
 — — — die Zellwanddehnbarkeit 168ff.  
 — Verursachung von Aktionsströmen 184.  
 — — — elektrischen Potentialänderungen 211.  
 — — — Epinastie 179, 194, 255.  
 — — — Erregungsvorgängen 182ff.  
 — — — Geißelbewegungen 182.  
 — — — Torsionen 180, 183.  
 — Wirkung des tagesperiodischen Wechsels 201ff.  
 Lichtfilter 161.  
 Lichtlage der Blätter 180.  
 Lichtmessung 162.  
 Lichtquellen 160.  
 Lichtwachstumsreaktion 169.  
 — und Krümmung 178.
- Marchantia*, Dorsiventralität 200, 241.  
 — Gewebebildung und Licht 199.  
 — Hydrotropismus 244.  
 — Phototropismus 181.
- Mechanische Einflüsse auf die Atmung 130.  
 — — — die Entwicklung 24, 25.  
 — — — die Formbildung 152.  
 — — — das Internodienwachstum 151.
- Mechanische Einflüsse auf das Wachstum 131.  
 — — — den Zellzustand 130.  
 Mechanisches Gewebe, Ausbildung unter Reizeinflüssen 152, 197, 242.  
 Membran siehe unter Zellwand.  
 Membranquellung 112.  
 Meristeme 27f.  
 Mesokotylwachstum, Lichteinfluß 197.  
 — Temperatureinfluß 198, 223.  
*Mimosa*, Aktionsstrom 117f.  
 — Bau 135.  
 — chemische Reizung 247.  
 — Erregungsleitung 118, 145.  
 — Erregungssubstanz 125.  
 — Lichtreizung 183, 199.  
 — Mechanik der Bewegung 89, 140.  
 — seismische Reizung 126.  
 Mitogenetische Strahlen 159.  
 Mizellarstruktur der Zellwand 58ff.  
 — — — Rolle bei der Quellung 112.  
 Monochromatoren 161.  
 Moose, Periodizität 33.  
 Mutationsauslösung durch Strahlen 156.
- Nachreifung 14, 17, 33.  
 Narbenbewegungen 137, 140.  
 Narkose 123.  
 Nastie (Definition) 128.  
 Nekrohormone 132.  
 NERNSTSche Formel 120.  
 Nervenregnung 116, 117, 122, 258.  
 Nickbewegungen 239.  
 Nukleinsäure 158.  
 Nutationsbewegung (Definition) 84.  
 Nutzeffekt, thermodynamischer 5.  
 — — beim Wachstum 41ff.  
 Nyktitropische und nyktinastische Bewegungen 202ff., 240.
- Oberflächenspannung, Ausnutzung für Bewegungen 100, 102ff.  
 Optische Isomeren, Reizwirkung 246.  
 Organbildung und Auxin 71.  
 — — Licht 199.  
 — — Wasser 245.
- Osmotischer Druck, Änderung durch chemische Umwandlung 85.  
 — — — — kolloidale Umwandlung 86.  
 — — — Bedeutung für die Fermenttätigkeit 9.  
 — — — — die Plasmaquellung 9.  
 — — — — das Wachstum 56.  
 — — und osmotische Zustandsgrößen 82ff.  
 — — — — siehe auch unter Turgor.
- Pantothensäure 74.  
 Parasitismus 75.  
 Parthenokarpie 71.  
 PASTEUR-MEYERHOFsche Reaktion 26.  
 Peridineenbewegung 98, 188.  
 Periode, große P. des Wachstums 49.  
 — lichtensible 198, 220.  
 — temperatursensible 222ff.  
 Periodizität elektrischer Potentialänderung und Erregung 118, 123, 126, 182.  
 — jährliche 30ff.  
 — tägliche 36ff., 194, 201ff.  
 — des Wachstums und der Bewegungen 251ff.  
 Permeabilität, Änderung durch Licht 184, 211, 214.  
 — — — Narkose 123.  
 — — — Röntgenstrahlen 155.  
 — — — Schädigung 130.  
 — — — seismische Reize 140.  
 — tagesperiodische Schwankung 37, 205.  
 — und elektrische Potentialänderung 119, 143.  
 — — Erregung 121.  
 — — Saugkraft 82.  
 — — Turgor 88, 140, 184.  
 — von Samen- und Sporenhüllen 15, 16, 20.
- Phototaxis 129.  
 Photodinese 213.  
 Photoepinastie 179, 194, 255.  
 Photonastie von Gelenken 183ff.  
 — — Spaltöffnungen 189ff.  
 Photoperiodismus 35, 206ff.

