

# Über die ersten Stadien der geotropischen Krümmung.

Von

ARTHUR TRÖNDLE.

(Als Manuskript eingegangen am 7. April 1917.)

Als Objekt für die im folgenden mitgeteilten Versuche dienen die Keimwurzeln von *Lupinus albus*. Solche Wurzeln sind, besonders in noch jüngerem Zustande, am Ende in ähnlicher Weise zugespitzt wie ein Bleistift. Bringt man sie in geeigneter Weise im feuchten Raum in Horizontallage, so beginnt nach einiger Zeit infolge der Reizung durch die Schwerkraft die geotropische Reaktion und zwar, wie bekannt, an der Spitze. Man beobachtet, wie der symmetrische, konusartige,  $2\frac{1}{2}$ —3 mm lange Endteil beginnt assymmetrisch zu werden. Diese Asymmetrie wird schliesslich so stark, dass die untere, erdwärts gewendete Flanke der Wurzel bis in die alleräusserste Spitze hinaus geradlinig erscheint. Die Reaktion geht weiter, so dass nach einiger Zeit die untere Flanke im Spitzenteil nach abwärts gekrümmt erscheint. Diese Krümmung greift mehr und mehr auf die hintern Teile der Wurzel über, bis schliesslich der Endteil senkrecht abwärts in die Richtung der Schwerkraft eingestellt ist.

Wie schon lange bekannt ist, kommt diese Krümmung durch ungleiches Wachstum der opponierten Flanken zustande, wobei es sich nicht um eine Neubildung von Zellen in der obern konvex werdenden Flanke, sondern bekanntlich nur um eine Vergrösserung der Zellen, um Streckungswachstum handelt. Dabei findet eine Vergrösserung der Längswände der Zellen durch Flächenwachstum statt. Legt man Wurzeln mit guter geotropischer Krümmung in plasmolysierende Lösungen, so bleibt nämlich die Krümmung unverändert. Die Spannung der Zellwände, die durch den osmotischen Druck im Zellinnern hervorgerufen wird, ist nun aber aufgehoben. Trotzdem bleibt der Längenunterschied zwischen den Wänden der obern und der untern Flanke erhalten, weil dieser Unterschied durch ungleich starkes Wachstum der Zellwände hervorgerufen wurde.

Eine der ersten Folgen der geotropischen Reizung besteht also darin, dass die Zellen in der obern konvex werdenden Flanke der Wurzel ihre Längswände im stärkeren Masse durch Wachstum verlängern als in der untern konkav werdenden Flanke.

Wenn nun auch die spätern Stadien der geotropischen Krümmung auf die geschilderte Weise zustande kommen, so ist doch mit der Möglichkeit zu rechnen, dass die allerersten, noch schwachen Krümmungsstadien die Folge anderer innerer Prozesse sind. Es wäre denkbar, dass auf die geotropische Reizung die Zellen zuerst mit einer Änderung ihres osmotischen Druckes antworteten, entweder mit einer Erhöhung in der obern oder einer Verminderung in der untern Flanke, oder mit beiden Änderungen zugleich, das heisst, dass also hier im Prinzip zuerst dieselben Vorgänge einträten, wie wir sie bei den Variationsbewegungen kennen. Während aber bei diesen, wie z. B. bei den seimonastischen Bewegungen, auf die Turgoränderung keine weiteren Veränderungen erfolgen, so dass das Organ nach dem Rückgang der Krümmung dieselbe Länge hat wie vorher, würde bei den Nutationsbewegungen die auch hier anfänglich vorhandene ungleiche Turgordehnung der opponierten Flanken später durch Wachstum fixiert. Die tropistischen Variationsbewegungen, die durch eine ungleiche Änderung des osmotischen Druckes der opponierten Flanken der Gelenkpolster zustande kommen, und die bei längerer Reizung schliesslich auch durch Wachstum fixiert werden können, würden das Zwischenglied bilden.

In der Literatur liegen bereits verschiedene, zum Teil schon ältere Angaben vor, die hier in Betracht kommen. De Vries (1880) fand, dass bei geotropisch gekrümmten Stengeln die Krümmung, wenn sie noch nicht zu stark ist, in plasmolysierenden Lösungen wieder mehr oder weniger zurückgeht. Er schloss daraus, dass die Krümmung, wenigstens anfänglich, durch eine Erhöhung des Turgors in der konvex werdenden Flanke hervorgerufen würde.

