Photoperiodische Krümmungsbewegungen an Gurkenhypokotylen

Von FRIEDRICH LAIBACH und FRANZ-JOSEPH KRIBBEN

Aus dem Biologischen Forschungsinstitut Limburg (Lahn)

(Z. Naturforschg. **4b**, 298—306 [1949]; eingegangen am 23. Juni 1949)

An jungen, aber schon voll ergrünt, im natürlichen Licht-Dunkel-Wechsel wachsenden Keimpflanzen von *Cucumis sativus* L. lassen sich periodische Hypokotylkrümmungen erzwingen, wenn man einen Kotyledo verdunkelt und den anderen unverdunkelt läßt oder abschneidet. Eine gleich stark ausgeprägte periodische Hypokotylkrümmung kommt nicht zustande, wenn man den einen Kotyledo abschneidet und den Keimling dann im täglichen Lichtwechsel weiterzieht oder in die Dunkelkammer bringt. Die Periodizität der Bewegung kommt also dann besonders scharf zum Ausdruck, wenn ein Teil der Pflanze dem täglichen Lichtwechsel entzogen wird, während der übrige Teil ihm ausgesetzt bleibt.

Die Erklärung dürfte in folgendem liegen: Aus den Kotyledonen und der Plumula fließt Wuchsstoff nach dem Hypokotyl, und zwar um so stärker, je schwächer die Beleuchtungsintensität ist. Während des natürlichen Licht- und Dunkelwechsels ist dieser Wuchsstoff täglichen Schwankungen unterworfen. Dadurch kommt ein Tagesrhythmus im Wachstum des Hypokotyls zustande, der mit dem Tagesrhythmus in den Bewegungen der Kotyledonen Hand in Hand geht. Heben der Kotyledonen ist mit verstärktem Wuchsstoffabfluß und stärkerem Wachstum des Hypokotyls, Senken mit verringertem Wuchsstoffabfluß und schwächerem Wachstum des Hypokotyls verbunden.

Wird ein Kotyledo verdunkelt, so fließt aus ihm ein kontinuierlicher Wuchsstoffstrom nach dem Hypokotyl. Dadurch kommt es zu einer Konvexkrümmung der Hypokotylflanke unterhalb des verdunkelten Kotyledos. Die Stärke der Krümmung hängt von dem Zeitpunkt der Verdunkelung, von der Intensität der Beleuchtung der übrigen Teile des Keimlings sowie von dem Gehalt des verdunkelten Kotyledos an Wuchsstoff ab, der seinerseits abhängig ist von der Intensität und Dauer seiner photosynthetischen Tätigkeit vor seiner Verdunklung.

Die reine Krümmungsbewegung des Hypokotyls ist überlagert von *rhythmischen* Bewegungen, die den Charakter abklingender sinusverwandter Schwingungen haben. Sie werden hervorgerufen durch das Auftreffen des kontinuierlichen Wuchsstoffstromes aus dem verdunkelten Kotyledo auf das tagesperiodischen Wachstumsschwankungen unterworfenen Hypokotyl. Je nachdem, ob neben dem verdunkelten Kotyledo der andere Kotyledo vorhanden ist oder entfernt wurde, sind die überlagernden Schwingungen von verschiedener Amplitude. Bei schwächerer Beleuchtung (Februar-Versuch) schwächt das Vorhandensein des unverdunkelten Kotyledos die Schwingungsausschläge, bei stärkerer Beleuchtung (Juli-Versuch) verstärkt er sie, weil im ersten Fall der abfließende Wuchsstoff aus dem unverdunkelten Kotyledo die Wirkung der Verdunklung des anderen Kotyledos schwächt, im zweiten Falle aber der Wuchsstoffstrom aus dem unverdunkelten Kotyledo völlig zum Stillstand kommen kann (oder vielleicht sogar ein Hemmstoff abgeleitet wird).

Der einem Tagesrhythmus unterworfenen Wuchsstoffabfluß aus den Blättern nach dem Stengel ist ein für alle photoperiodischen Wachstums- und Entwicklungsprozesse wichtiger Vorgang.

In einer Reihe von Arbeiten¹⁻⁶ haben wir über Versuche an jungen, aber schon ergrünt Keimlingen von *Cucumis sativus* L. berichtet, an denen ein Kotyledo verdunkelt, entfernt, verletzt oder mit verschiedenen Lösungen (mittels Injek-

tionsspritze) infiltriert wurde und dadurch Hypokotylkrümmungen zustande kamen. Die Versuchsanordnung und die Krümmungsrichtung ist in Abb. 1 schematisch wiedergegeben. Die Krümmung, die nach einer bis mehreren Stunden einsetzt, schreitet eine Zeitlang fort und beginnt dann zurückzugehen. Verfolgt man den Reaktionsver-

¹ F. Laibach, J. wiss. Bot. **83** [1936].

