

WACHSTUMSERSCHEINUNGEN BEI GRAMINEAE

von

C. VAN DILLEWIJN

(Mit Tafel XV).

I. Einführung.

Während die Entdeckung der Pflanzenhormonen das Studium der Wachstumserscheinungen bei Dikotylen stark angeregt hat, haben dieselben Erscheinungen bei den Monokotylen weit weniger Beachtung gefunden. Abgesehen von den Keimpflanzen der Gräser, ist die Zahl der Monokotylen, welche in dieser Hinsicht untersucht sind, relativ gering. Dieses ist um so merkwürdiger, als diese Pflanzengruppe bei den älteren Botanikern (z.B. SACHS, 1872, DE VRIES, 1880, ELFVING, 1884) viel mehr Beachtung fand. Eine interessante Arbeit auf diesem Gebiete verdanken wir SCHMITZ (1933), dem es gelang die starke geotropische Aufwärtskrümmung horizontal gelegter Blattknoten von Gräsern auf eine *Neubildung* von Wuchsstoff in der unteren Hälfte solcher Knoten zurückzuführen. In der Arbeit von SCHMITZ, auf die ich noch zurückkomme, ist besonders die Tatsache interessant, dass die ausgewachsenen Blattknoten in vertikaler Stellung keinen Wuchsstoff produzieren; die Wuchsstoffproduktion setzt erst ein, nachdem die Blattknoten in die Horizontallage gebracht worden sind. Dieser Fall weicht also prinzipiell ab von dem bekannten Schema, wo eine geotropische Krümmung herbeigeführt wird durch die *Albenkung* eines vorher schon bestehenden Wuchsstoffstroms.

Für meine Untersuchungen habe ich Gräser gewählt, welche ihre geotropischen Krümmungen nicht durch einseitiges Wachstum von Blattknoten, sondern von bestimmten Stengelteilen herbeiführen. In Java, wo die hierunter beschriebenen Versuche gemacht wurden, gibt es *Andropogon Sorghum* BROU., *Saccharum officinarum* L. und verschiedene verwandte Gräser, welche sich durch ihre Größe und Raschwüchsigkeit besonders für derartige Untersuchungen eignen. Im folgenden wird nur über die mit *Andropogon Sorghum* durchgeführten Versuche berichtet; *Saccharum officinarum* No 2878 POJ und, wie es scheint, auch einige andere nahe verwandte Gräser verhalten sich im wesentlichen ähnlich wie *Andropogon Sorghum*. Quantitative Unterschiede kommen aber sogar zwischen den Varietäten

einer und derselben Art vor. Alle hierunter beschriebenen Versuche wurden mit einer hochwüchsigen Varietät von *Andropogon Sorghum* (2—3m) durchgeführt; Versuche mit kleineren Varietäten ergaben oft bedeutend weniger klare Resultate.

2. Die Wachstumsverteilung bei *Andropogon Sorghum*.

Die Verteilung des Längenwachstums wurde nach der von KUIJPER (1915) beschriebenen Methode bestimmt. Hierbei markiert man an der frei lebenden Pflanze durch Nadelstiche bestimmte Abstände, z.B. von 1 oder 2 cm. Nach einigen Tagen schneidet man die Pflanze ab, pelzt sie Blatt für Blatt sehr vorsichtig aus einander und bestimmt aus der Zunahme des Abstandes zwischen den auf einander folgenden Nadellöchern das Wachstum. Aus Voruntersuchungen ergab sich, dass diese Behandlung, vorausgesetzt, dass man mit einer feinen Nadel und überdies vorsichtig und schonend arbeitet, keinen Einfluss auf das Wachstum ausübt.

In Fig. 1 ist die Wachstumsverteilung einer Pflanze von *Andropogon Sorghum* wiedergegeben¹). Die Figur stellt einen Längsschnitt des oberen Stengels mit den daran befestigten Blättern dar und ist der Deutlichkeit wegen stark in die Breite ausgedehnt.

