

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel

und

Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band.

15. März 1902.

Nr. 6.

Inhalt: Jost, Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze. — Escherich, Ueber den sogen. „Mittelstrang“ der Insekten. — Driesch, Kritisches und Polemisches (II.). — Bei der Redaktion eingegangene Werke.

Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze.

Von **L. Jost.**

Obwohl seit langer Zeit Erscheinungen im Pflanzenreich bekannt sind, die man im Hinblick auf ähnliche Vorkommnisse im Tierreich nicht gut anders denn als Reizerscheinungen bezeichnen kann, so hat sich doch der Begriff „Reizbarkeit“ in der Botanik nur langsam eingebürgert. Das Widerstreben gegen ihn war auch nicht unberechtigt, solange eine klare Definition fehlte. Es ist das Verdienst Pfeffer's erkannt zu haben, dass allgemein bei den Reizerscheinungen der äußere Faktor nur auslösend wirkt, so dass also die bei einer Reizbewegung geleistete Arbeit nicht von diesem äußeren Faktor, sondern von den Kräften des Organismus geleistet wird. Mit der Definition der Reizvorgänge als Auslösungsvorgänge war dann dem Worte „Reiz“ das Mystische genommen, das ihm zuvor angehaftet hatte. Ein zweites Verdienst Pfeffer's ist es, gezeigt zu haben, dass solche Auslösungen keine seltene Erscheinung sind, dass sie vielmehr im Leben aller Pflanzen in größter Verbreitung vorkommen. Wir wissen jetzt, dass zahllose äußere und offenbar auch innere Einflüsse nicht direkt, sondern auslösend wirken, und wir wissen ferner, dass in dieser Art zu reagieren, eine der charakteristischsten Eigentümlichkeiten des Organismus aufgedeckt worden ist. — Auch in experimenteller Ansicht hat dieser Teil der Physiologie durch Pfeffer einen mächtigen Anstoß erhalten, es sei nur an dessen Arbeiten über die Mimose, die nyktitropischen Bewegungen, Kontaktreize und Chemotaxis erinnert.

Vom größten Einfluss auf die moderne Entwicklung der Reizphysiologie waren aber auch die Forschungen Darwin's, die man

darum nicht geringer schätzen wird, weil der strenge Beweis für seine Schlussfolgerungen zum Teil erst später erbracht worden ist. Die von Darwin angeregten Untersuchungen haben uns eine wesentlich tiefere Einsicht in den Verlauf der Reizvorgänge verschafft, sie haben vor allem gezeigt, dass zwischen der Einwirkung des äußeren Faktors (der Reizursache) und der endlichen Reaktion mancherlei Prozesse liegen. Zur Einführung sei an einen Versuch Rothert's erinnert. Er zeigt, dass die Keimlinge der Paniceen (*Panicum*, *Setaria*) auf einseitige Beleuchtung eine heliotropische Krümmung im Hypokotyl ausführen, während der Kotyledon, wenigstens von einem gewissen Entwicklungszustand an, gerade bleibt und nur passiv in eine andere Lage zum Licht gebracht wird. Die heliotropische Krümmung des Hypokotyls bleibt aber trotz einseitiger Beleuchtung vollständig aus, wenn der Kotyledon verdunkelt wird, andererseits erfolgt sie in typischer Weise, wenn bei einseitigem Lichteinfall auf den Kotyledon das Hypokotyl verdunkelt ist. Auf Grund dieses Versuches führt Rothert die Termini „Empfindlichkeit“ und „Reizbarkeit“ ein, die sich von selbst verstehen, wenn wir sagen:

1. Nur der Kotyledon ist heliotropisch empfindlich, das Hypokotyl ist nicht im stande, einseitigen Lichteinfall zu empfinden.

