

31. G. Haberlandt: Ueber die Perception des geotropischen Reizes.

Mit einem Holzschnitt.

Eingegangen am 23. Juni 1900.

I.

Seitdem durch die experimentellen Untersuchungen und theoretischen Auseinandersetzungen von CHUN, DELAGE, ENGELMANN, KREIDL u. A. zweifellos sichergestellt ist, dass die sogenannten „Otocysten“ zahlreicher niederer Tiere in erster Linie keine Gehörorgane sind, sondern Apparate zur Erhaltung des Körpergleichgewichtes durch Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung vorstellen, musste sich dem Pflanzenphysiologen die Frage aufdrängen, ob nicht auch bei den geotropischen Reizbewegungen der Gewächse die Perception des Schwerkraftreizes durch analog den Otocysten gebaute Sinnesorgane erfolge.

Es ist das Verdienst FR. NOLL's, schon vor einer Reihe von Jahren auf diese Möglichkeit mit Nachdruck hingewiesen zu haben¹⁾. Er kommt darauf auch in seiner kürzlich veröffentlichten Arbeit „Ueber Geotropismus“²⁾ zurück und theilt darin zugleich mit, wie er sich das Perceptionsorgan für den geotropischen Richtungsreiz ungefähr gebaut denkt. Er stellt es sich „in Form einer Centrosphäre mit einem Centrosom, von anderem specifischem Gewicht, als dem Saftraum“, vor, ohne dabei aber diesen hypothetischen Apparat mit den bei Zelltheilungen beobachteten Centrosphären identificiren zu wollen. Er legt ihn vielmehr in die ruhende Hautschicht des Protoplasten hinein und hält es nicht für nöthig, dass er sichtbare Dimensionen erreiche³⁾.

Schon seit einigen Jahren beschäftige ich mich gleichfalls mit dieser Frage, bin aber dabei von einer anderen Vorstellung betreffs der Zusammensetzung des fraglichen, otocystenähnlichen Perceptionsorganes ausgegangen. Wenn, wie gleichfalls zuerst von NOLL betont worden ist, die ruhende Hautschicht des Protoplasten als das reizpercipirende Organ desselben aufgefasst werden muss, so liegt die Annahme sehr

1) FR. NOLL, Ueber heterogene Induction, Leipzig 1892, S. 42 ff.; ferner: Das Sinnesleben der Pflanzen, Sonderabdruck aus „Berichte über die Senckenbergische naturforschende Gesellsch. in Frankfurt am Main“. 1896, S. 24.

2) Jahrb. für wissensch. Bot. B. XXXIV, Heft 3, 1900, S. 502.

3) l. c. S. 503.

nahe, dass im Zelllumen befindliche feste Körper von grösserem specifischem Gewicht als der Zellsaft und das Körnerplasma die Rolle der „Otolithen“ in den Otocysten spielen. Als solche Körper können Krystalle, Krystalldrüsen, vor allem aber Stärkekörner in Betracht kommen, von denen schon seit den Untersuchungen DEHNÉCKE's¹⁾ u. a bekannt ist, dass sie in verschiedenen Pflanzenorganen, besonders in Stengeln, dem Einfluss der Schwerkraft unterliegen und sich in gestreckten, vertical aufrechten Zellen häufig auf der unteren Querwand ansammeln.

In einer jüngst erschienenen vorläufigen Mittheilung spricht B. NĚMEC²⁾ bezüglich des geotropischen Perceptionsapparates der Wurzeln den gleichen Gedanken aus. Er erblickt in gewissen stärkeführenden Zellen der Wurzelhaube das sensible Organ und vergleicht es „mit den mit Statolithen versehenen statischen Organen mancher Metazoen“.

Die Mittheilung von NĚMEC veranlasst mich, meine allerdings noch lückenhaften Untersuchungen über diesen Gegenstand, die ich im Frühjahr und Sommer vorigen Jahres, zum Theil erst heuer ausgeführt habe, schon jetzt in Kürze zu veröffentlichen.

II.

Ich habe bei meinen Untersuchungen hauptsächlich negativ geotropische Organe, wachsende Stengel, besonders aber Gelenkknoten berücksichtigt und bin dabei zu dem Ergebniss gelangt, dass in erster Linie sehr wahrscheinlich die sogenannte Stärkescheide mit ihren grossen und leicht beweglichen Stärkekörnern als das otocystenähnliche Perceptionsorgan für den Schwerkraftreiz zu betrachten ist.

Die frühere von SACHS aufgestellte Ansicht, dass die Stärkescheide als Leitungsbahn fungire, ist von H. HEINE³⁾ durch an *Phaseolus multiflorus* und *Zea Mays* angestellte Beobachtungen widerlegt worden. Mit Recht weist derselbe auf die merkwürdige Unabhängigkeit des Stärkegehaltes dieser Gewebsschicht von den verschiedenen Stoffleitungsvorgängen hin. HEINE erblickt nun die Aufgabe der Stärkescheide darin, dass sie als Speichergewebe für die angrenzenden, in Entwicklung begriffenen Bastbündel und Bastringe fungirt: er hat nämlich gefunden, dass sie in dem Masse stärkeärmer

1) Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörner. Inaug.-Dissertation, Bonn 1880.