In dem mittleren und unteren Teil der Figur findet man horizontal ausgezogene Linien, welche die Stengelknoten andeuten; zwischen den Knoten befinden sich die Internodien (+2, +3, +4 u.s.w.). Nach oben werden die Internodien allmählich kürzer; die Internodien —4, —5, u.s.w. sind so klein, dass ihre Dicke nicht eingezeichnet werden konnte. Links auf der Auszenseite von jedem Internodium entspringt ein Blatt, das durch eine vertikale Linie dargestellt ist; die Scheide ist dick, die Blattscheibe dünn ausgezogen. Die Blätter tragen dieselben Nummern wie die Internodien, auf denen sie eingepflanzt sind. Die Pfeile deuten an, dass die Blätter länger sind als in der Figur angegeben.

Ihre wirkliche Länge findet man in cm ausgedrückt. Einfachheits halber ist nur die linke Hälfte des Stengels in Zeichnung gebracht. Da sämtliche Blätter sich um den Stengel schlieszen, bildet die rechte Seite das Spiegelbild der linken.

Die punktierten Linien stellen Wachstumskurven dar, wobei die vertikalen Linien, welche die Blätter und Internodien wiedergeben, als Abszisse gedacht sind.

Die Wachstumskurve der jüngsten Blätter (—1, —2, u.s.w.), welche von den älteren Blättern umschlossen sind, ist ziemlich gleichförmig und streckt sich über ungefähr 8 cm aus. Der einzige

¹ Herrn A. DE BOUTER danke ich auch an dieser Stelle für die Versorgung der Zeichnungen und Photographien.

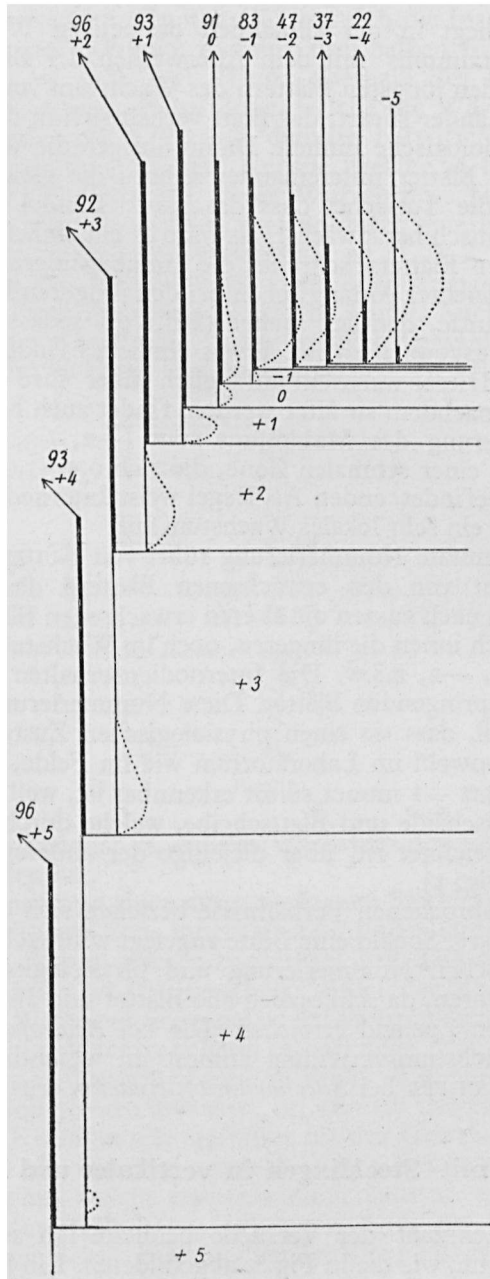


Fig. 1.