² F. Laibach, Ber. dtsch. bot. Ges. **59** [1941].

³ F. Laibach, Forsch. u. Fortschr. **18** [1942].

⁴ H. Cordes u. F. Laibach, J. wiss. Bot. **84** [1936].

⁵ F. Laibach u. O. Fischnich, J. wiss. Bot. **86**, [1938].

⁶ F. J. Kribben, Diss. Frankfurt a. M. 1938.

lauf mehrere Tage, so stellt man, wenigstens bei Versuchsanordnung (VA) I und II (Abb. 1), eine deutliche *Periodizität* der Krümmungsbewegung fest⁷.

Im Jahre 1937 wurden diese periodischen Bewegungen genauer untersucht, und zwar wurden in 4 Serien VA I—IV (Abb. 1) an je 10 Pflanzen in den Monaten Februar bis August mehrere (meist 4) Tage lang stündlich die Hypokotylkrümmung gemessen und aus den Meßergebnissen die folgenden Kurven zusammengestellt (Abb. 2 a—g). Man sieht, daß die Periodizität bei VA I und II sehr deutlich in Erscheinung tritt, während sie bei

Abb. 1. Schema der Versuchsanordnungen (VA) zur Erzielung von Hypokotylkrümmungen bei Gurkenkeimlingen. I 1 Kotyledo verdunkelt, II desgl., der andere Kot. abgeschnitten, III 1 Kot. abgeschnitten, IV desgl., dann Pflanze dunkel gestellt, V 1 Kot. durch Nadelstiche verwundet, VI desgl., der andere Kot. abgeschnitten, VII 1 Kot. mit Wuchsstoff injiziert, VIII desgl., der andere Kot. abgeschnitten.

VA III und IV viel weniger gut zu erkennen ist. Die Bewegung hat den Charakter *abklingender Schwingungen*, da nach dem 2. Versuchstage die Amplitude stark zurückgeht. Etwa vom 3. Tage an nähern sich außerdem die Gipfel- und Talwerte besonders bei VA I immer mehr der Zeitachse; das bedeutet, daß die Abweichung der Hypokotyle von der Senkrechten immer geringer wird, sie also die aufrechte Lage wieder einzunehmen bestrebt sind. Bei VA II tritt dieses Bestreben mehr zurück, noch mehr bei VA IV, wo sogar eher die Tendenz hervortritt, die Krümmung von Tag zu Tag ein wenig zu verstärken.

Der Kurvenverlauf ist durch das Zusammenwirken *verschiedener* Faktoren bestimmt. Einmal spielt, wie bei allen tagesperiodischen Schwingungen der Pflanze, die *endogene* Rhythmik eine Rolle.

⁷ Solche periodischen Kurven wurden schon früher von uns veröffentlicht^{2, 6}.

Abb. 2a.

Abb. 2b.

Abb. 2 c.

Abb. 2 e.

Abb. 2 d.

Im wesentlichen werden aber die Krümmungsbewegungen durch den täglichen *Licht-Dunkel-Wechsel* gesteuert; daher fallen die Gipfel- und Talwerte je nach dem Monat, in dem die Versuche ausgeführt werden, auf ganz verschiedene Tageszeiten; am spätesten werden sie im Februar mit dem Gipfelwert um 18⁰⁰ und dem Talwert um 8⁰⁰ und um so früher, je weiter die Jahreszeit vorrückt, erreicht, bis im Juli der Gipfelwert auf 12⁰⁰ und der Talwert auf 2⁰⁰ fällt. Auch die *Lichtintensität* ist von Belang, da die Amplituden bis zum Juli im allgemeinen von Monat zu Monat größer werden und an den sonnigen Versuchstagen dieses Monats (mit 14,1 und 11,1 Stdn. Sonnenschein an den ersten 2 Tagen) weit größer sind als z. B. im August (mit entsprechend 3,7 und 0,2 Stdn. Sonnenschein). Da schließlich ein Keimling, dem man 1 Kotyledo abgeschnitten hat, im Gewächshaus (VA III, Abb. 1) viel weniger deutliche und in der Dunkelkammer (VA IV) noch schwächere periodische Krümmungen zeigt, diese vielmehr nur dann scharf ausgeprägt sind, wenn 1 Kotyledo verdunkelt wird (VA I und II), so muß auch die

Abb. 2 f.

Ausschaltung des täglichen *Lichtwechsels* bei dem verdunkelten Kotyledo und dessen *Nichtausschaltung* in den übrigen Teilen des Keimlings von Bedeutung sein. Die Krümmungsbewegung ist daher eine *photoperiodische*.