2) Die reizleitenden Structuren bei den Pflanzen. Biologisches Centralblatt, XX. B., Nr. 11, 1. Juni 1900.

3) Ueber die physiologische Function der Stärkescheide. Berichte der deutschen bot. Gesellsch. Bd. III, 1885, S. 189 ff.

und schliesslich entleert wird, als die angrenzenden Bastgewebe ihre Zellwände verdicken.

Meine Beobachtungen lehrten mich bald, dass diese Auffassung nicht haltbar ist. Die Stärkescheide grenzt durchaus nicht immer an mechanische Gewebe. Bei zahlreichen Dicotylen ist bekanntlich in der Rinde nur ein Kranz isolirter Bastbündel vorhanden, und doch bildet die Stärkescheide eine continuirliche Lage. Ihr Stärkegehalt ist über den in Anlage begriffenen Bastbündeln nicht grösser, als dort, wo sie die primären Markstrahlen durchsetzt, beziehungsweise über dem Cambiumring und Leptom gelegen ist. Auch nimmt mit zunehmender Verdickung der Bastzellwände der Stärkegehalt über den Bastbündeln nicht rascher ab, als zwischen denselben. Instructive Beispiele dafür findet man bei den Leguminosen, wie bei *Phaseolus vulgaris* (Keimpflanze), bei *Astragalus*-Arten. Ferner giebt es auch Dicotylen, bei denen ausserhalb des Verdickungsringes überhaupt kein Bast gebildet wird; trotzdem ist eine typische Stärkescheide vorhanden. Bei *Hypericum perforatum* grenzt an die Stärkescheide nach aussen ein etwa dreischichtiger Collenchymring, der auch in älteren Stengeltheilen keine Veränderung zeigt, nach innen der zartwandige, ein- bis zweischichtige Pericykel, worauf das breite Leptom des Gefässbündelkreises folgt.

Wäre die Stärkescheide ein Speichergewebe für sich entwickelnde Bastmassen, so müsste man ferner erwarten, dass die quantitative Ausbildung und der Stärkegehalt dieses Speichergewebes annähernd gleichen Schritt hielte mit der quantitativen Ausbildung des Bastes. Davon ist aber keine Rede. Ob der seine Zellwände verdickende Ring schmal und schwach ist, wie z. B. bei *Tradescantia virginica*, oder ob er eine beträchtliche Breite und Dickwandigkeit aufweist, wie im Blüthenschaft von *Muscari comosum*, — stets bleibt die Stärkescheide einschichtig; auch sind ihre Zellen nie mit Stärke vollgepfropft, sondern in der Regel nur mit verhältnissmässig wenigen, dafür aber grossen Stärkekörnern ausgestattet. Es ist ganz unmöglich, dass diese relativ so geringen Stärkemengen einer einzigen Zelllage auch nur einen nennenswerthen Bruchtheil jener Baustoffmenge ausmachen, die zur Zellwandverdickung eines mächtigen Bastringes oder einer starken Bastsichel erforderlich ist. Dazu kommt noch, dass häufig trotz schon weit vorgeschrittener Membranverdickung des Bastes noch keine nennenswerthe Abnahme des Stärkegehaltes der angrenzenden Stärkescheide zu beobachten ist (*Muscari comosum*, *Astragalus asper*)¹⁾.

Die Stärkescheide zeigt ihre typische Ausbildung, d. h. ihren

1) Das Gleiche beobachtete STRASBURGER (Leitungsbahnen S. 263) bei *Aristolochia Siphon*.

normalen Stärkegehalt nur in den im Längenwachsthum begriffenen, geotropisch reizbaren Stengeltheilen. In vollkommen ausgewachsenen, geotropisch nicht mehr krümmungsfähigen Stengeltheilen ist die Stärkescheide in der Regel entleert; ihr Stärkegehalt wird ja wohl der Ausbildung des Bastes und anderer benachbarter Gewebe zu Gute gekommen sein; allein ich kann hierin nur eine secundäre Nebenfunction der Stärkescheide erblicken. Ihre Hauptfunction muss eine andere sein.

Wenn die Stärkescheide und überhaupt Stärke führende Zellen als Perceptionsorgane für den Schwerkraftreiz fungiren, so fragt es sich, wie sich die Sache bei stärkearmen oder „stärkefreien“ Gewächsen, vor allem den Liliaceen, verhält. So weit ich beobachtet habe, ist auch hier in den Stengeln eine wohl entwickelte Stärkescheide vorhanden. So z. B. bei *Allium odorum*, wo nicht einmal die Spaltöffnungen Stärkekörner enthalten, bei *Muscari comosum*, *Ornithogalum pyrenaicum* u. a.