Unterschied liegt in der allmählich basipetalen Wanderung des Wachstumsmaximums mit dem Älterwerden der Blätter. Es fällt auf, dass bei den jüngsten Blättern das Wachstum von Scheide und Lamina in einander flieszt; das Blatt verhält sich in dieser Hinsicht wie eine physiologische Einheit. Da im übrigen die Wachstumsverteilung dieser Blätter untereinander nahezu die gleiche ist, ergibt sich hieraus die Tatsache, dass das ganze Bündel dieser jungen Blätter harmonisch heranwächst, als wäre es ein einheitliches Organ. Bei den älteren Blättern schreitet die Herabwanderung des Maximums, deren leichter Anfang schon bei den jüngeren Blättern wahrgenommen wurde, deutlich weiter (Blatt 0), sodass Blatt +1 als Regel schon ausgewachsen ist. Etwas ähnliches findet man in den Internodien. Diese wachsen anfänglich über ihre ganze Länge (—1, 0, +1); nachdem sie älter werden, findet auch hier eine basalwärtse Wanderung des Maximums statt (+2, +3, +4), welches schliesslich in einer schmalen Zone, die sich 0,5—1,0 cm oberhalb des Knotens befindet, endet. Als Regel weist Internodium +4 kein oder nur noch ein sehr lokales Wachstum auf.

Die hier benutzte Nummerierung rührt von KUIJPER (1915) her. KUIJPER nennt von den erwachsenen Blättern das jüngste +1. Hierauf folgen nach auszen die älteren erwachsenen Blätter +2, +3, u.s.w. und nach innen die jüngeren, noch im Wachstum begriffenen Blätter 0, —1, —2, u.s.w. Die Internodien erhalten die Nummer der ihnen entspringenden Blätter. Diese Nummerierung besitzt den groszen Vorteil, dass sie einen physiologischen Zustand andeutet; dabei ist sie, sowohl im Laboratorium wie im Felde, leicht durchführbar, da Blatt +1 immer sofort erkennbar ist, weil seine Grenze zwischen Blattscheide und Blattscheibe, welche durch ein kräftiges Gelenk ausgezeichnet ist, über diejenige der anderen Blätter her- vorragt (vgl. Fig. 1).

Die hier besprochenen Verhältnisse beziehen sich auf nicht blühende Exemplare. Sobald eine Blüte angelegt wird, geht der Zusammenhang zwischen Nummerierung und physiologischem Zustand allmählich verloren, da schliesslich alle Blätter und Internodien den ausgewachsenen Zustand erreichen. Die bei *Andropogon Sorghum* gefundene Wachstumsverteilung stimmt im wesentlichen überein mit den von KUIJPER bei *Saccharum officinarum* erhaltenen Ergebnissen.

3. Versuche mit Stecklingen in vertikaler und horizontaler Lage.

Für die Mehrzahl der Versuche benutzte ich ausgewachsene Stengelabschnitte, wie die in Fig. 2 abgebildeten. Ein solcher Steck-

ling besteht aus einem Knoten (K), wo sich die Insertionsstelle des entfernten Blattes befindet, und aus zwei halben Internodien (z.B. Internodium +5 und +6). Direkt oberhalb des Knotens findet man eine 0,5—1,0 cm breite Zone, welche die Wurzelanlagen (W) enthält, die sich zum Teil schon deutlich hervorwölben. In dieser Zone entspringt ebenfalls eine Knospe, welche in der Figur nicht eingezeichnet ist. Oberhalb dieses Wurzelringes findet man eine schmale 1—2 mm breite Zone, welche durch eine helle Farbe und eine geringere Festigkeit ausgezeichnet ist (L.W.Z.). Während die übrigen Teile des Internodiums mehr oder weniger grün gefärbt sind, besitzt diese Zone eine blassgelbe Farbe. Auch ist das Internodium an dieser Stelle mehr oder weniger biegsam, was mit einer geringeren Entwicklung des mechanischen Gewebes zusammen-

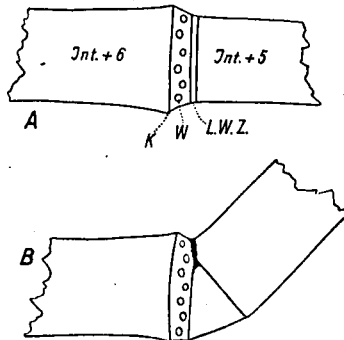


Fig. 2.

hängt. Diese Zone ist es, wo das Wachstum des Internodiums sein Ende gefunden hat.