Die gewonnenen Kurven bestehen offenbar aus 2 Komponenten: a) einer *nichtperiodischen* Funktion, die von b) einer *rein periodischen* Funktion überlagert wird. Um die Trennung dieser beiden Funktionen durchzuführen, bildet man das arithmetische Mittel aus 2 aufeinanderfolgenden Gipfel- und Talwerten sowie aus den zugehörigen Zeitwerten. Ordnet man dann die ersten Werte als Ordinaten den zweiten als Abszissen zu, so erhält man eine neue, nichtperiodische Kurve, die man als die „Kurve der mittleren Krümmung“ betrachten darf. Sie steigt im wesentlichen monoton bis zu einem Maximum an, um dann ebenso zu fallen und sich asymptotisch der Zeitachse zu nähern.

Abb. 2 g.

Abb. 2 a—g. Die periodischen Hypokotylkrümmungen in den Monaten Februar bis August bei VA I (ausgezogen), II (gestrichelt), III (punktiert) und IV (strichpunktiert). Steigen der Kurve bedeutet Zunahme, Fallen Abnahme der negativen Krümmung (vgl. Abb. 1).

Um die periodische Komponente der ursprünglichen Funktion rein zu erhalten, bildet man die Differenzfunktion aus dieser und der Funktion der mittleren Krümmung. Sie stellt eine typische, zur Zeitachse ungefähr symmetrische Schwingung mit abnehmenden Extremwerten dar. Ihr Aufbau aus Teilschwingungen verschiedener Periodendauer dürfte ziemlich verwickelt sein. Der Augenschein lehrt jedoch, daß in ihr eine Sinusschwingung mit einer Periodendauer von 24 Stdn. beherrschend enthalten ist. Wir bringen von den auf diese Weise erhaltenen Kurven in Abb. 3 die für den Februar und Juli, VA I, und für Juli, VA II. Bei VA II zeigt die Kurve der mittleren Krümmung einen viel flacheren Verlauf als bei VA I.

Um zu ermitteln, wie die nichtperiodische *Kurve*

Datum	Versuchsdauer	Krümmung bei Verdunk. eines Kotedos i. Winkelgraden	Beide Kotedonen unverdunkelt, Dehnung des Hypokotyls in %			Beide Kotedonen verdunkelt, Dehnung des Hypokotyls in %			Prozentuale Dehnungszunahme b. d. Keimlingen mit verdunk. Kotedonen		
			Gesamte Dehn.	Plast. Dehn.	Elast. Dehn.	Gesamte Dehn.	Plast. Dehn.	Elast. Dehn.	Gesamte Dehn.	Plast. Dehn.	Elast. Dehn.
7. 5. 37	10.00 — 12.00	—	10,8	1,4	9,4	17,7	3,1	14,6	64	121	56
1. 6. 37	9.00 — 11.00	—	8,2	1,4	6,8	10,8	2,4	8,4	32	72	24
4. 6. 37	9.30 — 12.00	— 27°	5,9	1,5	4,4	13,6	4,2	9,4	131	180	114
14. 6. 37	10.00 — 12.30	— 24°	5,2	0,5	4,7	11,1	2,2	8,9	112	357	87

Tab. 1. Erhöhung der Dehnbarkeit der Hypokotylzellen durch Verdunkelung der Kotedonen. Alter der Keimlinge: 6—7 Tage; Zahl: für jede Versuchsreihe 10 Pfl. Plasmolysiert wurde in 1-m. KNO₃-Lösung, und zwar 6—24 Std. lang.

Abb. 3. Zerlegung der Kurve der periodischen Krümmung in eine einfache Krümmungskurve und eine rein periodische Kurve bei VA I (oben) und VA II (unten). Juli-Kurven ausgezogen, Februar-Kurven gestrichelt.

der mittleren Krümmung zustande kommt, muß man prüfen, was sich in dem vom täglichen Lichtwechsel ausgeschlossenen (verdunkelten) Kotedo ändert. Versuche haben uns gezeigt, daß Keimlinge, bei denen man beide Kotedonen verdunkelt, in den ersten Tagen schneller wachsen als die Kontrollen, später aber von diesen in der Wachstumsgeschwindigkeit übertroffen werden¹. Danach muß also von den verdunkelten Kotedonen aus ein wachstumsfördernder Einfluß auf das Hypokotyl ausgehen. Wenn aber das Streckungs-

wachstum des Hypokotyls nach Verdunkelung der Kotedonen zunimmt, so muß sich dies in einer Dehnbarkeitssteigerung seiner Zellen bemerkbar machen. Wie Tab. 1 zeigt, wird in der Tat durch Verdunkelung der beiden Kotedonen eine erhebliche Steigerung der plastischen und elastischen Dehnbarkeit der Hypokotylzellen hervorgerufen. Wird nur ein Kotedo verdunkelt, so bleibt offenbar die Wachstumsförderung im wesentlichen auf die Hypokotylflanke unter ihm beschränkt.