In den geotropischer Krümmungen fähigen Gelenkknoten der untersuchten Rubiaceen, Caryophyllaceen, Polygonaceen, Geraniaceen und Commelinaceen habe ich stets typische Stärkescheiden gefunden. Rinde und Mark sind in der Regel stärkearm oder stärkefrei. Eine Ausnahme bilden die Commelinaceen und Geraniaceen. Bei *Tradescantia virginica* ist in den (nicht knotig angeschwollenen) Basaltheilen der Internodien die Rinde ziemlich reich an kleinen, blassen Chloroplasten eingelagerten Stärkekörnern. Noch reichlicher kommt aber Stärke im peripheren Theile des „Markes“ vor, wo die einzelnen Stärkekörner grösser sind als in der Rinde, ja selbst die Grösse der Stärkescheide erreichen können. Untersucht man einen vorher einige Stunden lang horizontal gelegenen „Knoten“ auf Querschnitten, so macht sich in der Lagerung der Stärkekörner der Rinde und des Markes einerseits, der Stärkescheide andererseits, ein sehr auffallender Unterschied bemerklich. Während sich in der Stärkescheide die Körner sämmtlich über den erdwärts gekehrten Zellwänden angesammelt haben, sind sie in der Rinde und im Marke von der Schwerkraft unbeeinflusst geblieben¹⁾. Sie liegen hier regellos allen Wandtheilen an und sind meist in grösserer Anzahl um den Zellkern angehäuft, der an beliebigen Wandpartien liegt und in seiner Lagerung von der Schwerkraft ganz unbeeinflusst geblieben ist. Wenn also wirklich stärkeführende Zellen als otocystenähnliche Perceptionsorgane für den Schwerkraftreiz fungiren, so ist — abgesehen von der Sensibilität der Plasmahaut —

1) Nachträgliche Anmerkung. Das oben Gesagte gilt für Knoten, die Ende Mai und Anfang Juni untersucht wurden. In heuer Anfang Juli untersuchten Knoten, die im Mark zahlreiche grössere Stärkekörner aufweisen, folgten häufig auch diese, obgleich nicht so exact, dem Einfluss der Schwerkraft.

der Stärkegehalt als solcher noch nicht ausreichend, um diese Function zu ermöglichen. Es müssen auch Einrichtungen getroffen sein, welche die leichte Beweglichkeit der Stärkekörner sichern.

Bei den untersuchten Geraniaceen enthält das Mark häufig reichliche Stärkemengen. Die einzelnen Körner sind bisweilen ansehnlich grösser als jene der Stärkescheide und unterliegen wie diese dem Einflusse der Schwerkraft. Es kommt hier also eventuell auch das Mark als Perceptionsorgan in Betracht.

In den Blattknoten der Gräser fehlt eine continuirliche Stärkescheide in dem Sinne, wie man sie in den geotropisch krümmungsfähigen Theilen der Stengel trifft. Die Grasknoten sind bekanntlich basale Anschwellungen der Blattscheiden und werden von mächtigen, neben einander gelagerten Collenchymbündeln durchzogen, an die sich auf der Innenseite Gefässbündel anlegen. Die an ihre Hadromtheile angrenzenden Parenchymzellen enthalten relativ grosse, leicht bewegliche Stärkekörner. Die „Stärkesicheln“, die sich seitlich auch an das Collenchym anlegen, sind gewöhnlich ein- bis zweischichtig, in der Mitte meist mehrschichtig. Ausserdem fand ich auch bei einigen Gräsern, besonders schön bei *Melica nutans*, unter der inneren (morphologisch oberen) Epidermis des Blattknotens eine wohl ausgeprägte, ein- bis dreischichtige „Stärkescheide“, die mit den Stärkesicheln der grösseren Gefässbündel in Verbindung steht.

Beim Uebergang der Gelenkknoten in die geotropisch nicht mehr krümmungsfähigen Partien der Stengel resp. der Blattscheiden werden die Stärkescheiden und -sicheln rasch stärkeärmer und häufig vollständig entleert.

Ich wende mich nun dem histologischen Bau der Stärkescheide zu. Schon HEINE hat hervorgehoben, dass ihre Zellen verhältnissmässig wenig gestreckt sind und Querwände häufiger auftreten. Für ihre von mir angenommene Function kann dies nur vortheilhaft sein, weil dadurch eine grössere Anzahl von Stärkekörnern ermöglicht wird, die in der aufrechten Gleichgewichtslage des ganzen Organs den Querwänden aufgelagert sind. Die Stärkekörner sind in sehr blassen Chloroplasten oder in Stärkebildnern eingeschlossen, deren Stroma einen ganz dünnen Ueberzug der Körner bildet. Häufig sind dieselben einfach, kugelförmig, noch häufiger aber zusammengesetzt, aus zwei und mehr Theilkörnern bestehend. Dass sie in der Regel ansehnlich grösser sind als die Stärkekörner des Markes und der Rinde, ist bereits erwähnt worden. Sehr bemerkenswerth ist ihre Unabhängigkeit vom Zellkerne, um den sie sich, so weit ich beobachtet habe, niemals in der Weise anhäufen, wie dies in Mark und Rinde so häufig zu sehen ist. Der Zellkern ist meist regellos gelagert. Bei *Phaseolus* fand ihn HEINE „bei nor-

maler Stellung der Pflanzen fast ausnahmslos an der physikalischen Oberseite der Zellen“; er hält ihn daher für negativ geotaktisch.