Wortmann (1887) bestimmte auf plasmolytischem Wege den osmotischen Druck an Schnitten und fand keinen Unterschied zwischen den Zellen der konvexen und der konkaven Seite. Noll (1888) wiederholte diese Messungen mit demselben negativen Ergebnis. Er fand sogar in manchen Fällen in den Zellen der Konvexseite einen etwas geringeren Druck als in denen der Konkavseite, das besonders dann, wenn die Krümmung stark war. Diese Ergebnisse von Wortmann und Noll sind später durch Kerstan (1909) bestätigt worden, der weder während der Krümmung noch unmittelbar vor ihrem Beginn eine Turgorsteigerung in der konvex werdenden Flanke

nachweisen konnte und zum Teil sogar wie Noll eine kleine Abnahme konstatierte.

Noll lehnte die Annahme einer Turgorsteigerung in der konvex werdenden Flanke, wie sie von de Vries angenommen war auf Grund seiner eigenen Versuche mit vollem Recht ab. Da er aber anderseits die Richtigkeit der Experimente von de Vries bestätigte, so musste er eine andere Erklärung dafür suchen. Er kam zur Annahme, dass infolge der geotropischen Reizung die Dehnbarkeit der Zellwände in der konvex werdenden Flanke erhöht wird. Dann muss natürlich bei gleichbleibendem Turgor eine Krümmung des ganzen Organes eintreten. Noll hat diese Änderung der Dehnbarkeit durch interessante Dehnungsversuche nachzuweisen versucht, die aber nicht ganz eindeutig sind. Übrigens hatte bereits Wortmann Experimente gemacht, die sich im gleichen Sinne deuten lassen (siehe 1889, Seite 470).

Gegen de Vries hat Pfeffer eingewendet, dass seine Versuche nicht streng beweisend seien, da oft längere Zeit bis zum Rückgang der Krümmungen in den Salzlösungen verstrich. In dem Fall wäre die Möglichkeit eines autotropischen Ausgleiches durch Wachstum der Konkavflanke nicht ohne weiteres abweisbar.

Da ich, in weiterer Verfolgung früherer Untersuchungen (1913, 1915) über die geotropische Reaktion, die Analyse nun auf die innern Vorgänge ausdehnen wollte, so war als Vorarbeit zuerst einmal die Richtigkeit der besprochenen Literaturangaben zu prüfen. Die folgenden Versuche sind alle, wie bereits erwähnt, mit den Keimwurzeln der weissen Lupine ausgeführt. Die Krümmung wurde mit einem Zyklometer nach Sachs gemessen.

Das Ergebnis dieser Versuche war folgendes: Schwache Krümmung ging in starken Salzlösungen in sehr kurzer Zeit (2—5 Min.) mehr oder weniger stark zurück und erschien bei Übertragung in Wasser sehr bald (nach etwa zehn Minuten) wieder in der früheren Stärke. Aus zahlreichen Versuchen sei ein Beispiel angeführt.

3,56 h. in NaCl, 2 Mol.,	Krümmungsradius: 12 mm,
4,01	Krümmungsradius: 50 mm,
4,03	„ 50 „ Übertragung in Leitungswasser,
4,05	„ wieder 12 mm.

Der Rückgang der Krümmung in starken Salzlösungen ist also eine Folge der Plasmolyse und kein autotropischer Ausgleich durch Wachstum. Weiter wurde festgestellt, wie stark die Krümmung sein muss, damit in plasmolysierenden Lösungen kein vollständiger Ausgleich mehr eintritt. Darüber orientiert die folgende Tabelle:

vor der Behandlung		nach der Behandlung mit 2—4 Mol. NaCl		
Krümmungsradius	Krümmungsstärke <sup>1)</sup>	Krümmungsradius	Krümmungsstärke	Änderung
6 mm	0,166	10 mm	0,100	— 39,8 %
8 „	0,125	16 „	0,062	— 50,4 „
10 „	0,100	20 „	0,050	— 50 „
12 „	0,083	52 „	0,019	— 77,2 „
14 „	0,071	60-∞ mm	0,016-0-0,008	— 88,8 „
18 „	0,055	„	0	— 100 „
20 „	0,050	„	0	„
28 „	0,035	„	0	„
30 „	0,033	„	0	„
32 „	0,031	„	0	„
50 „	0,020	„	0	„
60 „	0,016	„	0	„
70 „	0,014	„	0	„

Ein völliger Rückgang der Krümmung erfolgte, wenn der Radius nicht kleiner war als 18 mm. War die Krümmung stärker, der Radius kleiner als 18 mm, so ging die Krümmung nur noch teilweise zurück, und zwar um so weniger, je stärker sie war. Immerhin wurde bei einem Krümmungsradius von bloss 6 mm noch ungefähr  $\frac{1}{3}$  der Krümmung wieder ausgeglichen. An den Angaben von de Vries ist also kein Zweifel mehr möglich.