Man könnte nun meinen, Kohlenhydrate, deren Hydrolyse durch die Verdunkelung in Gang gesetzt oder verstärkt wird, würden in größerer Menge zum Hypokotyl abgeleitet werden. Dagegen spricht aber, daß die Injektion verschiedener Zuckerlösungen in einen Kotedo eines dem Lichtwechsel ausgesetzten Gurkenkeimlings niemals so starke Krümmungsreaktionen zur Folge hat, wie sie durch Verdunkelung des Kotedos oder durch Wirkstoffinjektion ausgelöst werden. Auch können es nicht die als Folge der hydrolytischen Prozesse auftretenden Aziditätsänderungen in dem verdunkelten Kotedo sein, die eine solch starke Wirkung auf das Wachstum des Hypokotyls ausüben, da nach Injizieren organischer Säuren (z. B. Zitronensäure) in einen Kotedo keine auch nur annähernd gleichstarken Krümmungen beobachtet werden. Ohne diese beiden Faktoren für bedeutungslos halten zu wollen, schreiben wir die Wachstumsförderung der einen Hypokotylflanke in erster Linie dem Wuchsstoff zu; der in verstärktem Maße aus dem verdunkelten Kotedo abgeleitet wird.

Was die Stärke der Krümmung anlangt, so hängt sie von verschiedenen Faktoren ab: 1. von dem Wuchsstoffgehalt des Kotedos vor der Verdunkelung, 2. von der Stärke der Ableitung wäh-

rend der Verdunklung und 3. von dem physiologischen Zustand des Hypokotyls vor und während der Verdunklung.

Daß der *Wuchsstoffgehalt* der Kotyledonen nach Verdunklung abnimmt, aber nach Beleuchtung wieder steigt, ist lange bekannt⁸⁻¹¹. Offenbar wird nach dem Ergrünen der Kotyledonen, wenn der von dem Samen her noch vorhandene Reservewuchsstoff verbraucht ist, im Laufe der Photosynthese neuer Wuchsstoff bzw. eine Vorstufe desselben produziert. Je stärker also der Kotyledo vor der Verdunklung assimilieren kann und je weniger er während dieser Zeit ableitet, um so höher ist sein Gehalt an Wuchsstoff¹².

Die Stärke der *Ableitung* des Wuchsstoffes aus den Kotyledonen hängt von der Stärke der Beleuchtung ab. Jede Herabsetzung der Lichtintensität fördert die Ableitung, am stärksten ist sie bei völliger Verdunklung der Kotyledonen. Es wird also offenbar mit wechselnder Beleuchtungsintensität der Gehalt an beweglichem und unbeweglichem Wuchsstoff in den Kotyledonen nach der einen oder anderen Seite hin verschoben. Dabei spielen aber bei Pflanzen, die dem täglichen Lichtwechsel ausgesetzt sind, rhythmische Stoffwechselvorgänge eine Rolle: Mehr synthetische Prozesse wechseln mit mehr hydrolytischen ab (vgl. Bünning¹³). Da die stärkere Ableitung des Wuchsstoffes offenbar mit den hydrolytischen Vorgängen im Blatt Hand in Hand geht, die schwächere mit den synthetischen Prozessen verknüpft ist, so muß unter dem Einfluß der rhythmischen Wuchsstoffableitungen aus den Kotyledonen eines dem natürlichen Lichtwechsel ausgesetzten Keimlings das Hypokotyl Tagesschwankungen im Wuchsstoffgehalt aufweisen. Im gleichsinnigen Rhythmus muß auch der Wuchsstoff aus der Plumula abfließen, und entsprechende Schwankungen dürfte auch der Eigenwuchsstoffgehalt des Hypokotyls aufweisen. Auf diese Weise muß es zu einem Tagesrhythmus im Wachstum des Hypokotyls kommen, bei dessen Zustandekommen auch die rhythmischen Erregungszustände im

Plasma unter dem Einfluß der Beleuchtung und Verdunklung des Hypokotyls¹⁴ bzw. das rhythmische Auftreten und Verschwinden von Erregungssubstanz¹⁵, die als Antagonist des Wuchsstoffes angesehen wird, beteiligt sind.