2. Dagegen kann das Hypokotyl durch Impulse, die von Kotyledon kommen, reagieren, es ist also heliotropisch reizbar.

Eine heliotropische Reizerscheinung setzt sich also 1. aus dem Akte der Empfindung des Reizmittels (der Perception), 2. der Reizung (besser Erregung), 3. der Bewegung und eventuell noch zwischen 2 und 3 der Reizleitung (Leitung der Erregung) zusammen. Diese Akte basieren auf verschiedenen Eigenschaften des Protoplasmas, und wenn zwei verschiedene Reize an einem Organ die gleiche Krümmung bewirken, so liegt die Möglichkeit vor, dass nur die Empfindung different ausfällt, Erregung, Leitung der Erregung und Reaktion gleich sind; es wäre aber auch möglich, dass die Aehnlichkeit bloß auf die Reaktion beschränkt bliebe, alle anderen Vorgänge different wären. — Gegenstand der folgenden Zeilen ist nun lediglich der erste Akt einer Reizempfindung, die „Perception“. Auf Grund von Ueberlegungen kann man behaupten, dass jedes äußere Reizmittel im Perceptionsorgan zunächst einmal eine physikalische oder chemische Veränderung hervorbringen muss, die wir mit Rothert als Reizanlass bezeichnen können. Diese Veränderung kann ebensogut das Protoplasma selbst treffen, als auch lebende und tote Einschlüsse desselben, oder die Zellhaut. Auf die erste kann sehr wohl eine zweite und dritte Veränderung eintreten, und die eine oder die andere kann auch den Charakter einer Auslösung besitzen. Es ist möglich, dass diese physikalisch-chemischen Veränderungen in solchen Zellen, die durch anästhetische oder durch andere ungünstige Verhältnisse an der Empfindung vollständig gehindert

sind, in ganz derselben Weise sich vollziehen wie an einem normalen Organismus. Wenn in der Litteratur von Untersuchungen über die Art und Weise der Reizperception die Rede ist, so sind damit immer die rein physikalischen oder chemischen Folgen des Reizmittels gemeint; wie diese dann weiter im Protoplasma wirken, bis die „Empfindung“ zu stande kommt und worin die Empfindung eigentlich besteht, diese Fragen sind der Forschung bisher überhaupt nicht zugänglich gewesen. Aber auch die Frage nach dem Reizanlass ist bis vor kurzem wenig bearbeitet worden, und auch in neuerer Zeit sind noch nicht alle Reizerscheinungen in Bezug auf sie durchgearbeitet worden.

Die äußeren Faktoren, auf die die Pflanze mit Reizerscheinungen reagiert, sind: 1. Mechanische Einwirkungen (unter diesen besonders die Schwerkraft), 2. Licht, 3. Wärme, 4. Elektrizität, 5. Chemische Substanzen; man kann also der Pflanze einen Sinn für Licht, Wärme etc. beilegen, man kann auch mit Czapek den Ausdruck Aesthesie in Zusammensetzungen wie Mechano-, Geo-, Photo-, Thermo-, Chemo-Aesthesie verwenden. Bei allen diesen Reizerscheinungen kann man die Frage nach dem Reizanlass aufwerfen. Im Interesse einer intensiveren Behandlung wollen wir aber unsere Besprechung auf den Schwerereiz beschränken und auch bei ihm vorzugsweise die Frage „wie percipiert die Pflanze?“ in Angriff nehmen; die Frage „wo percipiert sie?“ wird nur, soweit als nötig, gestreift werden. Der Zweck der folgenden Zeilen soll im übrigen ein doppelter sein: einmal soll Biologen, denen die Pflanzenphysiologie ferner steht, ein Ueberblick über den gegenwärtigen Standpunkt der Frage gegeben werden, sodann sollen die Forscher, welche an ihrer Lösung thätigen Anteil genommen haben, durch Hervorhebung der Meinungsverschiedenheiten und durch kritische Beobachtungen von neuem zur Diskussion der strittigen Punkte veranlasst werden.

Die Geoästhesie, die uns also hier beschäftigen soll, nimmt eine Sonderstellung schon dadurch ein, dass sie dem Menschen vollkommen fehlt, während alle anderen Aesthesien dem Pflanzen- und Tierreich gemeinsam sind. Vermehrt wird das hierdurch schon erweckte Interesse einmal dadurch, dass die Schwerkraftempfindung gerade ganz besonders verbreitet in der Pflanze ist, und die größte Wichtigkeit namentlich für ihre Orientierungsbewegungen besitzt, andererseits auch noch dadurch, dass der Physiker selbst der Schwerkraft noch ziemlich ohne Verständnis gegenüber steht und sie am liebsten verschwinden lassen möchte. Dabei ist rein physikalisch nur eine einzige Wirkung der Schwerkraft bekannt: die Massenanziehung, deren nächste Folge das Gewicht des Körpers ist. Nachdem durch Knight gezeigt war, dass man die Schwerkraft in ihrer Wirkung auf die Pflanze durch die Centrifugalkraft ersetzen kann, war klar, dass wir es mit einer Ge-