Der oben gemessene Krümmungsradius bezieht sich auf die untere Flanke der Wurzel. Bevor aber eine Krümmung des Wurzelkörpers eintritt, wird, wie bereits erwähnt, zuerst die symmetrische Spitze asymmetrisch. Diese Asymmetrie verhält sich gleich wie die Krümmung der ganzen Wurzel. Solche, deren Spitzenasymmetrie so stark war, dass die untere Flanke bis in die äusserste Spitze hinaus gerade erschien, wurden in 4 Mol. NaCl gelegt. Unter zehn Wurzeln ging bei sechs die Asymmetrie in zirka fünf Minuten vollständig zurück, so dass die Spitze wieder genau symmetrisch war. Bei drei Wurzeln trat erst ein geringer Rückgang ein, dann wurde die Spitze wieder asymmetrisch, wie sie vorher gewesen war. Bei einer Wurzel trat keine Veränderung ein. Die zwei letztern Fälle erklären sich durch die sehr grosse Permeabilität der Zellen der Wurzelspitze für Salze, auf die ich an anderer Stelle eingehen werde. (Siehe auch die vorläufige Mitteilung 1915.) Nimmt man zur Plasmolyse der asymmetrischen Wurzelspitze das nur langsam eindringende  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  in der Konzentration von 1 Mol., so verschwindet die Asymmetrie

<sup>1)</sup> Gleich dem reziproken Wert des Radius.

in 7—15 Minuten und erscheint nach Übertragen in Wasser in 5—10 Minuten wieder vollständig.

Es ist somit sicher, dass die ersten Stadien der geotropischen Krümmung irgendwie mit ungleich starker Dehnung der Zellwände in den antagonistischen Flanken im Zusammenhang stehen, denn die Krümmung geht zurück, wenn durch Einlegen in plasmolysierende Lösung der osmotische Druck der Zellen, der diese Dehnungen hervorruft, aufgehoben wird.

Man kann den osmotischen Druck der Zellen auch auf andere Weise aufheben, durch Tötung des Protoplasmas durch kochendes Wasser. Man sollte erwarten, dass in dem Fall die Krümmung in derselben Weise zurückgeht, wie vorher in den Salzlösungen. Das war nun aber keineswegs der Fall, wie die folgende Tabelle zeigt.

vor der Behandlung		nach der Behandlung mit kochendem Wasser		
Krümmungsradius	Krümmungsstärke	Krümmungsradius	Krümmungsstärke	Änderung
6 mm	0,166	6,33 mm	0,157	— 5,5 %
8 „	0,125	8 „	0,125	0
10 „	0,10	10 „	0,10	0
12 „	0,083	12,57 „	0,079	— 4,82 „
14 „	0,071	14 „	0,071	0
20 „	0,050	20 „	0,050	0
22 „	0,045	30 „	0,033	— 26,66 „
28 „	0,035	34 „	0,029	— 17,23 „
40 „	0,025	40 „	0,025	0

In kochendem Wasser trat zum Teil gar kein, zum Teil nur ein schwacher Rückgang ein. Vergleichen wir das Verhalten von Wurzeln mit gleichem Krümmungsradius in dieser und in der vorigen Tabelle, so ist der Unterschied sehr frappant. Ebenso verhält sich die Asymmetrie der Spitze, sie blieb in kochendem Wasser völlig unverändert.

Daraus ist zu schliessen, dass kochendes Wasser die Elastizität der Zellwände fast völlig vernichtet. Sie behalten deshalb auch nach Aufhebung des Turgors infolge Tod des Plasmas ihre Länge fast unverändert bei.