Daß das Stengelwachstum im täglichen Lichtwechsel rhythmisch erfolgt, ist lange bekannt^{16, 17} und konnte kürzlich von Went¹⁸ an der Tomate sehr exakt bewiesen werden. Dabei hat sich die für uns wichtige Tatsache ergeben, daß eine dem Lichtwechsel folgende Dauerverdunklung noch *eine* Periode der bisherigen Wachstumsschwingung aufweist, daß dann aber der Stengel gleichmäßig weiterwächst und daß bei Wiederingangsetzung der früheren Lichtbedingungen die alte Wachstumsschwingung nach *einer* Lichtperiode wieder beginnt. Es muß also die endogene Rhythmik bei der Tomate, einer tagneutralen Pflanze, keine große Bedeutung haben. Auch die Gurke ist tagneutral: sie setzt Blüten im Dauerlicht und im 3-Stdn.-Tag an, und zwar die ersten Blüten immer in den Achseln des Primärblattes. Bei ihr liegen daher die Verhältnisse sicher ähnlich wie bei der Tomate. Wenn also der verdunkelte Kotyledo einen kontinuierlichen Wuchsstoffstrom abfließen läßt, so trifft dieser, je nachdem, in welcher Phase sich der Keimling befindet, einmal auf ein stärker, ein anderes Mal auf ein schwächer wachsendes Hypokotyl. Daraus folgt, daß sich die Stärke der Krümmungsreaktion auch danach richtet, in welcher physiologischen Phase die Verdunklung vorgenommen wird.

Bei dem Februar-Versuch waren von VAI und II mehrere Serien zu verschiedenen Zeiten angesetzt worden, und zwar um 8⁰⁰, 10⁰⁰ und 13⁰⁰. Die 13⁰⁰-Serie zeigt die stärkste Krümmung; der Gipfelwert wird in allen 3 Serien um 18⁰⁰ erreicht (Abb. 4). Während es bei den 8⁰⁰- und 10⁰⁰-Versuchen 4 Stdn. bis zum richtigen Einsetzen der Krümmungsreaktion dauert, beginnt bei dem 13⁰⁰-Versuch die Reaktion schon nach 1 Stunde. Auch alle unsere sonstigen Erfahrungen sprechen dafür, daß gegen Mittag die beste Krümmungsreaktion erzielt wird. Deshalb haben wir unsere Versuche durchweg um 10⁰⁰ begonnen.

⁸ J. van Overbeek, Recueil Trav. bot. néerl. **30** [1933].

⁹ K. V. Thimann u. F. Skoog, Proc. Roy. Soc. [London], (B), **114** [1934].

¹⁰ H. Cordes u. F. Laibach⁴.

¹¹ G. S. Avery, P. R. Burkholder u. B. S. Creighton, Amer. J. Bot. **24** [1937].

¹² Über die Form, in der er in den Blättern vorliegen könnte, vgl. J. Bonner u. S. G. Wildman, Repr. Sixth Growth Sympos. **5** [1947].

¹³ E. Bünning, Flora (N.F.) **38** [1944].

¹⁴ E. Bünning, L. Haag u. G. Timmermann, Planta **36** [1948].

¹⁵ A. Soltys, K. Umrath u. Ch. Umrath, Protoplasma **31** [1938].

¹⁶ J. Baranetzky, Mém. Acad. Sci. St. Pétersb. **27** [1879].

¹⁷ E. Godlewsky, Anz. Akad. Wiss. Krakau **44** [1889].

¹⁸ F. Went, Amer. J. Bot. **31** [1944].

Nr. des Versuchs	Datum	Versuchsdauer	Krümmung bei Verdunkelung eines Kotyledons	Gesamtdehnung bei Versuchsbeginn in %	Gesamtdehnung am Ende des Versuchs in %		Prozentuale Dehnungszunahme b. d. Keimlingen m. verdunkelten Kotyledonen
					Beide Kotyled. unverdunkelt	Beide Kotyled. verdunkelt	
1	28. 7. 37	10.00 — 13.00	— 30°	6,7	10,8	14,3	32
2	28. 7. 37	10.00 — 13.00	— 1°	17,6	14,1	15,2	8

Tab. 2. Wirkung einer 24-stdg. Vorverdunkelung der Keimpflanzen auf die Krümmungsreaktion und die Dehnbarkeit der Hypokotylzellen. Die Keimlinge des Vers. 1 standen dauernd im Gewächshaus, während die des Vers. 2 vom 27. Juli 10⁰⁰ bis 28. Juli 10⁰⁰ in der Dunkelkammer standen.

Abb. 4. Die Abhängigkeit der Krümmungsbewegung des Hypokotyls nach Verdunkelung eines Kotyledons vom Zeitpunkt der Verdunkelung (8h, 10h, 13h).