wichtswirkung zu thun haben, und es hat bis zum heutigen Tage an Erklärungsversuchen für die Schwerkraftwirkung nicht gefehlt. Aber es hat lange gedauert, bis der Standpunkt erreicht war, der uns jetzt schon selbstverständlich erscheint, dass die Schwerkraft nur auslösend wirkt. In allen früheren Theorien wurde immer der Versuch gemacht, mit Hilfe direkter Schwerewirkung die geotropischen Krümmungen zu verstehen, und dieser Versuch hatte seine Schwierigkeiten, da Stamm und Wurzel in gerade entgegengesetzter Richtung sich zu krümmen pflegen. Mit der Erkenntnis, dass vielfach die Perception der Schwerkraft an anderem Ort erfolgt als die Krümmung, sind übrigens alle Annahmen einer direkten Wirkung derselben abgethan. Ein Eingehen auf die interessereiche geschichtliche Entwicklung der Lehre von Geotropismus, die die Geschichte der Erkenntnis der Reizbewegungen bedeutet, ist hier nicht geboten, sie ist um so unnötiger, als wir Schöber eine vortreffliche Darstellung dieses Gegenstandes verdanken.

Hervorgehoben sei nur, dass zwar schon von Dutrochet in klarer Weise die auslösende Wirkung der Schwerkraft erkannt worden war, dass aber trotzdem diese Erkenntnis erst sehr viel später durch Pfeffer und Sachs allgemeine Anerkennung fand. In der ersten Auflage der Pflanzenphysiologie hat dann Pfeffer auch verschiedene Möglichkeiten über den Reizanlass bei der Geoästhesie diskutiert. Und diese Stelle muss, da sie für uns von größter Wichtigkeit ist, hier ausführlicher wiedergegeben werden (Physiol. II, 330), wobei zu bemerken ist, dass sie von allen Auslösungsvorgängen handelt. „Im näheren sind die zur Auslösung führenden und mit dieser verknüpften Modalitäten noch nicht aufgestellt, und u. a. sind auch die Zellen, resp. die Teile der Zelle noch nicht bestimmt, welche zunächst afficiert werden. Voraussichtlich wird die Sensibilität im Inneren des lebendigen Protoplasmaorganismus zu suchen sein, und wenn das in diesen eindringende Licht vielleicht direkter wirkt, dürfte der empfindsame Teil da, wo ein Kontakt die auslösende Ursache ist, durch Uebermittlung eines Druckes etwa in analoger Weise gereizt werden, wie ein Nerv durch Berührung der Fingerspitze eines Menschen. Möglich wäre es immerhin, dass auch die Schwerkraft auslösend wirkt, indem sie einen Druckunterschied in der Ober- und Unterseite eines horizontal gelegten Pflanzenteiles herstellt. Gegen eine solche, freilich durchaus problematische Annahme kann wenigstens die Geringfügigkeit des etwa einer Wassersäule von der Höhe eines Wurzelquerschnittes entsprechenden Druckes nicht als Argument angesehen werden“, da thatsächlich, wie die Kontaktreize zeigen, sehr leichte Körper reizauslösend wirken könnten.

Diese „durchaus problematische“ Annahme hat Czapek neuerdings zur Grundlage seiner Theorie der geotropischen Perception ge-

macht. Er folgert aus Knight's Centrifugalversuchen, dass die geotropische Wahrnehmung eine Wahrnehmung der Richtung der Massenbeschleunigung sei; die physikalische Reizursache sei demnach ein bestimmtes Gewicht, das weiterhin mit dem Druck, den die sensiblen Elemente aufeinander üben, identifiziert wird, obwohl doch Druck noch in anderer Weise zu stande kommen kann, als durch Gewicht. Czapek kommt dann zu der Vorstellung, dass eine bestimmte Verteilung dieses Druckes als ausgelöste Aktion die Beibehaltung der Gleichgewichtslage nach sich zieht, eine Abweichung von dieser Druckverteilung aber eine Reizung mit entsprechender Reaktion veranlasse. Die Pflanze ist im stande, die Druckverteilung an verschiedenen Punkten der sensiblen Teile zu vergleichen, und orthotrope Pflanzenteile sind in der Ruhelage, wenn zwei Längshälften des sensiblen Organs unter gleichem Druck stehen, plagiotrope Organe sind dagegen gerade auf eine Druckdifferenz zwischen den beiden Hälften abgestimmt.