- Photoperiodismus, Kombination mit Jarowisation 224.  
 Phototaxis 165, 182, 186ff.  
 Phototropismus 171ff.  
*Pilobolus*, Lichtkrümmung 164, 172f.  
 — Sporangienabschuß 94, 168.  
 — Wachstum 50, 57.  
 Plagiogeotropismus 237ff.  
 Plasma, Quellungsgrad 9.  
 Plasmalemma 116, 130.  
 Plasmaströmung, Auxineinfluß 248.  
 — chemische Einflüsse 246, 248.  
 — Lichteinfluß 212ff.  
 — Mechanik 105.  
 — Röntgenstrahleneinfluß 156.  
 — Temperatureinfluß 107, 226.  
 Plasmastruktur und Stoffwechsel 24, 131.  
 Plasmawuchs 49.  
 — Hormone 73ff.  
 — Mechanismus 63.  
 Plasmazustand und Fermenttätigkeit 11ff., 24, 55, 86.  
 — — Wachstum 53.  
 Plasmodium 105f.  
 Plastidenbewegung 103, 186, 189.  
 Plastidenformänderung 103.  
 Plastizität der Wand siehe Dehnbarkeit.  
 Polarisationsoptische Analyse 59.  
 Polarität, Induktion durch Licht 200.  
 — — — Schwerkraft 241.  
 Pollenkörner, Auxingehalt 64, 66, 71.  
 — Ruhe 7, 10, 27.  
 Pollenschlauchbewegungen 228, 245.  
 Pollenschlauchwachstum 27.  
 Potenz und Potentzefaltung 2, 6, 7, 28, 115.  
 Potometer 48.  
 Präsentationszeit (Definition) 174.  
 Prothalliumwachstum 198.  
 Psychische Prozesse 258f.  
 Purpurbakterien 187.
- Quantengröße 153.  
 — physiologische Bedeutung 212.  
 Quellung von Membranen 112.  
 Quellungsbewegungen 112ff.
- Quellungsgrad der Kolloide und osmotischer Druck 86.  
 — des Plasmas und Aktivität 9.
- Radiumstrahlen 154ff.  
 Ranken 146f.  
 Reaktionszeit (Definition) 174.  
 Refraktärstadium (Definition) 116.  
 Reiz, Wesen 6, 114f.  
 Reizaufnahme, Wesen 115.  
 Reizbarkeit und Ruhe 8, 114.  
 Reizleitung siehe Erregungsleitung.  
 Reizmengengesetz, allgemein 128.  
 — beim Geotropismus 229f.  
 — — Phototropismus 173.  
 Reizplasmolyse 130.  
 Reizstärke und Reizreaktion 115, 126.  
 Resistenz 8, 23.  
 Restitution 28.  
 Restitutionsvorgang bei der Erregung 121.  
 Resultantengesetz beim Haptotropismus 134.  
 — — Phototropismus 172.  
 Retina 165ff.  
 Rheotropismus 245.  
 Rhizoidbildung 200, 241, 245.  
 Rhythmik siehe Periodizität.  
 Röntgenanalyse 57f.  
 Röntgenstrahlen, physiologische Wirkung 154ff.  
 — Resistenz gegen 8, 9.  
 — und Auxinzerstörung 156.  
 Rotationsbewegung 148, 252f.  
 Ruhe bei verschiedenen Organen, siehe diese.  
 — und Zellzustand 6ff.  
 Ruheperiode 7ff.  
 — Beeinflussung durch chemische Faktoren 25ff.  
 — — — Hormone 27ff.  
 — — — Licht und Dunkelheit 16ff.  
 — — — Schädigungen 23ff.  
 — — — die Temperatur 21ff.  
 — endogene, jährliche 30ff.  
 — — tägliche 36ff.  
 Ruhepotential 84, 119, 120.  
 Rundfunkwellen, physiologische Wirkung 154.
- Saatgutstimulation 27.  
 Samen, Farbstoffgehalt 20.  
 Samenanlage, Hormonproduktion 50, 66.
- Samenruhe und -keimung 7, 12, 14ff., 21, 25, 33.  
 Samenschale, Diffusionshemmung 15, 20.  
 Saprophytismus 75.  
 Saugkraft in Gelenken 89.  
 — Terminologie 82ff.  
 — siehe auch Turgor.  
 Schädigung als Stimulation 23ff.  
 — und Atmung 24, 122, 130.  
 — — Erregung 119ff.  
 — — Wachstum 131.  
 Schlafbewegungen 202ff., 240.  
 Schleuderbewegungen 90.  
 Schließzellen siehe Spaltöffnungen.  
 Schwärmsporenentleerung 169.  
 Schwerkraftreizung 201f., 229ff., 253.  
 Sehprozeß 165, 182.  
 Sehpurpur 165, 168.  
 Seismoreaktionen 134ff.  
 Selbstregulation 114, 122, 130.  
 Semipermeabilität, Beziehung zu Saugkraft und Turgor 82f., 88.  
 — Veränderung durch Reize 119, 121ff., 130, 141, 155, 184.  
 Sensibilisator 160.  
 Sexualstoffe 199, 250.  
 Sinusgesetz 234ff.  
 Sonnenstrahlung 160, 168.  
 Spaltöffnungsbewegungen 86, 87, 192.  
 — Beziehung zum Photoperiodismus 210.  
 Spektralbereiche, Isolierung 161.  
 Spektrale Empfindlichkeitskurven 163ff.  
 Spermatozoiden, Chemotaxis 249f.  
 Spiralwachstum 62, 255.  
 Sporangienöffnung 109f.  
 Sporen- und Sporangienentleerungen bzw. Abschnüsse 94ff., 148, 168.  
 Sporenruhe und -keimung 10, 12, 16, 20, 23.  
 Sporenwachstum 63.  
 Spritzbewegungen 93.  
 Spurenelemente 73.  
 Statolithentheorie 230.  
 Staubfadenbewegungen, *Urticaceae* 92.  
 — seismisch bedingte 118, 126, 136ff.  
 Stigma 165, 186.  
 Stimulatoren 141.  
 Stomata siehe Spaltöffnungen.  
 Stoßreize 133ff.