Wenn man sich die eben besprochenen drei die Stärke der Krümmungsreaktion beeinflussenden Faktoren vor Augen hält, dann ist ohne weiteres klar, warum in den Frühjahrsmonaten die Krümmungen stets schwächer sind als in den Sommermonaten, besonders im Juli (an den Versuchstagen von so langer Sonnenscheindauer). Werden in den Frühjahrsmonaten bei VA II höhere Krümmungswerte beobachtet als bei VA I, so liegt das daran, daß bei der geringeren Beleuchtungsstärke des Frühjahrs der nicht verdunkelte Kotyledon relativ mehr Wuchsstoff ableitet als bei der höheren Beleuchtungsstärke im Sommer.

außerdem aber auch das Hypokotyl sich in stärkerem Wachstum befindet als bei den Keimlingen im Sommer.

Die für die Krümmung verantwortlichen Faktoren sind allerdings oft nicht leicht auseinanderzuhalten. Wir nahmen früher an, daß ein Schwächerwerden der Krümmungsreaktion nach längerer Vorverdunkelung der Versuchspflanzen im wesentlichen auf der Abnahme des Wuchsstoffes in den Kotyledonen beruht, und daß eine zeitweilige Beleuchtung der Keimpflanzen den Gehalt an Wuchsstoff oder Wuchsstoffvorstufen wieder erhöht, so daß eine neue Verdunkelung eines Kotyledons wieder eine stärkere Krümmungsreaktion ergibt. Dabei wurde aber außer acht gelassen, daß sich ja auch die Wachstumsverhältnisse des Hypokotyls während der Vorverdunkelung geändert haben. Daß dies aber nicht unberücksichtigt bleiben darf, wissen wir jetzt und geht auch schon aus einem Versuch vom 28. Juli 1937 hervor, bei dem die Hypokotyldehnung nach 3-stdg. Verdunklung der beiden Kotyledonen im Vergleich zu der bei unverdunkelten Kotyledonen gemessen wurde, und zwar bei im Gewächshaus dem natürlichen Lichtwechsel ausgesetzten Keimpflanzen, die a) bis zu Versuchsbeginn im Gewächshaus standen, b) 24 Stdn. vorher dunkelgestellt wurden (vgl. Tab. 2).

Bei den 24 Stdn. vorverdunkelten Pflanzen ist die Dehnbarkeit des Hypokotyls zu Beginn des Versuches wesentlich höher als bei den nicht vorverdunkelten Pflanzen (2,3 : 1), also müßte die Krümmungsreaktion bei letzteren auch dann stärker sein, wenn der Wuchsstoffgehalt der Kotyledonen bei den vorverdunkelten Pflanzen derselbe geblieben wäre wie bei den Gewächshauspflanzen. Durch den 3-stdg. Aufenthalt im Gewächshaus während des Versuches haben die Hypokotyle der Dunkelpflanzen einen Dehnbarkeitsverlust aufzuweisen, und zwar die mit nicht verdunkelten Kotyledonen einen etwas stärkeren als die mit verdunkelten. Bei den dauernd im Gewächshaus gewesenen Pflanzen zeigen die mit unverdunkelten Kotyledonen eine geringe Zunahme der Dehnbarkeit ihrer Hypokotylzellen, die mit verdunkelten Kotyledonen eine wesentlich stärkere. Man sieht daraus, daß bei der Beurteilung der Krümmung nicht nur der Wuchsstoffgehalt, sondern auch die Dehnbarkeitsverhältnisse des Hypokotyls bzw. sein Wachstumszustand als ausschlaggebende Faktoren berücksichtigt werden müssen.

Daß die Kurve der mittleren Krümmung im Juli länger ansteigt als im Februar, hängt wohl in erster Linie damit zusammen, daß der Wuchsstoffgehalt des verdunkelten Kotyledos bei Versuchsbeginn wegen der günstigeren Assimilationsbedingungen höher war als im Februar. Der Rückgang der mittleren Krümmung (spätestens am 3. Versuchstag) ist zweifellos im wesentlichen auf das allmähliche Versiegen des Wuchsstoffstromes aus dem verdunkelten Kotyledo zurückzuführen.

Dabei spielt aber auch der Geotropismus, also die Verschiebung des Wuchsstoffes auf die untere Flanke, eine gewisse Rolle, wobei das Vorhandensein des unverdunkelten Kotyledos bei dem Zurückgehen der Krümmungen fördernd wirkt. Die geotropische Reaktion eines Gurkenkeimlings (Horizontallage mit vertikaler Medianebene) fällt nämlich, wie uns viele Versuche gezeigt haben, stärker aus, wenn man den oberen, als wenn man den unteren Kotyledo vorher entfernt. Im ersten Falle wirkt der Wuchsstoffstrom aus dem entstandenen Kotyledo fördernd, im zweiten Falle hemmend auf die negativ geotropische Reaktion.