Wir wollen die Czapek'sche Hypothese, die von ihrem Autor in ausführlicher Weise für die verschiedensten Pflanzenteile ausgemalt wird, des Beispiels wegen durch das Verhalten der Hauptwurzel etwas näher illustrieren. Nachdem festgestellt ist, dass die Sensibilität auf eine 2 mm lange Zone der Wurzelspitze beschränkt ist, dass aber in dieser Zone alle Gewebe sensibel sind, sucht Czapek zu entscheiden, ob jede einzelne Zelle in ihrem Plasma einen geotropischen sensiblen Apparat besitzt, oder ob ein solcher erst durch bestimmte Anordnung aller zu stande kommt. Er hält beides für möglich, neigt aber entschieden mehr der zweiten Ansicht zu und erblickt in der Anordnung der Zellen in Längsreihen und der Zusammenordnung der Längsreihen zu konzentrischen Schalen eine solche „geotropische Struktur“. Unter dem Einfluss der Schwere soll eine ganze Zellreihe eine Ausbiegung erfahren, die als Druck auf die unterliegenden Reihen einwirkt. — Die orthotrope Wurzel ist in Ruhelage, wenn die Druckrichtung mit ihrer Längsaxe zusammenfällt, einerlei, ob sie senkrecht aufwärts oder abwärts gekehrt ist. Jeder Druck, der in einem Winkel zur Längsachse erfolgt, der also auf die Tangentialwände wirkt — nur der Radialdruck soll in Betracht kommen —, führt zu einer geotropischen Krümmung. Der Druck wächst nun mit der Neigung, die wir der Wurzel erteilen und erreicht in der Horizontallage sein Maximum. Thatsächlich wird aber eine unter 135° nach oben gerichtete Wurzel stärker gereizt als eine horizontal liegende, obwohl der Druck nicht größer ist als bei 45° . Die Differenz zwischen der Lage 45° und 135° kann nach Czapek nur darauf beruhen, dass die ungleiche Verteilung des seitlichen Druckes innerhalb der Zellen einer sensiblen Längsreihe empfunden wird.

Vergleichen wir nun mit der orthotropen Hauptwurzel eine plagiotrope Seitenwurzel. Sie befindet sich z. B. in einem Winkel von 70°

mit der Lotlinie in Ruhe. In dieser Lage ist aber der Seitendruck nicht wie bei der Ruhelage der Hauptwurzel Null, sondern er hat eine ganz bestimmte Größe. Auf diese bestimmte Größe ist die Seitenwurzel nach Czapek abgestimmt und sie reagiert auf jede andere Größe des Seitendruckes mit einer Krümmung, die sie in die Ruhelage zurückführt; den größten Impuls zur Krümmung bekommt sie bei einer Lage von ca. 90° oberhalb des Grenzwinkels; eine labile Ruhelage hat sie außerdem bei einem Seitendruck = Null, d. h. in Vertikalstellung (mit der Spitze aufwärts oder abwärts). Da aber der anatomische Bau der Spitze von Haupt- und Seitenwurzel identisch ist, so folgt, dass auch die physikalische Wirkung der Schwere bei beiden in gleicher Weise zum Ausdruck kommen muss. Die Differenz zwischen beiden liegt erst in der Relation zwischen Perception und Aktion, und diese Relation kann man als „Reizstimmung“ bezeichnen.

Wir müssen es Czapek als großes Verdienst anrechnen, dass er durch eine konsequente Durchdenkung der Druckhypothese für orthotrope, plagiotrope und dorsiventrale Gebilde (wir können ihm im einzelnen hier nicht folgen), uns ein Urteil über dieselbe erleichtert hat. Aber bei reiflicher Prüfung fällt dieses Urteil entschieden derartig aus, dass wir diese Hypothese verwerfen müssen. Diese Einsicht hatte mich seiner Zeit bewogen, zu behaupten, die ganze Fragestellung sei noch nicht zeitgemäß. Gerne gestehe ich, dass ich diesen Standpunkt, der mehr eine Stimmungs- als Ueberlegungsfolge war, verlassen habe und dass ich derartigen Hypothesen einen großen, zumal heuristischen Wert zuerkenne.