Befestigt man nun einen ausgewachsenen Steckling in horizontaler Lage, so fängt diese Zone innerhalb 24 Stunden einseitig zu wachsen an und zwar in dem unteren zweidrittel Teil. Die dadurch bewirkte Krümmung kann bis 60° erreichen, wobei der obere dritte Teil, welcher kein Wachstum zeigt, passiv zusammengefaltet wird (Fig. 2B). Dieses einseitige Wachstum kann so stark sein, dass die ursprünglich 1—2 mm breite Wachstumszone an der nach unten gekehrten Seite eine Breite von 10—20 mm erreicht, also auf das zehnfache wächst. Bei starken Krümmungen zerreißt oft das Gewebe an der Unterseite, sodass ein Querriss entsteht. Diese Erscheinung deutet auf Spannungen hin, welche wahrscheinlich dadurch entstehen, dass das Wachstum der nach unten gekehrten Seite der Wachstumszone keinen gleichen Schritt hält mit dem der höher gelegenen Abschnitten

dieser Zone. Aus dem Mitgeteilten ergibt sich, dass die 1—2 mm breite Zone eine latente Wachstumszone (L.W.Z.) darstellt, welche unter geeigneten Umständen die bekannten Krümmungen zuwege bringen kann.

Für sämtliche Versuche wurden Freilandpflanzen benutzt, welche eine Höhe von 1,5—2 m erreicht hatten. Nachdem die Stecklinge zurecht geschnitten und ihre Schnittflächen mit Lanolin bestrichen waren, wurden sie mittels Stecknadeln auf Holzbrettern befestigt und das ganze in ein Zimmer mit diffusem Licht gebracht, dessen Temperatur zwischen 22° und 26° C schwankte, während die relative Luftfeuchtigkeit 90—100 % betrug. Alle Versuche beziehen sich, wenn nicht anders gemeldet, auf Stecklinge mit ausgewachsenen Internodien. Die horizontalen Stecklinge wurden derartig orientiert, dass die Knospe sich nicht oben oder unten, sondern an der Vorderseite befand.

Befestigt man eine Serie von Stecklingen in horizontaler Lage, so erhält man das in Fig. 3, 4 und 5 abgebildete Resultat (Die beiden oberen Stecklinge der 3 horizontalen Serien in Fig. 3 und 5 waren noch nicht ausgewachsen und bleiben daher vorläufig ausser Betracht; ebenso in Fig. 5 die 3 linken Stecklinge der vertikalen Serie). Die ausgewachsenen horizontalen Stecklinge entwickeln, nachdem sie ihre Krümmung grösztenteils beendet haben, zahlreiche Wurzeln; die Knospen dagegen entwickeln sich nicht. Ganz anders verhalten sich die ausgewachsenen vertikalen Stecklinge. Ihr Stengel zeigt keinerlei Wachstum, es entwickeln sich keine Wurzeln, dagegen laufen die Knospen deutlich aus (Fig. 4). Das horizontal Legen der Stecklinge bewirkt also drei Vorgänge: einseitiges Wachstum in der latenten Wachstumszone, Wurzelentwicklung in dem Wurzelring und Knospenhemmung. Die Verknüpfung dieser drei aus der Wuchsstoffforschung wohl bekannten Erscheinungen legt die Vermutung nahe, dass es sich auch hier um die Wirkung eines Wuchsstoffes handelt. Ich war leider nicht in der Lage diese Vermutung näher zu prüfen, aber sie findet eine starke Stütze in den schon genannten Untersuchungen von SCHMITZ (1933), der nachweisen konnte, dass das einseitige Wachstum horizontal gelegter Blattknoten von Gräsern auf eine Neubildung von Wuchsstoff zurückzuführen ist.

