

LEHRBUCH DER PFLANZENPHYSIOLOGIE
ZWEITER UND DRITTER BAND

ENTWICKLUNGS-
UND BEWEGUNGSPHYSIOLOGIE
DER PFLANZE

VON

DR. ERWIN BÜNNING
O. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT TÜBINGEN

MIT 404 ABBILDUNGEN



SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG GMBH 1948

ERWIN BÜNNING
HAMBURG, 23. 1. 1906

ISBN 978-3-662-35399-8 ISBN 978-3-662-35398-1 (eBook)
DOI 10.1007/978-3-662-35398-1

**ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN**

COPYRIGHT 1948 BY SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG
URSPRÜNGLICH ERSCHIENEN BEI SPRINGER-VERLAG, BERLIN, GÖTTINGEN AND HEIDELBERG 1948
SOFTCOVER REPRINT OF THE HARDCOVER 1ST EDITION 1948

**VERÖFFENTLICHT UNTER ZULASSUNG NR. US-W-1093 DER NACHRICHTENKONTROLLE
DER MILITÄRREGIERUNG**

Dem Andenken
an
Fritz von Wettstein

Vorwort.

Im Jahre 1939 begann mit dem Erscheinen meiner „Physiologie des Wachstums und der Bewegungen“ die Herausgabe eines Lehrbuches der Pflanzenphysiologie, in dem weiterhin KURT MOTHEs die Stoffwechselphysiologie und FRITZ v. WETTSTEIN die Entwicklungsphysiologie darstellen sollten.

Das Schicksal hat es anders gewollt. Ich selber konnte meinen Beitrag noch kurz vor dem Krieg, und vor der durch den Krieg bedingten 5jährigen Unterbrechung meiner wissenschaftlichen Arbeit, von Sumatra aus veröffentlichen. Inzwischen ist dieses tropische Paradies, dem ich auch so viele Anregungen für den Inhalt dieses Buches verdanke, für uns in unerreichbare Ferne gerückt. Die Universität Königsberg, an der ich das Manuskript geschrieben hatte, besteht nicht mehr. Von den früheren Angehörigen des Königsberger Botanischen Instituts sind viele tot. Prof. MOTHEs kann seinen Beitrag nicht schreiben, weil er fern in russischer Gefangenschaft weilt. Prof. v. WETTSTEIN ist tot. Als die Nachricht von seinem Tode in den Tagen des Zusammenbruchs eintraf, war es (so schreibt RENNERT) „seinen Freunden, wie wenn das Herz der deutschen Botanik still stünde“.

Unsere Wissenschaft hat schwere Verluste erlitten, und nur durch diese Verluste fühle ich mich ermächtigt, selber die Abfassung der Entwicklungsphysiologie zu wagen. Zugleich wurde die Wachstumsphysiologie neu bearbeitet und als Teil der Entwicklungsphysiologie behandelt. In der Bewegungsphysiologie haben neue Forschungsergebnisse nur an einigen Stellen größere Änderungen notwendig gemacht.

Die „Einführung“ zum Gesamtwerk verfaßte seinerzeit v. WETTSTEIN, er schrieb darin, „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.“

Diesen Wunsch heute zu äußern, mag übertrieben optimistisch klingen; ich wiederhole ihn trotzdem.

Im Vorwort zu meinem eigenen Beitrag schrieb ich 1939: „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.“

Ergänzend sei hierzu noch betont, daß ich bei der Abfassung des Textes die Kenntnis des in einführenden Lehrbüchern der allgemeinen Botanik gebotenen Stoffes vorausgesetzt habe.

Die Literaturverzeichnisse habe ich kürzer gefaßt als in der ersten Auflage der „Physiologie des Wachstums und der Bewegungen“. Außer Sammelberichten habe ich nur die neuesten Veröffentlichungen, die in zusammenfassenden Darstellungen nicht berücksichtigt sind, ausführlicher zitiert. Im übrigen verweise ich zur Auffindung der Literatur auf folgende Referierorgane: Berichte über die wissenschaftliche Biologie, Botanisches Zentralblatt, Biological Abstracts. Die Fortschritte der Botanik und die Botanical Reviews ermöglichen eine schnelle Orientierung über die neuere Literatur.