Die Anzahl der Stärkekörner ist nie eine so grosse, dass von ihnen ein ansehnlicher Theil der Zelllumina ausgefüllt würde. Bei vertical aufrechter Stellung des Organs bedecken sie in einfacher, häufig auch zwei- und mehrfacher Lage die erdwärts gekehrte Querwand; die Längswände, an denen wir uns die sensible Plasmahaut zu denken haben, werden nur in einer schmalen Zone von den Stärkekörnern berührt; vielleicht ist in dieser Zone die Plasmahaut weniger oder gar nicht empfindlich.

Auf die auffallend leichte Beweglichkeit der Stärkekörner hat gleichfalls schon HEINE hingewiesen. „Bei einer in 20 Minuten erfolgenden Umdrehung auf dem Klinostaten geht die Bewegung der Stärkekörnchen mit Sicherheit von statten.“ Auf radialen Längsschnitten durch die „Knoten“ von *Tradescantia virginica* konnte ich die rasche Umlagerung der Stärkekörner direct beobachten. Nach 15—25 Minuten waren in der Regel alle Stärkekörner von den Querwänden auf die unteren Längswände hinüber gewandert. Die Umlagerungsdauer der Stärkekörner entspricht also ungefähr der geotropischen „Präsentationszeit“, worunter CZAPEK¹⁾ die minimale Reizungsdauer versteht, welche eben noch zur Perception des Reizes führt; dieselbe beträgt nach CZAPEK 15—20 Minuten und darüber. Natürlich wird zur Reizperception nicht die Umlagerung sämtlicher Stärkekörner nothwendig sein.

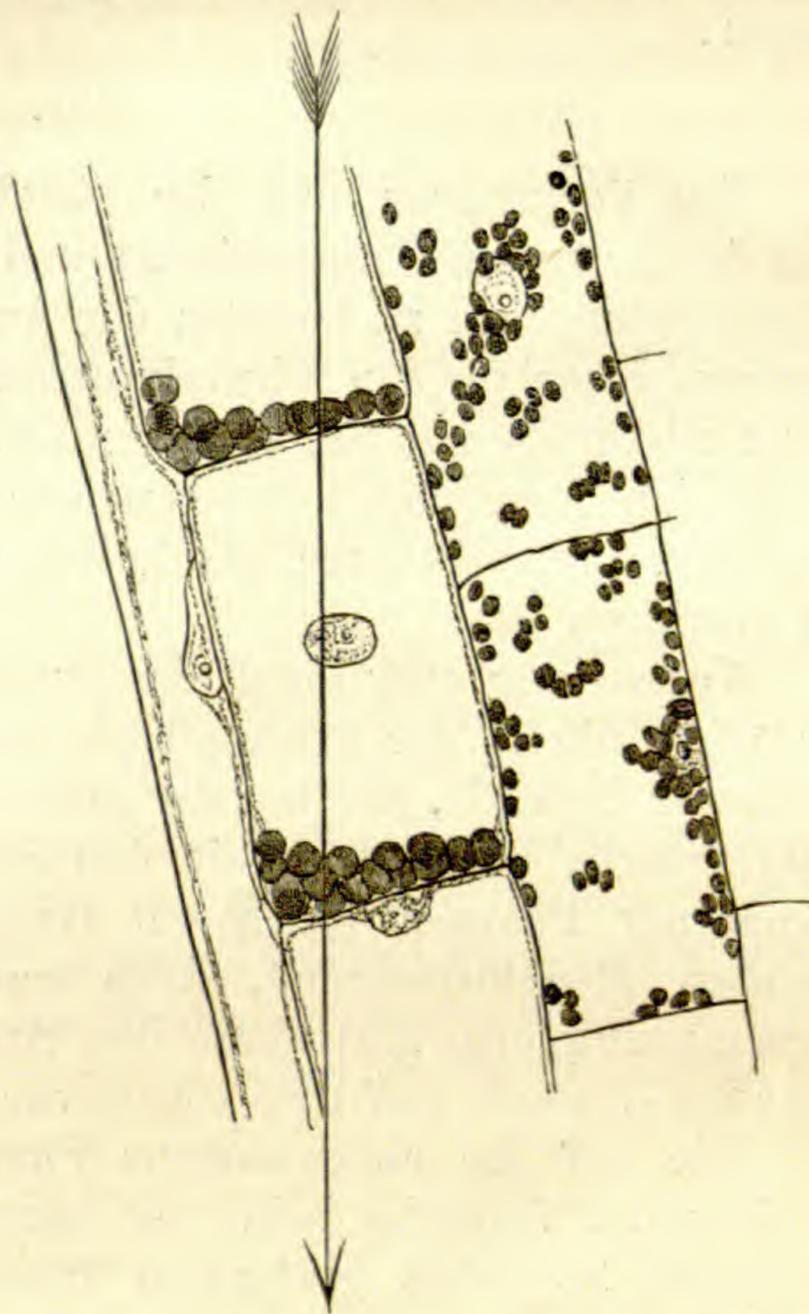
Die Beweglichkeit der Stärkekörner ist bei manchen Pflanzen so gross, dass schon eine Abweichung von der verticalen Stellung des Organs um 10—11° eine deutliche Verschiebung der Stärkekörner zur Folge hat. Bei *Tradescantia virginica* lässt sich dies leicht beobachten (vergl. die Abbildung). Bei der angegebenen Neigung trat hier auch schon eine deutliche geotropische Aufwärtskrümmung ein.