- Strahlenarten 153.  
 Strahlenresistenz 8, 9.  
 Strahlenwirkungen siehe unter Licht, Ultrarot, Ultraviolett usw.  
 Streckungswachstum 55ff., 64ff.  
 Stroboskop 96.  
 Strukturhaltung und Atmung 13, 44.  
 Symbiose 74ff.  
 Symplexe 12.  
 Synaerese 130.
- Tageslänge und Entwicklung 206ff.  
 Tagesperiodizität der Assimilation 37, 207.  
 — — Atmung 38, 205, 210.  
 — — Blattbewegung 202ff.  
 — — Blutung 37.  
 — — Kernteilung 37.  
 — — Permeabilität 37, 205.  
 — — Spaltöffnungsbewegung 210.  
 — endonome 36ff., 201ff.  
 Taxien (Definition) 129.  
 Teilung, Auxineinfluß 70, 133.  
 — Lichteinfluß 197, 199.  
 — mitogenetischer Einfluß 159.  
 — tagesperiodische Schwankung 37.  
 — Temperatureinfluß 223, 225.  
 Teilungsfördernde Stoffe 132, 198.  
 Temperatur, optimale und maximale 217.  
 — Resistenz gegen extreme 8, 23.  
 — Wirkung auf die Anthozyanbildung 220.  
 — — — — Atmung 217ff.  
 — — — — Auxinabgabe 221.  
 — — — — Blütenbildung 220.  
 — — — — Blütenentfaltung 226.  
 — — — — Blütenmusterbildung 222.  
 — — — — Energieausnutzung 45.  
 — — — — Entwicklung 220.  
 — — — — Formbildung 221f., 225.  
 — — — — das Mesokotylwachstum 198.  
 — — — — den osmotischen Druck 10, 23.
- Temperatur, Wirkung auf die Plasmaströmung 107.  
 — — — — Ruheperiode 21, 33.  
 — — — — Schlafbewegung 205.  
 — — — — das Wachstum 42, 217ff.  
 — — — — die Zellteilung 223, 225.  
 — — — — Zuckerbildung 10, 23, 221.  
 Temperaturerhöhung nach Reizen 122, 131.  
 Temperaturkoeffizient, allgemein 216.  
 — der Absterbeprozesse 217f.  
 — der Eiweißkoagulation 23, 218.  
 — des Warmbads 22.  
 Thermonastie 221.  
 Thermowachstumsreaktion 219.  
 Thigmische Reizbarkeit 146.  
 Thigmotropismus (= Haptotropismus) 133.  
 THOMSON-BERTHELOT, Prinzip 43.  
 Tonische Schwerkraftwirkung 234ff.  
 Tonoplast 130, 141.  
 Topotaxis (Definition) 129.  
 Torsion, geische 242.  
 — Mechanik 113.  
 — photische 180, 183.  
 — von Windepflanzen 255.  
 Totipotenz 7, 28.  
 Traumatin 132.  
 Traumatotropismus 131.  
 Tropische Bäume 31ff.  
 Tropismus (Definition) 128.  
 Turgor, Änderung durch chemische Vorgänge 85.  
 — — — — kolloidale Umwandlung 86.  
 — — — — Lichtreiz 183, 189ff.  
 — — — — Permeabilitätsänderung 88, 90, 140, 184.  
 — — — — Schädigung 130f.  
 — — — — Stoßreize 139f.  
 — Entstehung 82ff.  
 — und Wachstum 56.  
 Turgorbewegung, Mechanik 85ff.  
 Turgordehnung 55.
- Ultrarotwirkung auf Bewegungen 172, 199, 219.  
 — — die Samenkeimung 19.  
 — — — Viskosität 189, 213.
- Ultrarotwirkung auf das Wachstum 199.  
 Ultraviolett, physiologische Wirkung 157ff., 163, 175, 189, 214.  
 — Absorption durch Zellen 158, 159.  
 Ungleichgewichte 4.  
 Urticaceenstaubgefäße 92.  
*Utricularia*-Blase 111.
- Vakuolenkontraktion 87, 130.  
 Variationsbewegung (Definition) 84, 138.  
 Vegetationsperiode, Anpassung an die 34.  
 Verletzung 119, 130.  
 Vernalisation 224.  
 Virus 64.  
 Vitamin (Definition) 73.  
 Vitamin A 78, 165.  
 — B<sub>1</sub> 73ff.  
 — B<sub>2</sub> 77.  
 — C 78.  
*Volvox*-Bewegung 165, 187f.
- Wachstum, Energetik 40ff.  
 — periodische Schwankungen 37f., 251ff.  
 — und Atmung 41ff., 53, 55, 219.  
 — — Auxinmenge 52, 66.  
 — — elektrische Potentiale 42, 53.  
 — — Erregungsvorgänge 149f.  
 — — Licht 169, 171ff., 194ff.  
 — — Plasmazustand 53.  
 — — Wanddehnbarkeit 56ff., 59ff.  
 — — Wasserstoffionenkonzentration 54, 69.  
 — — Zellkern 52.  
 — vermöge Apposition 60ff.  
 — — Intussuszeption 60ff.  
 — Wesen 40.  
 Wachstumskatalysatoren im allgemeinen 72, 80.  
 — siehe unter Auxin, Bios, Vitamin.  
 Wanddruck, Bedeutung für Saugkraft 83, 108.  
 — negativer 109.  
 Warmbad 22f., 26.  
 Wärmebildung 4, 45, 122, 131.  
 Wasser, chemische Reizwirkung 244f.  
 — freies 8.  
 — Freisetzung durch kolloidale Umwandlung 87, 130.  
 — Strahlungsabsorption 168.

