

Nutation und Wachstum III

Henning Kunze

Seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts haben die pflanzlichen Nutationsbewegungen immer wieder lebhaftes Interesse bei den Botanikern erweckt. So standen neben der reinen Beschreibung des Bewegungsablaufes vor allem auch die Fragen nach den *Ursachen* einerseits und der *biologischen Bedeutung* andererseits zur Debatte. Schon *Charles Darwin* hat sich eingehend mit den Bewegungen der Pflanzen befasst und versucht, ihre Bedeutung im Sinne der Nützlichkeit und Anpassung an besondere Umweltbedingungen zu interpretieren. Ihm ist hierin eine Reihe von Autoren gefolgt, bis in den zwanziger Jahren dieses Jahrhunderts *Goebel* und seine Schule die oftmals allzu platten Nützlichkeitslehren in Frage stellten. So sah z. B. *Darwin* in dem hakenförmig gekrümmten Keimblatt einiger *Allium*-Arten eine «Durchbruchskrümmung», die – wie auch die entsprechend nutierenden Hypokotyle anderer Keimlinge – das Erdreich leichter durchstossen können, ohne dass dabei die Triebspitze verletzt würde. *Goebel* (1924) macht dagegen darauf aufmerksam, dass es viele *Allium*-Arten mit gleicher Lebensweise gibt, die keine solche «Durchbruchskrümmung» ausbilden. Ein positiver Selektionswert könne ihr somit nicht zugesprochen werden. Ähnlich hat man die Bedeutung der Blütenstielnutation darin suchen wollen, dass sie positiven Einfluss auf die Frucht- und Samenreife habe. Auch hier haben Experimente, bei denen die Sprosse in gestreckter Zwangslage gehalten wurden, gezeigt, dass keine Beeinträchtigung der Vermehrungsfähigkeit beim Fehlen der Nutation eintritt (*Scholtz* 1892, S. 394f). Man muss *Goebel* zustimmen, wenn er anhand eines reichhaltigen Materials ausführt, dass ein Nutzen der Wachstumskrümmungen in den meisten Fällen nicht nachgewiesen werden kann (vgl. auch die diesbezüglichen Arbeiten von *W. Troll* [1922] und *K. Troll* [1922]). *Goebel* führt die Krümmungen zurück auf die dorsiventrale bzw. asymmetrische Gestaltung der gekrümmten Struktur, d. h. die Krümmung sei Ergebnis bereits vorhandener morphologisch-anatomischer Gegebenheiten. Diese Erklärung *Goebels* – die im übrigen stark hypothetischen Charakter besitzt – wurde schon im zweiten Teil dieser Ausführungen (Elemente d. N. 26) kritisiert, da die Beobachtungen an *Daucus*- und *Lepidium*keimlingen eine deutliche Unabhängigkeit der Krümmung von der Organstruktur nahelegten.

Ist somit über eine klare biologische Bedeutung, vor allem im Sinne der Anpassung an Lebensnotwendigkeiten, nichts Endgültiges zu berichten, so gilt gleiches auch von den zugrundeliegenden physiologischen Vorgängen. Die Frage nach den reaktionsauslösenden Faktoren stand lange Zeit im Vordergrund bei der Beschäftigung mit den Krümmungsbewegungen. Es existiert eine Fülle von Arbeiten, deren Experimente der genauen Abgrenzung von induzierten und autonomen Bewegungen dienen. Als auslösende Reize kommen vor allem Licht und Schwerkraft in Frage. So ist nach *Fitting* (1922) die Schwerkraft für die Nutation beim Mohn erforderlich, es liegt also positiver Geotropismus im Bereich des Nutationsfeldes vor. Zusätzlich ist dabei auch Licht notwendig, im Dauerdunkel richtet sich der Blütenstiel vorzeitig wieder auf. Die Aufrichtung erfolgt ohne äussere Reize, also autonom. Ebenso ist nach *Kaldewey* (1957) bei *Fritillaria meleagris* die Blütenstielkrümmung geotropisch beeinflusst, während die spätere Aufrichtung autonomer Natur ist. Andererseits wurden bei einer Reihe von Pflanzen rein autonome Sprosskrümmungen nachgewiesen (z. B. *Amaryllis formosissima*, *Viola tricolor*). Schon hier stellt sich die Frage, ob die strenge Unterscheidung der Wachstumskrümmungen in induzierte und

autonome, wie schon *Sachs* sie gefordert hat, sinnvoll und durchführbar ist. Wir werden auf diese Frage weiter unten noch genauer eingehen.