Dreht man das vertikale Brett, auf dem die horizontalen Stecklinge befestigt sind, alle 6 Stunden um 180°, so zeigt die latente Wachstumszone einen allseitigen Zuwachs, die Wurzeln entwickeln sich beiderseits, während die Knospe sich auch in diesem Falle nicht entwickelt.

Die Knospe scheint auf die Krümmung und die Wurzelentwick-

lung wenig oder gar keinen Einfluss auszuüben. Vergleicht man horizontal befestigte Stecklinge mit und ohne Knospe mit einander, so treten keine nennenswerten Unterschiede auf, weder in der Krümmung, noch in der Wurzelentwicklung. Wohl macht es Unterschied ob horizontale Stecklinge mit der Knospe nach oben oder nach unten orientiert sind. In letzterem Falle ist die Krümmung etwas stärker. Dieses hängt aber wahrscheinlich zusammen mit dem Bau des Internodiums, welches oberhalb der Insertionsstelle der Knospe eine Längsgrube aufweist, worin die Knospe zum Teile eingelagert ist.

Im Gegensatz zu den ausgewachsenen Internodien zeigen die jüngeren Internodien +3 und +2, welche an der lebenden Pflanze noch im Wachstum begriffen waren, in horizontaler Lage keine Krümmung und keine Wurzelentwicklung (Fig. 3 und 5, die beiden oberen Stecklinge der horizontalen Serien). Auch die Knospe entwickelt sich meistens nicht. Da dieselben Stecklinge jedoch auch in Vertikalstellung keine Knospenentwicklung zeigen (Fig. 5, die drei linken Stecklinge der vertikalen Serie), muss die Ursache in den jungen Knospen selbst gesucht werden, welche wahrscheinlich noch nicht das entwicklungsfähige Stadium erreicht haben. Jedenfalls ist es eine merkwürdige Tatsache, dass die noch wachstumsfähigen Stecklinge in Horizontallage keine Krümmung, die ausgewachsenen dagegen eine sehr deutliche Krümmung zeigen.

4. Versuche über Zuführung von Hetero-auxin.

Die vorhin besprochenen Versuche lassen vermuten, dass ausgewachsene Stecklinge, welche in die Horizontallage versetzt werden, aufs Neue anfangen Wuchsstoff zu produzieren, während dieses nicht der Fall sein wird, wenn dieselben Stecklinge in der Vertikallage verbleiben. Wenn diese Annahme richtig ist, muss es möglich sein bei ausgewachsenen vertikalen Stecklingen durch Zuführung von Wuchsstoff dieselben Erscheinungen hervorzurufen, welche sonst nach erfolgter Horizontallegung auftreten, nl. Wachstum in der latenten Wachstumszone, Wurzelentwicklung und Knospenhemmung. Fig. 6 gibt das Resultat eines dieser Versuche wieder. Bei dem linken Paar wurde die obere Schnittfläche mit reiner Lanolinpasta bestrichen, bei dem mittleren Paar mit 1% Hetero-auxinpasta und bei dem rechten Paar mit 0,1 % HAP. Die Pasta wurde alle 12 Stunden durch eine neue ersetzt. Die Aufnahme wurde 12 Tage nach Versuchsbeginn gemacht. Hieraus ergibt sich, dass tatsächlich durch Zufuhr von Wuchsstoff bei den Vertikalstecklingen dieselben Erscheinungen hervorgerufen werden können, welche in Horizontalstecklingen ohne Wuchsstoffbehandlung auftreten. (Die Wurzelent-

wicklung und Knospenhemmung sind in der Figur deutlich, das allseitige Wachstum der L.W.Z. nur schwach sichtbar). Fig. 7 zeigt einen ähnlichen Versuch, der jedoch mit etwas zu alten Pflanzen vorgenommen wurde, wodurch die Entwicklungsfähigkeit der Knospen geringer als normal war. Abgesehen hiervon stimmt das Resultat mit dem des vorigen Versuchs überein. Es ergibt sich, dass eine Hetero-auxinkonzentration von 0,01—1 % die Erscheinungen deutlich hervorruft, während eine Konzentration von 0,0001 % unwirksam ist.