Schwieriger ist die Beobachtung zu deuten, daß in den Sommermonaten, besonders an den sonnenreichen Versuchstagen des Juli, das Maximum der reinen Krümmungskurve bei VA I erheblich höher liegt als bei VA II, obwohl hier, wo der nicht verdunkelte Kotyledo fehlt, die Gegenwirkung des aus ihm abfließenden Wuchsstoffes wegfällt. Hier genügt nicht die Annahme, daß die hohe Lichtintensität jeglichen Abfluß von Wuchsstoff aus dem unverdunkelten Kotyledo unterbindet, man muß vielmehr annehmen, daß entweder bei VA II das Reaktionsvermögen des Hypokotyls durch das Abschneiden des einen Kotyledos leidet oder durch die Verwundung beim Abschneiden des Kotyledos ein wachstumsfördernder Einfluß auf die Hypokotylflanke unter ihm ausgeübt wird, wodurch die Wirkung der Verdunklung auf der Gegenflanke eine Abschwächung erfährt, oder bei VA I aus dem unverdunkelten Kotyledo ein Hemmstoff nach unten geleitet wird. Eine klare Entscheidung der Frage war uns bisher noch nicht möglich.

Wenn die Wachstumsverhältnisse des Hypokotyls schon beim Zustandekommen der mittleren Krümmung eine Rolle spielen, so sind sie ausschlaggebend für die *periodischen Schwingungen*, die diese mittlere Krümmung überlagern. Wir

sahen, daß der aus dem verdunkelten Kotyledo kommende stetige Wuchsstoffstrom auf ein Hypokotyl trifft, das unter dem Einfluß des täglichen Lichtwechsels rhythmischen Wachstumsschwankungen unterworfen ist. Diese Wachstumsschwankungen gehen parallel mit den tagesperiodischen Schwingungen der Kotyledonen. Heben der Kotyledonen bedeutet verstärkten Abfluß von Wuchsstoff, Senken verringerten Abfluß¹⁹. Wenn der Wuchsstoff einmal durch Verdunkeln im Kotyledo freigemacht ist, fließt er unbeeinflusst durch das Licht in das Hypokotyl ab. Verdunkelt man nämlich einen Kotyledo nur an der Spitze, so daß der Wuchsstoff noch den ganzen unteren Teil des Kotyledos durchströmen muß, so kommt doch eine deutliche Krümmung zustande. Bei der im Juli *nachmittags* einsetzenden Hebung der Kotyledonen nimmt der Wuchsstoffabfluß und die Streckungsfähigkeit des Hypokotyls zu; damit aber kann auch die Gegenflanke jetzt stärker wachsen und, da sie gegenüber der Konvexflanke im Wachstum zurückgeblieben war, kann sie jetzt sogar die letztere im Wachstum übertreffen. Ist der unverdunkelte Kotyledo vorhanden, so wird der aus diesem jetzt stärker abfließende Wuchsstoffstrom die Wirkung des Wuchsstoffübergewichts der anderen Flanke verringern. Daher beobachtet man, daß bei VA II die Rückkrümmung immer schwächer ausfällt als bei VA I. Bei den Frühjahrversuchen macht sich dieser Unterschied besonders stark bemerkbar.

Das Kleinerwerden der Krümmungsamplituden nach dem 2. Tage beruht offenbar ebenso wie der Rückgang der reinen Krümmungsbewegung darauf, daß der Wuchsstoff in dem verdunkelten Kotyledo mehr und mehr versiegt. Ein Kotyledo stellt, wenn total oder partiell verdunkelt, an den Stellen der Verdunkelung -- und nur an diesen -- sein Wachstum fast ganz ein. Er bleibt daher viel kleiner als der unverdunkelte und kann bei partieller Verdunkelung sehr merkwürdige Formen annehmen, z. B. eine biskuitartige, wenn man ihn in der Mitte durch eine Querbinde verdunkelt. Durch das Nachlassen des Wuchsstoffstromes müssen die Amplituden der Schwingungsbewegung, die ja außer durch die Wachstumsschwankungen im Hypokotyl durch die Stärke des kontinuierlich fließenden Wuchsstoffstromes aus dem verdunkelten Kotyledo bedingt sind, immer kleiner werden.

Auch bei *Verletzung* eines Kotyledos durch

¹⁹ Näheres darüber bei Gurken und anderen Pflanzen bringen wir in einer besonderen Arbeit.