Bezüglich der weiteren Glieder in der Kausalkette vom Reiz bis zur Reaktion geht die neuere Forschung vor allem den Wuchsstoffverhältnissen in den sich krümmenden Organen nach. Die ältere Annahme, dass Stärkekörner vermöge ihres Eigengewichts die Reizperzeption bei geotropischen Reaktionen besorgen («Statolithenstärke»), lässt sich nicht allgemein aufrecht erhalten (*Rawitscher* 1937). Es gibt viele Pflanzenorgane, die ohne jeden Stärkegehalt geotropisch reagieren. Das gilt z. B. für alle geotropisch reagierenden Pilze. Eine weitere Möglichkeit der geotropischen Reizperzeption liegt in der Entstehung von elektrischen Potentialunterschieden zwischen Ober- und Unterseite horizontal liegender Organe bzw. Membranen. Es gelang sogar, Pflanzenorgane durch ein künstliches elektrisches Feld zu entsprechenden Krümmungen zu veranlassen. Allerdings verschwinden diese Krümmungen auch bei kontinuierlicher Reizung schon nach wenigen Stunden wieder, während echte geotropische Reaktionen sich sogar verstärken.

Die weitere Wirkung nach der Reizaufnahme wird in der ungleichen Verteilung des Wuchsstoffes gesehen. Sie könnte z. B. aufgrund der elektrischen Spannung in geotropisch gereizten Organen auf kataphoretischen Quertransport des Auxins zurückgeführt werden (*Guttenberg* 1953, S. 507f). Das Auxin wirkt vor allem verstärkend auf das Streckungswachstum der Zellen. Die Beobachtung, dass in den gekrümmten Organen die Zellen der Konvexseite wesentlich grösser sind als die der Innenseite, könnte damit erklärt werden. Es liegt bisher wohl nur eine abweichende Mitteilung vor: *Tupper-Carey* (1925) stellte fest, dass in dem Krümmungsbogen des *Helianthus*-Hypokotyls auf der Aussenseite wesentlich *mehr* Zellen vorhanden sind als auf der Innenseite. In dem Fall würde also eine unterschiedliche Teilungsrates den Wachstumsunterschied bedingen. — Bei den Nutationserscheinungen liegt allerdings immer auch die Tatsache vor, dass eine Krümmung nur in einem eng begrenzten Sprossabschnitt erfolgt. Selbst wenn man von den autonomen Krümmungen absieht, muss man doch auch bei den induzierten Nutationen von einer inneren Bereitschaft des entsprechenden Sprossabschnitts ausgehen, auf einen geotropischen Reiz überhaupt anzusprechen. Diese «innere Bereitschaft» wandert — wie wir in den vorigen Arbeiten gezeigt haben — entlang der Sprossachse. Es gilt also auch bei den induzierten Nutationskrümmungen, dass an erster Stelle die Entwicklungsmöglichkeiten des Pflanzenorgans stehen und der Aussenreiz nur ein mehr oder weniger notwendiges Glied in der Kette, nicht aber die letzte Ursache der Krümmung ist (*Kaldewey* 1962, *Halbsguth* 1965).

Eine weitere Frage wäre noch die, ob sich die Wanderung des Nutationsfeldes einfach dadurch ergibt, dass im Verlaufe des normalen Streckungswachstums die Zellen in einem bestimmten Alter sozusagen eine sensible Phase durchmachen und auf Wuchsstoffunterschiede empfindlicher reagieren als sonst. Tatsächlich konnte *Kaldewey* (1957) an *Fritillaria* nachweisen, dass die Wuchsstoffempfindlichkeit der Zellen sich mit ihrem Entwicklungszustand ändert. Seinen Messungen zufolge liegt bei *Fritillaria meleagris* die Krümmungszone immer in einem bestimmten Abschnitt des gesamten Streckungsbereiches des Sprosses. Und zwar erfolgt die Krümmung immer *vor* dem stärksten Streckungswachstum (*Bild 1*). Im Streckungsmaximum erfolgt die Aufrichtung. Zu ähnlichen Ergebnissen kam schon *Scholtz* (1892) für die Blütenstiele von *Papaver*. Eine entsprechende graphische Darstellung nach seinen Angaben zeigt *Bild 1*. Obwohl hier das Streckungswachstum in seiner Intensität grossen Schwankungen unterliegt, zeigt sich, dass das Nutationsfeld ziemlich am Anfang des Streckungswachstums des jeweiligen Sprossabschnitts liegt und dass mit