Ich hoffe, auch von der ausländischen Literatur bis 1947 wenigstens das Wichtigste berücksichtigt zu haben. Mehrere Kollegen im In- und Ausland, Herr Dr. FERDINAND SPRINGER (Verlagshaus Heidelberg) und die amerikanische FIAT waren mir hierbei behilflich.

Bei der Anfertigung der Abbildungen haben namentlich Frl. Dr. SAGROMSKY, Herr Dr. RIETH und Frl. KAUTT geholfen. Einige Abbildungen wurden auch nach Zeichnungen angefertigt, die ältere Studenten in Prüfungsarbeiten lieferten. Ferner hat Herr Prof. MELCHERS, dem ich außerdem für die Durchsicht einiger Teile des Manuskripts zu danken habe, mehrere Bilder zur Verfügung gestellt.

Allen Helfern sei hiermit mein Dank ausgesprochen.

Tübingen, im August 1948.

ERWIN BÜNNING.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	XI
Erster Teil.	
Grundfragen.	
I. Allgemeine Grundlagen	1
1. Morphologie und Physiologie	1
2. Physiologische Aktivität	2
3. Energetische Grundfragen	3
II. Überblick von den Faktoren und ihren Wirkungen	7
1. Die Kausalität physiologischer Abläufe	7
2. Innere und äußere Faktoren	7
3. Variabilität	8
4. Die Bedeutung von Kern und Plasma bei der Entwicklung	13
5. Genwirkung	16
6. Plasmonwirkung	26
7. Plastidomwirkung	28
8. Viruswirkung	29
9. Zusammenwirken von Genom und Plasmon	31
10. Prädetermination	32
Zweiter Teil.	
Aktivitätswechsel.	
I. Die zellphysiologischen Grundlagen wechselnder Aktionsbereitschaft	33
1. Kennzeichen der Ruhe	33
2. Rolle des Wassers	35
3. Der Fermentzustand	38
4. Physiologisches Gleichgewicht bei der Ruhe und Aktivität.	40
II. Die Ursachen des Wechsels der Aktivität.	41
1. Allgemeines	41
2. Wasserversorgung, Nachreifung	42
3. Keimungshemmende Substanzen.	46
4. Licht- und Dunkelkeimung	47
5. Temperaturwirkungen	51
6. Wirkung chemischer Faktoren	56
7. Hormonale Wirkungen	58
8. Wirkung der sexuellen Verschmelzung	59
9. Endogene Jahresrhythmik	60
10. Endogene Tagesrhythmik	65
11. Andere endonome Rhythmen	68
Dritter Teil.	
Wachstum, Zell- und Kernteilung.	
I. Energetik des Wachstums	69
1. Kennzeichnung des Wachstums	69
2. Exothermer Verlauf	70
3. Wachstum und Atmung	73
II. Der Wachstumsverlauf.	78
1. Wachstumsmessung	78
2. Wachstumsverlauf	80
3. Wachstumszonen	82

	Seite
III. Mechanismus des Wachstums	88
1. Mechanismus des Streckungs- und Membranwachstums	88
2. Mechanismus des Plasmawachstums	99
IV. Katalysatoren des Wachstums	102
1. Katalysatoren des Streckungswachstums	102
2. Katalysatoren des Plasmawachstums	112
V. Kernwachstum, Kern- und Zellteilung	123
1. Kernteilung und Zellteilung	123
2. Kernwachstum	124
3. Mechanismus der Kernteilung	125
4. Hemmende und fördernde Faktoren der Kernteilung	126

Vierter Teil.

Die inneren Faktoren der Differenzierung.