Worauf die so leichte Beweglichkeit der Körner der Stärkescheide beruht, lässt sich nur theilweise angeben. Günstig ist in dieser Hinsicht natürlich die bedeutende Grösse der Körner, weil dadurch der Reibungswiderstand beim Sinken relativ verringert wird. Möglicherweise ist auch das specifische Gewicht der Körner in Folge reichlicherer mineralischer Einlagerungen ein grösseres als das gewöhnlicher Reservestärkekörner. Wichtig ist jedenfalls, dass das Körnerplasma, in das sie eingebettet sind, hinreichend dünnflüssig ist und ein möglichst geringes specifisches Gewicht besitzt. Endlich ist die Unabhängigkeit der Körner vom Zellkern zweifellos ein ihre freie Beweglichkeit begünstigendes Moment.

1) Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. für wiss. Bot., 32. Bd., S. 185.

Der Protoplast ist in Form eines dünnen, mikrosomenarmen Wandbeleges ausgebildet. Bei *Tradescantia virginica* durchziehen auch zarte Plasmafäden, die lebhaftige Strömung zeigen, den Zellsaftraum. Die grossen Stärkekörner werden von ihnen zwar etwas hin- und hergezogen, nicht aber auf grössere Entfernungen hin mitgerissen. Uebrigens stellt sich die Plasmaströmung erst 10—20 Minuten nach Anfertigung des Präparates und zwar offenbar in Folge des Wundreizes ein. Bei Stärkescheiden mit kleinen Stärkekörnern halte ich es nicht für ausgeschlossen, dass solche durch Verletzung hervorgerufene Plasmaströmungen kräftig genug sind, um die Stärkekörner

Theil eines Längsschnittes durch einen Knoten von *Tradescantia virginica*, dessen Längsachse mit der Verticalen einen Winkel von ca. 13° einschloss. Der Pfeil giebt die Schwerkraftichtung an. In der Mitte die Stärkescheide, links eine unausgebildete mechanische Zelle, rechts Rindenparenchym.



in der Zelle herumzuführen und sie dem Einfluss der Schwerkraft zu entziehen. Dann unterbleibt natürlich auch die geotropische Reizung, bis die Strömung des Plasmas wieder aufgehört hat. Vielleicht erklärt sich die zeitweilige Unempfindlichkeit verletzter Pflanzentheile zum Theil auf diese Weise.

Wenn die Stärkescheide und ihr analoge Gewebe und Zellen thatsächlich zur Perception des Schwerkraftreizes dienen, so muss von diesen Perceptionsorganen eine Reizleitung zu den die geotropische Krümmung activ ausführenden Geweben stattfinden. Denn dass die Stärkescheide zugleich das Bewegungsgewebe vorstelle, ist natürlich ausgeschlossen; einer einzigen Zelllage kann

eine so bedeutende Arbeitsleistung nicht zugetraut werden. Als activ wirksames Gewebe kommt das Rindenparenchym und bei gewissen Pflanzen auch das Mark in Betracht¹⁾. Zu diesen Geweben muss also von der Stärkescheide aus die Reizübertragung stattfinden. Thatsächlich kommen an den tangentialen Längswänden der Stärkescheide kleine Tüpfel vor, an denen bei Plasmolyse der Wandbeleg länger festhaftet. Ob die Schliesshäute dieser Tüpfel von Plasmaverbindungen durchsetzt werden, habe ich noch nicht festgestellt. Nach unseren bisherigen Erfahrungen über die Verbreitung der Plasmaverbindungen zweifle ich aber nicht, dass sie sich auch hier werden nachweisen lassen.

III.