Sehen wir nun zu, worin die verwundbaren Punkte der Czapek'schen Hypothese liegen. Ganz allgemein können wir wohl sagen, dass der Versuch, die „geotropisch“ wirksame Struktur in anatomischen Verhältnissen zu suchen, kein glücklicher war, denn es gehört die Erkenntnis gleicher Reizbarkeit bei einzelligen und vielzelligen Pflanzen zweifellos zu den wichtigsten Errungenschaften der Physiologie. Im speziellen scheint uns dann bei orthotropen Wurzeln die maximale Wirkung einer Lage von 135° nicht für Czapek zu sprechen. Wie bemerkt, sucht Czapek die Differenz zwischen der Lage 45° und 135° dadurch zu erklären, dass die ungleiche Verteilung des Druckes in den Zellen einer sensiblen Längsreihe empfunden werde, und er verweist auf eine Figur (S. 240), welche beweisen soll, dass entsprechende Punkte in einer Längsreihe in beiden Lagen inversen Drucken unterworfen sind. Wenn wir Czapek recht verstehen, soll das heißen, dass bei 135° der größte Druck an der Basis, bei 45° dagegen an der Spitze der sensiblen Längsreihe liegt. Wenn aber wirklich ein gegen die Wurzelbasis zu gerichteter Druck mehr empfunden wird als ein gegen die Spitze gerichteter, dann ist nicht einzusehen,

weshalb gerade bei 135° die maximale Wirkung eintritt, denn dieser Druck nimmt ja bis zur Stellung senkrecht nach oben immer zu. Indes will es uns so scheinen, als ob die Thatsache der verschiedenen Wirkung der beiden zur Horizontalen symmetrischen Lagen 45° und 135° noch nicht genügend sicher gestellt sei. Zu abweichenden Resultaten ist nach einer kurzen Notiz in der *Botanical Gazette* 1900 Stone gelangt und nach gelegentlichen Beobachtungen muss auch ich die Richtigkeit der Czapek'schen Ergebnisse bezweifeln.

Noch mehr Schwierigkeiten als die orthotropen dürften aber jedenfalls die plagiotropen Pflanzenteile der Czapek'schen Hypothese bereiten. Namentlich von Noll ist ein schwerwiegender diesbezüglicher Einwand gegen sie erhoben worden. Wenn wir auf diesen hier nicht näher eingehen, so geschieht das nur aus dem Grunde, weil neuerdings Baranetzki gezeigt hat, dass die Ruhelage plagiotroper Zweige von Bäumen nicht durch Geotropismus allein zu stande kommt, sondern eine Resultante zwischen Geo- und Autotropismus ist. Ein Versuch von Němec mit invers gestellter Hauptwurzel macht auch für die Wurzeln ein gleiches Verhalten wahrscheinlich. Bevor also über plagiotrope Seitenzweige und Seitenwurzeln die Diskussion fortgesetzt werden kann, müsste erst der Nachweis erbracht sein, dass deren Ruhelagen wirklich rein geotropische sind. Ob für die plagiotropen, „horizontal-geotropischen“ Rhizome dieser Nachweis als geliefert zu betrachten ist, kann hier nicht untersucht werden.

Kann man also aus dem bisher Besprochenen beim gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse ein entscheidendes Argument für oder gegen die Theorie Czapek's nicht entnehmen, so sprechen doch gewisse Versuche Noll's entschieden gegen dieselbe. Noll hat nämlich gezeigt, dass ein dem Organgewicht entsprechender künstlicher Druck durchaus keine Krümmungen bewirkt. Für Czapek muss es aber offenbar gleichgültig sein, wie der Druck zu stande kommt. Das geht aufs klarste aus einer Stelle seiner Arbeit hervor, wo es heißt: „Wenn es möglich wäre, eine Wurzelspitze mit einer hinreichend paramagnetischen Lösung zu tränken, so dass ein starker Elektromagnet anziehend auf die Zellen der sensiblen Spitze wirken könnte, so müsste ein Reizvorgang zu stande kommen, welcher direkt vergleichbar wäre dem Geotropismus.“ Zwischen dem Zug des Magneten und dem Zug in Noll's Versuchen vermag ich aber keinen Unterschied zu sehen. Es sähe eben überhaupt schlimm um die Orientierung der Pflanze im Raum aus, wenn jeder Zug und Druck von ihr in gleicher Weise empfunden würde wie geotropische Reizung¹⁾.