- |   |  |   |
|---|--|---|
| <p>Wasseraufnahme 82ff.<br/> Wasserexkretion 111.<br/> Wasserpermeabilität 15, 16,<br/> 20, 88, 90.<br/> Wasserstoffionen, chemische<br/> Reizwirkung 248f.<br/> Wasserstoffionenkonzentra-<br/> tion, Lichteinfluß 193, 214.<br/> — und Schlafbewegung 205.<br/> — und Wachstum 54, 69, 205.<br/> Wasserzufuhr 14, 20.<br/> WEBERSches Gesetz 127, 134,<br/> 250.<br/> Windepflanzen 253f.<br/> Winterknospen 22, 25, 32.<br/> Winterruhe 10, 30ff.<br/> Wirkstoff 72.<br/> Wuchsstoff, siehe unter Auxin,<br/> Bios, Biotin, Vitamin.<br/> Wundhormone 132.</p> | <p>Wundkork 132.<br/> Wundwirkung 130ff.<br/> — auf Kernwanderung 104.<br/> — auf Restitution 28f.<br/> Wurzelwachstum und Auxin<br/> 69, 71.<br/> — — Aminosäuren 79.<br/> — — Bios 76.<br/> — — Vitamin B<sub>1</sub> 76.<br/> Xerische Struktur 244.<br/> Zellteilung, tagesperiodische<br/> Schwankung 37.<br/> — und Auxin 70, 133.<br/> — — Licht 197, 199.<br/> — — mitogenetische Strah-<br/> len 159.</p> | <p>Zellteilung und Temperatur<br/> 223, 225.<br/> Zellulose 58.<br/> Zellwand, Bau 57ff.<br/> — Quellung 112.<br/> — Spannung 108.<br/> — Strahlungsabsorption 168.<br/> — Wachstum 60ff.<br/> Zellwanddehnbarkeit 56ff.,<br/> 61ff.<br/> — Änderung durch Auxin 61.<br/> — — — Feuchtigkeit 61,<br/> 244.<br/> — — — Licht 168ff., 173.<br/> — — — Temperatur 221.<br/> Zerfallsprozeß bei der Erre-<br/> gung 119.<br/> Zirkumnutation 252ff.<br/> Zwangform von Zellen 91, 95.<br/> Zyklonastie 252ff.</p> |
|---|--|---|
-