Das Vorkommen und der histologische Bau der Stärkescheide und der ihr analogen Zellschichten und Zellgruppen sprechen nach dem Vorausgegangenen zu Gunsten der Annahme, dass dieselben als 'Perceptionsorgane' für den Schwerkraftreiz fungiren. Der Beweis hierfür kann allerdings nur auf experimentellem Wege erbracht werden. Nach den Ergebnissen der wenigen Versuche, die ich in dieser Richtung angestellt habe, glaube ich, dass dieser Beweis thatsächlich zu erbringen ist.

Vorerst war aber durch das Experiment die Annahme zu prüfen, ob nicht die in der Stärkescheide etc. enthaltene Stärke einen Reservestoff vorstellt, der bei der geotropischen Wachstumskrümmung aufgebraucht wird. Die mit den Stengeln und Gelenkknoten verschiedener Pflanzen (auch mit Grasknoten) angestellten Versuche ergaben übereinstimmend, dass nach erfolgter geotropischer Krümmung eine Abnahme des Stärkegehaltes weder auf der Convex-, noch auf der Concavseite zu constatiren ist.

Die auf die angenommene Function der Stärkescheide direct abzielenden Versuche habe ich hauptsächlich mit den zu solchen Zwecken besonders geeigneten Internodiumbasen von *Tradescantia virginica* angestellt, die so wenig angeschwollen sind, dass man eigentlich von Knoten nicht wohl sprechen kann. Nichts desto weniger sollen sie der Kürze des Ausdrucks halber so genannt werden.

In methodischer Hinsicht sei bemerkt, dass die ca. 6 cm langen Stengelstücke, in deren Mitte sich der Knoten befand²⁾, mit ihrem unteren Ende horizontal in durchlöcherter, mit nassem Sand gefüllte Zinkblechcylinder gesteckt wurden, die selbst wieder in grösseren Zinkkästen standen; der Boden dieser war, um die Luft möglichst

1) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie. I. Aufl., 2. Bd., S. 318.

2) Entgegen den Angaben KOHL's (Bot. Ztg. 1900, Heft 1/2) und in Uebereinstimmung mit BARTH fand ich, dass auch isolirte Knoten von *Tradescantia virginica* vollkommen im Stande sind, sich geotropisch zu krümmen.

feucht zu erhalten, mit Wasser bedeckt. Die Versuchsobjecte waren stets verdunkelt. Die Temperatur betrug 21—23° C.

Um jedem Einwande zu begegnen, der aus der Möglichkeit einer Reizperception und Reizfortleitung seitens des unterhalb des Knotens befindlichen Stengelstückes abgeleitet werden könnte, wurden jene Operationen, die am Knoten vorgenommen wurden, stets auch auf das angrenzende Stengelstück ausgedehnt.

Bevor ich die angestellten Versuche beschreibe, ist vorerst der anatomische Bau der Knoten von *Tradescantia virginica* in Kürze zu schildern. Die Knoten mittleren Alters, die allein ausgiebige geotropische Krümmungen zeigen, besitzen einen Durchmesser von 4 bis 5 mm. Unter der Epidermis befinden sich ringsherum breite, 5 bis 6 Zelllagen dicke Collenchymplatten, die durch schmale, meist zwei Zelllagen dicke Parenchymstreifen von einander getrennt werden. Unter dem Collenchym folgen bloss 3—4 Lagen von chlorophyllarmen Rindenparenchymzellen, sodann die Stärkescheide. Die Dicke der gesammten Rinde (Collenchym und Parenchym) beträgt ca. 0,3 mm. An die Stärkescheide grenzt innen ein ein- bis zweischichtiger, noch ganz zartwandiger mechanischer Ring, und an diesen ein Kranz von 18—20 Gefässbündeln. Dann folgt das stärkereiche „Mark“ mit den übrigen zerstreuten Gefässbündeln¹⁾.

Schon R. BARTH²⁾ hat bei den Gelenkknoten der Commelinaceen nach allseitiger Entfernung der Collenchymplatten „stets eine sehr starke geotropische Aufwärtskrümmung beobachten können, die oft diejenige des unverletzten Knotens übertraf“. Wenn man bei *Tradescantia* die Collenchymplatten mit einem Scalpell abzieht, so bleibt an denselben in der Regel der grösste Theil des Parenchyms hängen, so dass die freie Oberfläche des Knotens nunmehr von 1—2 Parenchymzelllagen gebildet wird, worunter sofort die Stärkescheide liegt. Solche Knoten zeigen nun in der That eine fast ebenso energische geotropische Krümmung, wie an intacten Stengelstücken. Wenn man nun an derartig präparirten Knoten mit einem Scalpell auch noch den Rest des Rindenparenchyms und die Stärkescheide ringsum vorsichtig abschabt³⁾, so unterbleibt an solchen Stengelstücken die geotropische Aufwärtskrümmung vollständig.