Nadelstiche (VA V) hängt der Ausfall der Krümmungsreaktion sehr stark von der Tageszeit ab, in der der Versuch angesetzt wird, und zwar zeigt sich eine Abhängigkeit in der Stärke der Reaktion und in der Schnelligkeit, mit der sie einsetzt. Die Periodizität tritt auch hier deutlich hervor, doch klingen die Schwingungen schon am 2. Tag stark ab, und die Rückkrümmung nähert sich schon sehr der Zeitachse, weil die einmalige Verwundung nur eine sehr beschränkte Zeit hindurch eine Verstärkung des Wuchsstoffabflusses nach dem Hypokotyl bewirkt. Man kann diesen schnellen Rückgang der Krümmungsbewegung etwas verzögern, wenn man auf den Kotyledo nach der Verwundung durch Nadelstiche ein Zellgift, z. B.

Silbernitrat, auftröpfert, das durch langsames Diffundieren von Zelle zu Zelle eine etwas längere Wirkung ausübt.

Die Versuche sollen unter Variieren der Versuchsbedingungen fortgesetzt und auf ausgesprochene Kurz- und Langtagpflanzen ausgedehnt werden. Es ist anzunehmen, daß die Methode der Erzwingung leicht registrierbarer periodischer Schwingungen bei Pflanzen durch Ausschaltung einzelner Organe vom Licht-Dunkel-Wechsel sich für die Lösung *photoperiodischer* Wachstums- und Entwicklungsfragen noch als recht brauchbar erweisen wird.

Fräulein Dr. E. Reinholz danken wir für die Anfertigung der Zeichnungen.

NOTIZEN

Zur graphischen Darstellung von Lebensprozessen

Von Wilhelm Späth*

(Z. Naturforsch. 4b, 306—307 [1949]; eingeg. am 20. August 1949)

In einer kürzlich erschienenen Arbeit¹ wird an Hand zahlreicher Messungen die Abhängigkeit von Lebensprozessen von der Temperatur beschrieben. Hierbei wird die Zeit bestimmt, die zur Vollendung von zehn Rhythmen unter den jeweiligen Verhältnissen gebraucht wird. Insbesondere wird in dieser Weise die Temperaturabhängigkeit der Extremitätenrhythmen und auch der Herztätigkeit untersucht.

Es ergibt sich, daß im allgemeinen die betrachteten Lebensprozesse mit zunehmender Temperatur immer weniger Zeit benötigen. Die entsprechenden Kurven zeigen daher abfallenden Charakter.

Wie in solchen Fällen vielfach üblich, wird zur Darstellung in einem logarithmischen Koordinatensystem gegriffen. Auch wird auf den Versuch von Janisch hingewiesen, die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen als „asymmetrische Kettenlinien“ zu deuten. Danach handelt es sich um eine Verbindung entgegengesetzt verlaufender Exponentiallinien, von denen die eine der Ausdruck einer Beschleunigung durch die Wärme, die andere Ausdruck einer Hemmung ist.

* Lustadt (Pfalz).

¹ H. Precht, diese Z. 4b, 26 [1949].

² W. Späth, Was heißt messen? Naturwiss. Rdschau, im Druck; Projektive Darstellung physikalisch-chemischer Prozesse, Kolloid-Z., im Druck; Messung und Darstellung physikalisch-technischer Größen, Z. Ver. dtsh. Ing., im Druck.

³ W. Späth, Das Häufigkeitsdiagramm als Grundlage statistischer Betrachtungen. Statist. Praxis 1949, 105.

Bei den erwähnten Messungen wird durch den Meßakt eine Koinzidenz zwischen der Anzahl der verfloßenen Lebensrhythmen und der verfloßenen Zeit hergestellt. Das Meßergebnis wird als Zeit T wiedergegeben, die für den Ablauf von 10 Rhythmen benötigt wird. Wie stets in solchen Fällen, kann aber auch umgekehrt die *Anzahl der Lebensrhythmen* auf die *Zeiteinheit* bezogen werden. Im vorliegenden Fall liegt diese Einführung der reziproken Größe beson-

Abb. 1. Pleopodenschlag in Schlagzahl/sec in Abhängigkeit von der Temperatur.

ders nahe, aber selbst das Auftreten ungewöhnlicher Begriffsbildungen sollte nicht daran hindern, stets auch den Reziprokbegriff einzuführen. Durch diese Maßnahme werden häufig entscheidende Vorteile in einfacher, ja selbstverständlicher Weise erzielt, wie dies in mehreren Arbeiten² nachgewiesen wird. Insbesondere ergeben sich durch die gleichzeitige Betrachtung solcher reziproker Größen manche neue Gesichtspunkte bei statistischen Untersuchungen³.

Einige der bei Precht¹ dargestellten Kurven geben hierfür ein gutes Beispiel.

Es sei zunächst auf die Abhängigkeit des Pleopodenschlages nach Abb. 3 der Arbeit von Precht hingewie-