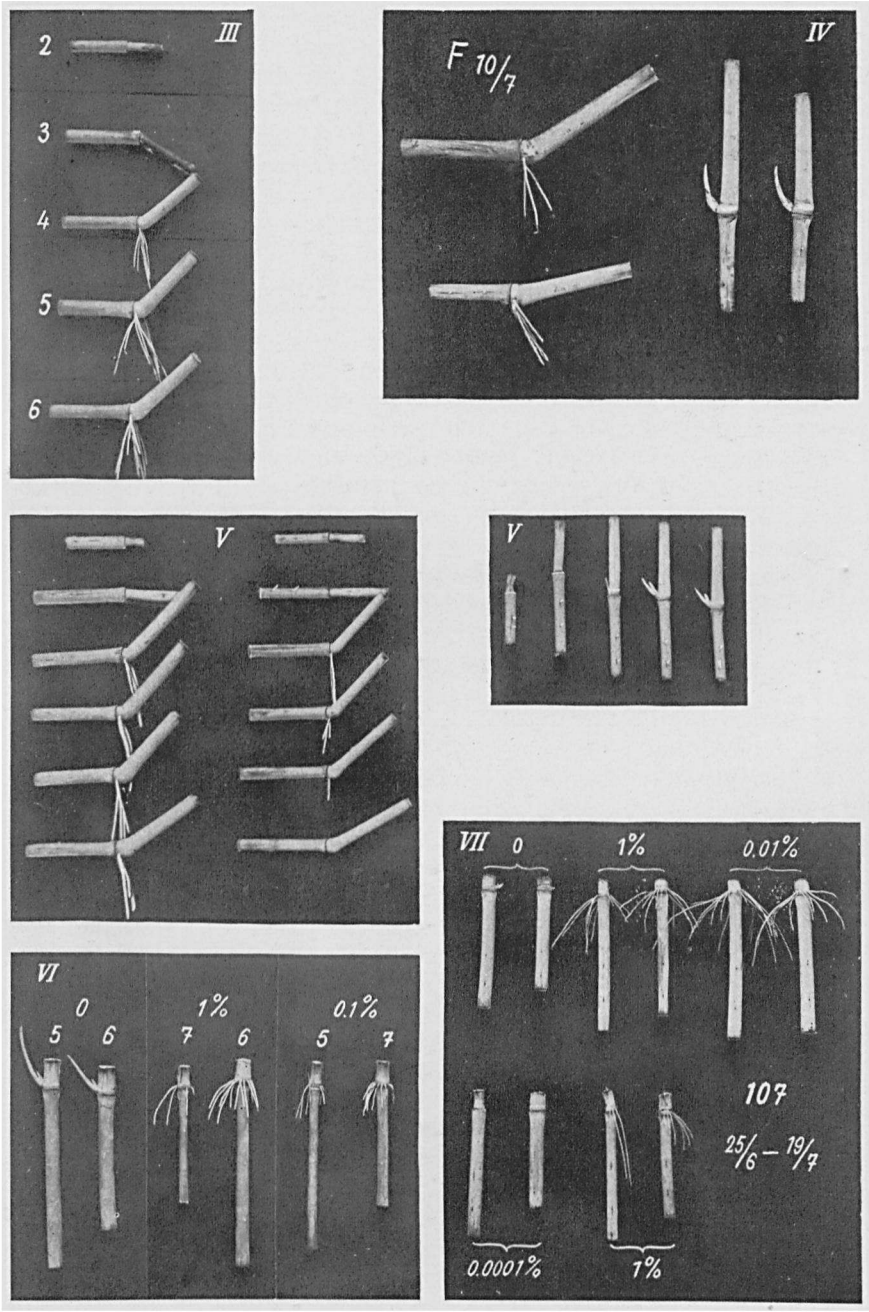
Das letzte Paar von Versuch 107 (Fig. 7) erhielt nur einseitig Heteroauxinpasta. Die rechte Hälfte der oberen Schnittfläche wurde mit 1 % HAP bestrichen, die linke Hälfte mit reiner Lanoline. Zur Verhinderung der Diffusion von Hetero-auxin von der einen Pasta in die andere, wurden zwischen beiden ein Miccaplättchen untief in der Schnittfläche befestigt. Das Resultat war, dass die Wurzelentwicklung auf die rechte Hälfte beschränkt blieb, ebenso wie das Wachstum, woraus Krümmungen resultierten, welche jedoch infolge der entgegengesetzten geotropischen Reaktion grösztenteils kompensiert wurden.