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg.

**Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen.** Von Dr. **A. Frey-Wyssling**, Privatdozent an der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich. (Band 32 der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere“.) Mit 128 Abbildungen. XII, 378 Seiten. 1935. RM 28.—, gebunden RM 29.40

---

**Die physikalische Komponente der pflanzlichen Transpiration.** Von **A. Seybold**. (Band 2 der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der wissenschaftlichen Botanik“.) Mit 65 Abbildungen. X, 214 Seiten. 1929. RM 23.40

---

**Die Regulationen der Pflanzen.** Ein System der ganzheitbezogenen Vorgänge bei den Pflanzen. Von Professor Dr. **E. Ungerer**, Privatdozent an der Technischen Hochschule Karlsruhe. Zweite, erweiterte Auflage. (Band 10 der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere“.) XXIV, 364 Seiten. 1926. RM 20.52, gebunden RM 21.60

---

**Pflanzensoziologie.** Grundzüge der Vegetationskunde. Von Dozent Dr. **J. Braun-Blanquet**, Montpellier. (Band 7 der „Biologischen Studienbücher“.) Mit 168 Abbildungen. X, 330 Seiten. 1928. Gebunden RM 17.46

---

**Wundkompensation, Transplantation und Chimären bei Pflanzen.** Von Professor **N. P. Krenke**. Übersetzt von Dr. N. Busch, Kiel. Redigiert von Dr. O. Moritz, Privatdozent am Botanischen Institut der Universität Kiel. (Band 29 der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere“.) Mit 201 Abbildungen im Text und auf zwei farbigen Tafeln. XVI, 934 Seiten. 1933. RM 88.—, gebunden RM 89.80

---

**Carotinoide.** Ein biochemischer Bericht über pflanzliche und tierische Polyenfarbstoffe. Von Professor Dr. **L. Zechmeister**, Direktor des Chemischen Instituts der Universität Pécs/Ungarn. (Band 31 der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere“.) Mit 85 Abbildungen. XII, 338 Seiten. 1934. RM 28.—, gebunden RM 29.40

---

**Lehrbuch der Pflanzenphysiologie.** Von Dr. **S. Kostytschew †**.  
Erster Band: **Chemische Physiologie.** Mit 44 Textabbildungen. VII, 567 Seiten. 1926. RM 24.30, gebunden RM 25.65  
Zweiter Band: **Stoffaufnahme, Stoffwanderung, Wachstum und Bewegungen.** Unter Mitwirkung von Dr. **F. A. F. C. Went**, Professor der Universität Utrecht. Mit 72 Textabbildungen. VI, 459 Seiten. 1931. RM 28.—, gebunden RM 29.80

---

**Planta**, Archiv für wissenschaftliche Botanik. Unter Mitwirkung von W. Benecke-Münster, A. Ernst-Zürich, H. v. Guttenberg-Rostock, G. Tischler-Kiel, F. v. Wettstein-Berlin. Herausgegeben von **Wilhelm Ruhland**-Leipzig und **Hans Winkler**-Hamburg. Jährlich erscheinen  $1\frac{3}{5}$  Bände zu je 4–5 einzeln berechneten Heften. Maximalpreis für 1939 RM 160.—

---

**Ergebnisse der Biologie.** Herausgegeben von Professor Dr. **K. v. Frisch**-München, Professor Dr. **W. Ruhland**-Leipzig, Professor Dr. **W. Vogt**-München und Professor **F. v. Wettstein**-Berlin.