I. Elementare Wechselwirkungen zwischen Zellen und Zellbestandteilen	130
1. Wechselwirkung zwischen Kern und Plasma	130
2. Anziehung, Verwachsung und Verschmelzung von Zellen und Zellbestandteilen	131
3. Förderung und Hemmung zwischen Zellen	137
II. Erbgleichheit und -ungleichheit der somatischen Zellen	140
1. Totipotenz	140
2. Somatische Mutationen	144
3. Somatische Polyploidie	147
4. Erbungleiche Teilung	149
III. Inäquale Teilungen	149
1. Inäquale Plastidenverteilung	149
2. Inäquale Verteilung von Genen	150
3. Inäquale Verteilung bei normalen Differenzierungsschritten	151
4. Entstehung von Bakterienrassen durch inäquale Teilung	158
IV. Polarität	158
1. Überblick	158
2. Induktion der Polarität	159
3. Fixierung der Polarität	163
4. Die weiteren Folgen der Polarisierung	167
5. Die Rechts- und Linkstendenzen	169
V. Spontane Differenzierung und Musterbildung	169
1. Die Rolle der alternativen Variabilität	169
2. Unregelmäßige und regelmäßige Muster	173
VI. Die Bedeutung autonomer Veränderungen für die Determination	179
1. Einfluß innerer und äußerer Faktoren auf den Entwicklungsgang	179
2. Das Altern	181
3. Das Durchlaufen von Phasen besonderer Bereitschaft	184
VII. Determination durch benachbarte Zellen und Gewebe	186
1. Allgemeines	186
2. Homoiogenetische Induktion	186
3. Sonstige Modifikationen durch angrenzende Gewebe	193
VIII. Determinierende Hormone	195
1. Allgemeines	195
2. Blühormone	196
3. Wurzelbildende Stoffe	200
4. Formbeeinflussende Wirkstoffe	201
5. Geschlechtshormone, Termone, Gamone	203
6. Stoffe, die die gesamte Entwicklungsweise beeinflussen (Generationswechsel und verwandte Erscheinungen)	206
7. Gallbildung	206
IX. Determination durch andere Substanzen	208
1. Kohlehydrate und Stickstoff	208
2. Sonstige chemische Faktoren	209

	Seite
X. Förderung und Hemmung durch hormonreiche Orte, Korrelationen	210
1. Allgemeines	210
2. Einflüsse vom Blatt	210
3. Einflüsse von den Antheren und Pollenkörnern	212
4. Einflüsse von den Embryonen und Endospermen	213
5. Einflüsse von den Vegetationspunkten	215
6. Sonstige Einflüsse	217
XI. Die Stabilität der Determination	218
1. Die Bedeutung labiler und stabiler Determination	218
2. Dauerdetermination ganzer Pflanzen (Dauermodifikation)	218
3. Dauerdetermination im Verlauf der normalen Entwicklung	221
4. Labile Determination	227
5. Rückgang in den embryonalen Zustand	229
XII. Die Bildung spezifischer Formen aus den Zellen, Geweben und Organen	230
1. Von außen aufgezwungene Anordnung	230
2. Gestaltung durch die Zellteilungsfolge und Wachstumsverteilung	231
3. Aktive Anordnung zu bestimmten Formen	232
4. Die Resultante verschiedener Formbildungsbestrebungen	236
5. Die Gestaltungsvorgänge am Vegetationspunkt	237

Fünfter Teil.

Die Bewegungsmechanismen.

I. Beziehungen zwischen Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie	238
II. Turgorbewegungen	239
1. Überblick	239
2. Entstehung und Bedingungen der Turgeszenz	239
3. Innere Ursachen der Turgoränderung	243
4. Schleuderbewegungen	250
5. Spritzbewegungen	252
6. Weitere Turgorbewegungen	255
III. Bewegungen durch negative Wandspannungen	255
1. Vorkommen und Entstehung der negativen Spannung	255
2. Mechanismen mit passiver Wasserabgabe	257
3. Mechanismen mit aktiver Wasserabgabe	258
IV. Mechanismus der Bewegungen durch Plasmakontraktionen	259
1. Mechanismus der Plasmakontraktion	259
2. Mechanismus der Geißelbewegung	261
V. Bewegungen durch Ausnutzung von Oberflächenenergie	267
1. Modellversuche	267
2. Amöboide Bewegungen	268
3. Kern- und Pastidenbewegungen	269
VI. Mechanik der Plasmaströmung	271
VII. Quellungsbewegungen	274

Sechster Teil.

Die Wirkung äußerer Reize auf Bewegung und Entwicklung.