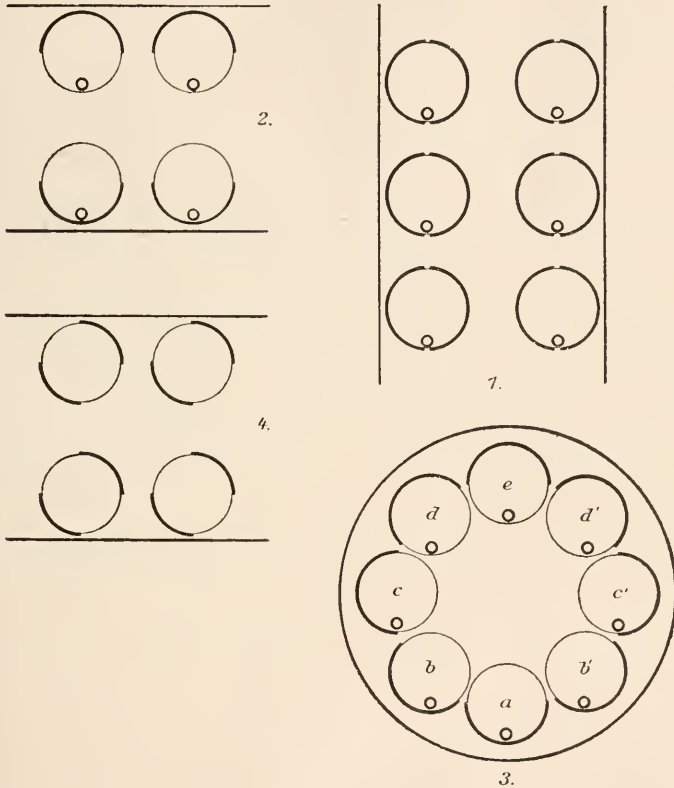
Schon mehrere Jahre vor Czapek hatte Noll eine Hypothese

1) Man denke vor allen Dingen daran, dass benachbarte Zellen oft recht beträchtliche Differenzen in ihrem osmotischen Druck aufweisen!

über die Schwereempfindung aufgestellt, die sich insofern auf einen anderen Boden stellt, als sie vom Gewicht von Organen, Zellreihen, Zellen ganz absieht und eine Struktur im Plasma voraussetzt, die für Gewichtswirkung reizbar ist. Die Noll'sche Theorie war von Pfeffer abgewiesen worden, auch Czapek wendet sich verschiedentlich gegen sie, ohne sie im Detail zu widerlegen. Nach dem Scheitern des Czapek'schen Versuches sind die Noll'schen Ausführungen von erneutem Interesse. Wir wollen sie in Kürze skizzieren, gehen dabei aber nicht, wie das Noll ursprünglich gethan hat, von einem Modell der Pflanze, einer komplizierten geotropischen Maschine aus, sondern von den Otocysten gewisser niederer Tiere, die nicht, wie man früher geglaubt hatte, Gehörorgane, sondern Apparate zur Erkennung der Richtung der Schwerkraft sind und deshalb zweckmäßiger als Statocysten zu bezeichnen sind. Bei schematischer Vereinfachung handelt es sich da um einen Hohlraum, der von einem Sinnesepithel ausgekleidet ist und im Inneren einen schweren Körper, den sogen. Statolithen, enthält. Ist das Tier in seiner Normallage, so drückt dieser Statolith auf eine ganz bestimmte Stelle des Sinnesepithels — und unter diesen Umständen bleibt das Tier, wie es war; kommt aber der Druck des Statolithen auf eine andere Stelle des Sinnesepithels, wenn man das Tier aus der Ruhelage gebracht hat, so wird das als Reiz empfunden und der Organismus dreht sich so lange, bis der Statolith in Normalstellung ist. Nehmen wir nun an, die Pflanze besäße ähnliche Apparate, so könnten wir uns diese bei einem orthotropen Stengel, z. B. im Hautplasma der Rindenzellen fixiert denken. Nun ist bekannt, dass ein orthotroper Stengel zwei Ruhelagen hat, nämlich wenn er senkrecht aufwärts oder abwärts gekehrt ist. In diesen Lagen würde also der „Statolith“ auf eine Zone der Hohlkugel drücken, die entweder nicht sensibel ist oder bei der sich jedenfalls nach der Perception keine Reaktion einstellt. Im nebenstehenden Schema (Fig. 1) sind diese Stellen durch dünne Striche ausgezeichnet worden. — Neigen wir den Stengel etwa bis zur Horizontalen (Fig. 2), so drücken die Statolithen der Stengeloberseite auf die nach innen zu schauenden Hälften des sensiblen Plasmas und die Statolithen auf der Unterseite wirken auf die äußeren Hälften. Da nun die Unterseite eine Wachstumsförderung, die Oberseite eine Wachstumshemmung erfährt und sich dieses Schauspiel bei Drehung des Stengels um seine Längsaxe immer wiederholt, so können wir sagen: Wachstumsförderung wird durch Druck des Statolithen auf die Außenhälfte der Hohlkugel (Kreise im Schema), Hemmung durch Druck auf die Innenseite erzeugt. Da Hemmung und Förderung des Wachstums immer antagonistisch verlaufen, brauchen wir stets nur eine der beiden Erscheinungen zu verfolgen; wir wählen die Förderung und markieren deren Lage durch starke Linien in den schematischen Figuren 2 bis 4. Betrachten wir nun den Querschnitt des orthotropen