13. Band. Mit 182 Abbildungen. III, 478 Seiten. 1936. RM 48.—, gebunden RM 50.60  
Die Physiologie der schwefelspeichernden und schwefelfreien Purpurbakterien. Von Professor Dr. W. Baven-  
dam, Dresden-Tharandt. — Raumaufbau des Protoplasmas. Von Dozent Dr. G. F. Gause. — Physiologie  
des Zentralnervensystems der Vögel. Von Dr. J. ten Cate, Amsterdam. — Das Determinationsgeschehen  
bei Insekten mit Ausschluß der frühembryonalen Determination. Von Dr. D. Bodenstern, Stanford Uni-  
versity (Californien). — Die Entstehung der Variationsbewegungen bei den Pflanzen. Von Privatdozent Dr.  
E. Bünning, Königsberg i. Pr. — Die Biologie der sog. „tierischen Hypnose“. Von Dr. F. Steiniger,  
Greifswald.

14. Band. Mit 140 Abbildungen. III, 372 Seiten. 1937. RM 39.60; gebunden RM 42.20  
Der Erregungsvorgang bei höheren Pflanzen. Von Privatdozent Dr. Karl Umrath, Graz. — Inkretorische  
Organe und Hormonfunktionen bei den Wirbellosen. Von Professor Dr. Bertil Hanström, Lund. —  
Physiologie des Zentralnervensystems der Reptilien. Von Dr. J. ten Cate, Amsterdam. — Brutpflege und  
Nestbau bei Säugetieren. Von Professor Dr. W. Wunder, Breslau.

15. Band. Mit 69 Abbildungen. III, 338 Seiten. 1938. RM 36.—, gebunden RM 38.60  
Die praktische Anwendung von Hormonen bei Nutztieren. Von Dozent Dr. Walter Koch, München. —  
Die Bedeutung der Spurenelemente für Ernährung, Wachstum und Stoffwechsel der Pflanzen. Von Dr. habil.  
Karl Pirsichle, Berlin-Dahlem. — Über den Kreislauf bei den niedersten Chordaten. Von Professor Dr.  
E. v. Skramlik, Jena.

---

**Fortschritte der Botanik.** Unter Zusammenarbeit mit mehreren Fachgenossen  
herausgegeben von **Fritz von Wettstein**, Berlin-Dahlem.

Erster Band: **Bericht über das Jahr 1931.** Mit 16 Abbildungen. VI, 263 Seiten.  
1932. RM 18.80

Zweiter Band: **Bericht über das Jahr 1932.** Mit 37 Abbildungen. IV, 302 Seiten.  
1933. RM 24.—

Dritter Band: **Bericht über das Jahr 1933.** Mit 53 Abbildungen. IV, 257 Seiten.  
1934. RM 22.—

Vierter Band: **Bericht über das Jahr 1934.** Mit 50 Abbildungen. IV, 325 Seiten.  
1935. RM 28.—

Fünfter Band: **Bericht über das Jahr 1935.** Mit 39 Abbildungen. IV, 346 Seiten.  
1936. RM 28.80

Sechster Band: **Bericht über das Jahr 1936.** Mit 42 Abbildungen. IV, 353 Seiten.  
1937. RM 28.80

Siebenter Band: **Bericht über das Jahr 1937.** Mit 23 Abbildungen. IV, 339 Seiten.  
1938. RM 28.60

**Handbuch der Pflanzenanalyse.** Herausgegeben von Professor Dr.  
**Gustav Klein.**

Erster Band: **Allgemeine Methoden der Pflanzenanalyse.** Mit 323 Abbil-  
dungen. XII, 627 Seiten. 1931. RM 66.—, gebunden RM 69.—

Zweiter Band: **Spezielle Analyse I: Anorganische Stoffe. Organische  
Stoffe I.** Mit 164 Abbildungen. XI, 973 Seiten. 1932. RM 96.—, gebunden RM 99.—

Dritter Band: **Spezielle Analyse II: Organische Stoffe II.** Mit 67 Abbildungen.  
In zwei Hälften. XIX, 1613 Seiten. 1932. Zusammen RM 162.—, gebunden RM 168.—

Vierter Band: **Spezielle Analyse III: Organische Stoffe III. Besondere  
Methoden. Tabellen.** Mit 121 Abbildungen. In zwei Hälften. XVIII, 1868 Seiten.  
1933. Zusammen RM 190.—, gebunden RM 198.—