Die obigen Versuche über Zuführung von Wuchsstoff ergaben nur Resultate, wenn das obere Internodium kurz oberhalb der latenten Wachstumszone abgeschnitten war. War das obere Internodiumstück länger, so ergab die Behandlung mit HAP keinerlei Resultat. Wahrscheinlich bietet der Transport im Internodium Schwierigkeiten oder wird das Hetero-auxin unwirksam gemacht.

In diesen und ähnlichen Versuchen mit Hetero-auxinzufuhr zeigten die Wurzeln oft eine durch periodische Verdickungen und Verdünnungen verursachte Gliederung. Diese Erscheinung wurde niemals bei Wurzeln horizontaler Stecklinge, welche also nicht mit Hetero-auxin behandelt waren, wahrgenommen, was auf einen Zusammenhang zwischen periodischer Hetero-auxinzufuhr und Wurzelgliederung schlieszen lässt. Eine nähere Untersuchung ergab, dass die Zahl der Glieder übereinstimmte mit der Anzahl der Male, in denen die HAP seit dem Auslaufen der betreffenden Wurzeln erneuert war. Dass die Wurzeln horizontaler Stecklinge keine Gliederung aufweisen, hängt wahrscheinlich zusammen mit der Tatsache, dass der Prozess der Wuchsstoffproduktion hier gleichmässig verläuft.

Schliesslich wurde beobachtet, dass vertikale Stecklinge, deren obere Schnittfläche mit Lanolin bestrichen wurde, bald braun wurden und verfaulten; dies war nicht oder in viel geringerem Masse der Fall, wenn die Schnittfläche mit Hetero-auxinpasta bestrichen wurde. Diese Beobachtung erinnert an ähnliche Erscheinungen bei Blattstielen (MAI, 1934).

TABLE XV.



Zusammenfassung.

Befestigt man völlig ausgewachsene Stengelabschnitte von *Andropogon Sorghum* in vertikaler Lage, so findet eine Entwicklung der Knospen statt (Fig. 4 rechts). Dieselben Stecklinge zeigen in Horizontallage ein einseitiges Wachstum der latenten Wachstumszone (Fig. 2, L.W.Z.) und eine deutliche Wurzelentwicklung (Fig. 4 links); die Entwicklung der Knospe dagegen wird gehemmt (Fig. 4 links). Wenn man horizontal fixierte Stecklinge jede 6 Stunden um 180° dreht, findet allseitiges Wachstum der latenten Wachstumszone und allseitige Wurzelentwicklung statt, während die Entwicklung der Knospe gehemmt wird. Diese drei Erscheinungen, welche auf die Wirkung eines Wuchsstoffes hinweisen, lassen sich nicht durch das bekannte Wuchsstoffschema erklären (einseitige Ablenkung eines bestehenden Wuchsstoffstroms). Ferner ist dies, so weit bekannt, der erste Fall einer Korrelation zwischen einem (interkalaren) Vegetationspunkt und Wurzelentwicklung, resp. Knospenhemmung, welcher bei Monokotylen beschrieben ist.

Dieselben Erscheinungen, welche die Schwerkraft bei horizontalen Stecklingen verursacht, kann man bei Vertikalstecklingen künstlich hervorrufen durch Zufuhr von Hetero-auxinpasta in der Konzentration von 1—0,01 % auf der oberen Schnittfläche. Behandelt man nur die eine Hälfte der Schnittfläche, so treten die Erscheinungen nur einseitig auf (Fig. 6 und 7).