I. Grundprobleme der Reizwirkungen	276
1. Reiz und Reizaufnahme	276
2. Überblick	277
3. Die plasmatischen Aktionen, speziell der Erregungsvorgang im engeren Sinne	278
4. Die Bewegungsreaktionen	289
II. Wirkung mechanischer Reize	292
1. Schädigende mechanische Einwirkungen	292
2. Wirkung von Berührungs- und Stoßreizen	297
3. Sonderfälle starker Seismoreaktionen	298
4. Sonderfälle starker Thigmoreaktionen	309
5. Formative Wirkungen mechanischer Beeinflussung	315

	Seite
III. Die Wirkung schädigender (energiereicher) Strahlenarten	318
1. Allgemeiner Überblick über die Strahlenarten	318
2. Wirkung von Korpuskular- sowie von Röntgen- und γ -Strahlen	320
3. Wirkungen kurzwelligen Ultravioletts	323
IV. Wirkung des sichtbaren Lichts und der angrenzenden Spektralbereiche	327
1. Physikalische und methodische Fragen	327
2. Überblick	329
3. Allgemeines über die Aufnahme der Lichtreize	330
4. Wirkung des Lichtes auf die Membrandehnbarkeit	336
5. Die Lichtwachstumsreaktionen	336
6. Lichtbedingte Wachstumsbewegungen	338
7. Auslösung der Alles-oder-Nichts-Erregung durch Licht.	350
8. Sonderfragen der Phototaxis	355
9. Lichtturgorreaktionen der Spaltöffnungen	359
10. Dauerwirkungen des Lichtes auf Zellstreckung und -teilung	364
11. Kompliziertere Entwicklungsbeeinflussungen	372
12. Lichtwirkung und Tagesrhythmik	374
13. Sonstige Lichtwirkungen, speziell Wirkungen auf das Plasma	388
V. Temperaturwirkungen	392
1. Direkte Wirkungen auf die Wachstums- und Entwicklungsgeschwindigkeit	392
2. Formative Wirkungen der Temperatur	399
3. Beeinflussung der Blütenfärbung	399
4. Vernalisation und verwandte Erscheinungen	400
5. Weitere Temperaturwirkungen	404
VI. Die Wirkung des jahresperiodischen Wechsels äußerer Faktoren	405
1. Überblick	405
2. Einflüsse des Wechsels der Temperatur und der Wasserversorgung	406
VII. Wirkung der Elektrizität	411
VIII. Schwerkraftwirkungen	413
1. Die Reizaufnahme und der Orthogeotropismus.	413
2. Der tonische Einfluß der Längskraft	419
3. Plagiogeotropismus und Diageotropismus	422
4. Weitere Wirkungen der Schwerkraft	427
IX. Wirkung chemischer Reize	429
1. Allgemeines	429
2. Wirkungen des Wassers	430
3. Ionenwirkungen.	433
4. Chemotropismus	437
5. Wirkung von Aminosäuren	437
6. Sonderfragen der Chemotaxis	440
X. Bewegungen, bei denen die endonome Komponente stärker in den Vordergrund tritt	442
1. Allgemeines	442
2. Die Zyklonastie und das Winden.	443
3. Epi- und Hyponastie	446
XI. Einige allgemeine Probleme der pflanzlichen Reiz- und Bewegungsphysiologie	447
Nachträge	451
Sachverzeichnis	454

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 Entwicklungs- und Bewegungsvorgänge an der Lösung der Grundprobleme jeder physiologischen Forschung zukommt.

Die neuere Physiologie hat immer mehr gezeigt, wie treffend jene Worte PFEFFERS sind. Wir können von den verschiedensten Erscheinungen ausgehen und stoßen doch überall wieder auf die gleichen Grundvorgänge in den Zellen. Zur Ermittlung dieser elementaren Lebensprozesse studieren wir trotzdem nicht nur eine Zelle, sondern die verschiedenartigsten Zellen, Gewebe und Organe zahlreicher Pflanzen- und Tierarten, so im Sinne der Worte PFEFFERS immer neue Wege zur Erschließung der Geheimnisse des Protoplasmas findend.

Aus der Orientierung an jenem Ziel unserer Arbeit 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 Wachstums- und Bewegungsphysiologie, 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 Bewegungs- und 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.