Diese Versuche lehren also, dass das Mark zwar nach Verlust der Epidermis, des Collenchyms und des grössten Theils des Rindenparenchyms die geotropische Krümmung

1) Ueber den Gefässbündelverlauf bei den Commelinaceen vergl. DE BARY, Vergleichende Anatomie, S. 279ff.

2) Die geotropischen Wachsthumskrümmungen der Knoten. Inaugural-Dissertation Leipzig 1894 S. 37.

3) Nach Beendigung der Versuche wurde natürlich immer die mikroskopische Controluntersuchung ausgeführt.

als actives Gewebe ausführt, dass es dazu aber nicht befähigt ist, wenn ihm auch der Rest des Parenchyms und die Stärkescheide genommen werden. Daraus folgt, dass die Perception des Schwerkraftreizes nicht in dem activen Markgewebe, den Gefässbündeln oder dem noch unentwickelten mechanischen Ringe, sondern nur in der Stärkescheide, eventuell in den ihr anhaftenden Rindenparenchymzellen erfolgen kann.

Einige andere Versuche wurden in der Weise ausgeführt, dass mittelst eines entsprechend weiten Korkbohrers aus den betreffenden Knoten und Stengelstücken das Mark vorsichtig herausgebohrt wurde. Die Trennung der Gewebe erfolgte innerhalb des äusseren Gefässbündelkreises. Weder der periphere Hohlcyylinder, noch der Markcyylinder zeigten horizontal gestellt auch nur die geringste geotropische Aufwärtskrümmung. Bezüglich des peripheren Gewebscyinders ist dies bereits von BARTH festgestellt worden. Bei Berücksichtigung der früheren Versuche geht aus diesen hervor, dass in den peripheren Gewebepartien zwar die Reizperception erfolgt, dass sie aber nicht activ krümmungsfähig sind, während umgekehrt das Mark, welches das active Bewegungsgewebe vorstellt, den Schwerkraftreiz nicht zu percipiren vermag¹⁾.

Eine dritte Reihe von Versuchen wurde mit den Knoten von *Tradescantia virginica* zu dem Zwecke durchgeführt, um festzustellen, ob die Reizperception im Plasmabelege sämtlicher Längswände der Stärkescheidezellen erfolgen kann oder nicht. Wenn von einem Knoten und dem daran befindlichen Stengelstücke die peripheren Gewebepartien inclusive der Stärkescheide und der äusseren Gefässbündel bloss in einer Längshälfte abgetragen wurden, und wenn dann dieses Stengelstück so horizontal gestellt wurde, dass die intacte Längshälfte nach oben gekehrt war, so krümmte sich der Knoten so energisch nach aufwärts, dass der Krümmungsbogen nach 24 Stunden mehr als 90° ($110-140^\circ$) betrug. Die Wirkungen der Gewebespannung und des Geotropismus summirten sich. Wenn dagegen die intacte Längshälfte nach unten gekehrt war, dann war nach 24 Stunden eine Krümmung nach abwärts zu beobachten, die aber weitaus geringer ausfiel als im früheren Falle die Biegung nach oben. Der Krümmungsbogen betrug bloss $25-30^\circ$. Die Gewebespannung

1) Nachträgliche Anmerkung. Obige Versuche wurden sämtlich Ende Mai und Anfang Juni vorgenommen. Bei einigen heuer Anfang Juli durchgeführten Versuchen trat zuweilen auch an operirten Knoten ohne Stärkescheide eine schwache geotropische Aufwärtskrümmung (um $10-15^\circ$) ein. Dann zeigten aber die Stärkekörner des Markes die von der Schwerkraft bewirkte Umlagerung. (Vergl. die Anmerkung auf S. 264.) Eine geringe geotropische Empfindlichkeit scheint also unter gewissen Umständen doch auch dem Mark zuzukommen.

suchte den Knoten nach abwärts, der Geotropismus nach aufwärts zu krümmen. Da die Wirkung der ersteren jene des letzteren übertraf, so resultirte eine schwache Krümmung nach unten. Bei diesen Versuchen combinirte sich die Auflagerung der Stärkekörner auf den äusseren resp. inneren Tangentialwänden der Stärkescheide mit der Auflagerung auf den radialen Wänden. Um nun zu sehen, ob auch die letztere Lagerungsweise für sich allein eine geotropische Krümmung ermöglicht, d. h. also, ob auch die Plasmahäute der Radialwände empfindlich sind, wurde aus einem Knoten und dem daran befindlichen Stengelstück eine mittlere Lamelle von ca. $2\frac{1}{2}$ mm Dicke herausgeschnitten und so horizontal gelegt, dass auch die Schnittfläche horizontal lag. Nach 24 Stunden betrug die geotropische Aufwärtskrümmung 10° , nach 48 Stunden 20° . Bei einem anderen Versuche hatte sich die Lamelle nach 24 Stunden um ca. 40° aufwärtsgekrümmt.