GROWTH PHENOMENA IN GRAMINEAE (SUMMARY)

In the tropics several Gramineae occur, which put in horizontal position, show curvatures owing to unilateral growth of certain stem parts and not owing to unilateral growth of leafnodes, as is the case in the greater part of the European Gramineae. Of the first mentioned group especially *Andropogon Sorghum* BROT, *Saccharum officinarum* L. and some other species come in for growth-investigations owing to their large size.

The growth-distribution in *Andropogon Sorghum* was examined in the way described by KUIJPER (1915), by pricking holes in the living plant at certain distances. After a certain time these distances are measured and from these measurements the growth is calculated. From Fig. 1 it appears that the growth-distribution is practically uniform in the youngest leaves, while the maximum moves gradually towards the basis, when the leaves become older. The older leaves

(+1, +2, etc. in Fig. 1) are already fullgrown. In the internodia, which in the young state grow along their entire length (internodium —1, 0, +1) the growth is later exclusively limited to the basal part and ends in a pale yellow zone shortly above the node (Fig. 1, internodium +4; Fig. 2A, L.W.Z.). For the experiments cuttings consisting of a node and half of both adjacent internodia were used (Fig. 2A). If a fullgrown cutting is attached horizontally (Fig. 2B), the latent growth zone (L.W.Z.) begins to grow on the lower side, which can cause curvatures to 60°; the upper side of the latent growth zone is pressed together and folded. After the curvature has been completed for the greater part, several roots (Fig. 3, 4, 5) develop from the root-primordia (Fig. 2, W) under the latent growth zone (The two upper cuttings in the horizontal series of Fig. 3 and 5 were not full-grown and consequently show no unilateral growth and no root-development). If full-grown cuttings of *Andropogon Sorghum* are attached vertically, no stem-growth and no root-development take place; on the other hand the buds do shoot (Fig. 4 and 5; the three left hand cuttings of the vertical series of Fig. 5 were not full-grown). So the horizontal position of the cuttings causes three phenomena: unilateral growth of the stem, root-development and bud-inhibition, which phenomena in accordance with the investigations of SCHMITZ (1933) as regards leaf-nodes of Gramineae are probably based on the action of growth-hormones, which arise or are activated under the influence of gravitation. This view is supported by experiments in which the same phenomena could be called up in vertical cuttings by apical application of hetero-auxin (β -indole acetic acid) on the upper cut surface (Fig. 6, 7). If only half the cut surface was treated with hetero-auxin, both the stem-growth and the root-development remained limited to the half that was treated (Fig. 7, the last pair of cuttings). The roots which developed in consequence of treatment with heteroauxin, often showed periodical thickenings and thinnings, the number of which agreed with the number of times that the hetero-auxin had been renewed.

Buitenzorg, Augustus 1938.
Wageningen, Mei 1939.

LITERATUR.

- ELFVING, F. 1884. Über das Verhalten der Grasknoten am Klinostat. Öfvers. Finka Vet. Soc. Förh., 26, p. 107.
- KUIJPER, J. 1915. De groei van bladschijf, bladschede en stengel van het suikerriet. Archief voor de Java Suikerindustrie 1915, deel 5, p. 211.
- MAI, G. 1934. Korrelationsuntersuchungen an entspreiteten Blattstielen mittels lebender Orchideenpollinien als Wuchsstoffquelle. Jahrb. Wiss. Bot., 79, p. 681.
- SACHS, J. 1872. Längenwachstum der Ober- und Unterseite horizontal-gelegter sich aufwärts krümmender Sprosse. Arb. Bot. Inst. Würzburg, 1, p. 193.
- SCHMITZ, H. 1933. Über Wuchsstoff und Geotropismus bei Gräsern. Planta 19, p. 614.
- VRIES, H. DE. 1880. Über die Aufrichtung des gelagerten Getreides. Landw. Jahrb. 9, p. 473.
-