Es ist nun zu fragen, ob dieses Verhalten gegen kochendes Wasser vielleicht eine Folge der geotropischen Reizung ist. Um das zu entscheiden, wurden 11 gerade ungereizte Wurzeln in 4 Mol. NaCl gelegt und 11 andere in kochendem Wasser abgetötet. In beiden Fällen wurde die eintretende Verkürzung bestimmt. Es betrug

	vor	nach Behdlg. mit NaCl	vor	nach Behdlg. mit koch. Wasser
die mittlere Länge	14,0 mm	11,9 mm	13,77 mm	13,0 mm
die Abnahme . .	—	— 15 %	—	— 5,59 %

Es vernichtet also das kochende Wasser schon an und für sich die Elastizität der Membranen der jüngern Wurzelteile grösstenteils. Da diese Membranen, die neben Zellulose wohl auch beträchtliche Mengen von Pektinsubstanzen enthalten, in kolloidalem Zustande sind, so dürfte es sich wohl um eine Koagulation handeln. Solche Abtötungsversuche sind also für die hier verfolgten Zwecke nicht zu brauchen.

Weiter war nun zu prüfen, ob, wie de Vries wollte, der Turgor in der konvexen Flanke höher geworden ist, oder ob, wie Wortmann, Noll und Kerstan angeben, eine solche Erhöhung nicht eintritt. In Übereinstimmung mit den drei Letztgenannten konnte ich keinerlei irgendwie sichere Differenz im osmotischen Druck der opponierten Flanken nachweisen. Da die früheren Untersucher meist mit  $\text{KNO}_3$  plasmolysierten, das auch in der Streckungszone der Wurzel noch ziemlich rasch in die Protoplasten aufgenommen wird, so habe ich die Plasmolyse mit Rohrzucker und dem nur wenig permeierenden  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  ausgeführt. In beiden Fällen war das Ergebnis gleich. Auch wenn erst die  $2\frac{1}{2}$ —3 mm lange Spitze asymmetrisch war, konnte hier an Querschnitten zwischen 1—2 und 2—3 mm hinter der äussersten Spitze eine Differenz im osmotischen Druck von Ober- und Unterseite nicht festgestellt werden.

Die Anschauung von Noll ist also richtig. Infolge der geotropischen Reizung wird die Dehnbarkeit der Zellwände in den antagonistischen Flanken verschieden, so dass bei gleichbleibendem Turgor eine Krümmung des Organs eintreten muss. Ob dabei die Dehnbarkeit in der obern Flanke erhöht wird, wie Noll will, oder ob sie in der untern Flanke herabgesetzt wird, wie Wortmann meint, bleibt weiter zu untersuchen. Diese Änderung der Dehnbarkeit ist natürlich an die Tätigkeit des lebenden Protoplasmas gebunden, das sich dabei vermutlich der Mitwirkung von Enzymen bedient.

Die geotropischen Nutationskrümmungen verhalten sich also in bezug auf die der Krümmung unmittelbar vorhergehenden Prozesse ganz anders als die geotropischen Variationskrümmungen, wo als Folge der Reizung eine Turgoränderung in den antagonistischen Flanken des Gelenkpolsters eintritt (siehe z. B. Kerstan).

Die Untersuchungen werden weiter fortgesetzt.

## Zitierte Literatur.

- Kerstan, K., Über den Einfluss des geotropischen und heliotropischen Reizes auf den Turgordruck in den Geweben. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, **9**, 1909, S. 163.
- Noll, Fr., Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg **3**, 1888, S. 496.
- Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie Bd. II. Leipzig 1904.
- Tröndle, A., Der zeitliche Verlauf der geotropischen Reaktion und die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Coleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, S. 186.
- Untersuchungen über die geotropische Reaktionszeit und über die Anwendung variationsstatistischer Methoden in der Reizphysiologie. Neue Denkschriften d. Schweiz. Nat. Ges. **51**, 1915, S. 1.
- Über die Permeabilität der Wurzelspitze für Salze. Actes de la Soc. helvétique d. Sc. nat. 97<sup>me</sup> session, II<sup>e</sup> Partie. 1915, S. 203.
- de Vries, H. Über die Aufrichtung des gelagerten Getreides. Landwirtschaftliche Jahrbücher **9**, 1880, S. 472.
- Wortmann, J., Einige weitere Versuche über die Reizbewegungen vielzelliger Organe. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **5**, 1887, S. 459.
- Über die Beziehungen der Reizbewegungen wachsender Organe zu den normalen Wachstumserscheinungen. Bot. Zeitung **47**, 1889, S. 453.