In der Stärkescheide und ihr physiologisch gleichwerthigen stärkeführenden Zellen orthotroper, negativ geotropischer Organe haben wir nach dem Vorausgegangenen die den unteren Querwänden anliegenden Plasmabelege, denen die Stärkekörner in der senkrechten Normalstellung aufliegen, für unempfindlich zu halten. Die Plasmahäute der verticalen Längswände dagegen percipiren den Druck der Stärkekörner, die bei schräger oder horizontaler Stellung des Organs auf ihnen lasten. Bei *Tradescantia virginica* sind nicht nur die tangentialen Längswände, sondern auch die radialen (d. h. deren Plasmabelege) empfindlich. Bei anderen Pflanzen (*Senecio*, *Phaseolus*, *Faba*, *Pisum*, *Helianthus*) scheint nach den Untersuchungen von SACHS, CZAPEK und NOLL, wonach aus Stengeln herausgeschnittene Mittellamellen bei horizontal gelegener Schnittfläche die geotropische Aufrichtung „nicht selten“ unterlassen, die Empfindlichkeit der radialen Plasmahäute geringer zu sein, oder ganz zu fehlen. Ob die Empfindlichkeit der Plasmahäute der Längswände in jeder Zelle von unten nach oben zunimmt oder nicht, kann hier nicht weiter erörtert werden. Nach den Beobachtungen CZAPEK's, wonach der geotropische „Krümmungseffect noch über die Horizontallage hinaus bis rund 135° zunimmt“, dürfte die erstere Annahme zutreffen. — Bezüglich der Empfindlichkeit oder Unempfindlichkeit der den oberen Querwänden anliegenden Plasmahäute, die bei umgekehrt verticaler Stellung des Organs von den Stärkekörnern belastet werden, enthalte ich mich jeder Vermuthung.

Dass die hier vorgetragene Hypothese betreffs der Function gewisser stärkehaltiger Zellen und Gewebe als otocystenähnlicher Perceptionsorgane für den Schwerkraftreiz auch auf diageotropische, speciell transversalgeotropische Organe anwendbar ist, bedarf keiner näheren Ausführung. Für die positiv geotropischen Wurzeln hat NĚMEC ihre nähere Begründung in baldige Aussicht gestellt. Es

lässt sich nicht verkennen, dass gerade bei Wurzeln der Otocysten-hypothese Schwierigkeiten entgegenstehen. Doch muss ich es vorerst NĚMEC überlassen denselben zu begegnen.

Wie bei stärkelosen einzelligen Organen, die geotropisch krümmungsfähig sind, so z. B. bei den Sporangienträgern von *Phycomyces nitens*, den Rhizoiden von *Marchantia polymorpha*, die Reiz-perception erfolgt, müssen künftige Untersuchungen lehren. An Stelle der Stärke können hier andere Körnchen, „Mikrosomen“, die spezifisch schwerer sind als das Plasma, die Reizung der Hautschicht bewirken. Auch bei höher entwickelten Pflanzen werden vielleicht nicht immer Stärkekörner diese Function übernehmen. Einzelkrystalle sowohl wie Krystalldrüsen, ferner auch Kieselkörper mögen bisweilen als pflanzliche „Otolithen“ fungiren.

32. E. Lemmermann: Beiträge zur Kenntniss der Planktonalgen.

Eingegangen am 25. Mai 1900.

IX. Lagerheimia Marssonii nov. spec., Centratractus belonophora (Schmidle) nov. gen. et spec., Synedra limnetica nov. spec., Marssoniella elegans nov. gen. et spec.¹⁾.

(Aus der botanischen Abth. des städt. Museums in Bremen).

In einer Planktonprobe aus dem Summt-See, welche ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. M. MARSSON (Berlin) verdanke, fand ich eine ausserordentlich grosse Zahl zierlicher Planktonalgen, von denen ich folgende besonders hervorheben will: *Golenkinia radiata* Chodat²⁾, *Actinastrum Hantzschii* var. *fluviatile* Schröder, *Tetraëdron limneticum* Borge, *T. caudatum* var. *longispinum* Lemm., *Cyclotella Schroeteri* Lemm., *Synedra actinastroides* Lemm., *S. berlinensis* Lemm., *Chroococcus limneticus* Lemm., *Coelosphaerium pallidum* Lemm., *Polycystis incerta* Lemm., *Lyngbya contorta* Lemm.

Ausserdem enthielt die Probe noch drei neue Formen, welche

1) Der VIII. Beitrag erscheint im nächsten Hefte der Hedwigia.

2) Dass *Golenkinia* Chodat und *Richteriella* Lemm. sowie *Franceia* Lemm. und *Phythelios* Frenzel durchaus verschiedene Algengattungen sind, habe ich in Hedwigia 1898 nachgewiesen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Haberlandt Gottlieb Johann Friedrich

Artikel/Article: [Ueber die Perception des geotropischen Reizes. 261-272](#)