Stengels in Horizontallage (Fig. 3), so finden wir von der Statocyste *a* ab seitlich Abnahme der Reizung, bis sie schließlich in der Flanke (bei *c* u. *c'*) Null wird. Das stimmt mit den beobachteten Thatsachen überein: „Die Flanken werden nicht geotropisch gereizt.“

Im Gegensatz zum orthotropen Spross wollen wir jetzt ein horizontal verlaufendes, plagiotropes, aber radiäres Rhizom betrachten. Dieses ist in horizontaler, sowie in beiden Vertikallagen in Ruhe. Danach können wir in unserem Schema die Stellen der Statocysten einzeichnen, die auf Druck des Statolithen mit Wachstumsförderung



reagieren (Fig. 4). In ähnlicher Weise finden sich bei Noll auch für schräg plagiotrope und für dorsiventrale Organe Schemata.

Nach Noll's Hypothese ist also der Reizanlass bei geotropischer Reizung das Gewicht eines spezifisch schwereren Körpers, der auf sensibles Plasma einen Druck ausübt, es ist also ein Kontaktreiz — aber nur ein Druck an ganz bestimmter Stelle im sensiblen Plasma ist wirkend. Wie man sich die Statocysten vorstellen soll, darüber hat sich Noll in seiner ersten Arbeit überhaupt nicht ausgesprochen; neuerdings hebt er hervor, dass man etwa an centrosomenähnliche

Dinge denken könne, wobei dem Centrosom die Rolle des spezifisch schweren Körpers, der Wandung der Centrosphäre die Sensibilität zukäme. Sichtbar brauchen diese Gebilde aber nicht zu sein!

Soweit ich sehe, ist von den Einwänden, die gegen Noll zuerst von Pfeffer und dann von Czapek geltend gemacht wurden, einer besonders wichtig. Man hat nämlich einen Fehler in den Noll'schen Schemen gesehen, weil sie z. B. die Differenz zwischen orthotropen und plagiotropen Organen schon in den Empfangsapparat legen, während ja nach Czapek die Perception in beiden die gleiche sein soll, die Differenz nur in der „Reizstimmung“ liegt. Czapek beruft sich da auf die Aenderung der Reaktion, welche das Licht auf Seitenwurzeln ausübt; diese ändern ihren Grenzwinkel, wenn sie beleuchtet sind, reagieren mehr wie orthotrope Wurzeln. Diesen Wechsel in der Reaktion nennt Czapek ein treffendes Beispiel für die Thatsache, dass ohne Aenderung im Perceptionsapparat von demselben physikalischen Reiz unter verschiedenen Versuchsbedingungen ein differenter Reizerfolg resultiert. Dass aber hier nur ein Wechsel in der Stimmung und nicht ein solcher im Perceptionsapparat sich vollzogen hat, diesen Beweis ist Czapek schuldig geblieben; vermutlich wird er auf die unveränderte anatomische Struktur der Wurzelspitze hinweisen. Ganz gewiss kann man im allgemeinen bei veränderter Reaktion nichts bestimmtes wissen, ob die Empfindlichkeit, die Reizbarkeit oder die Reaktionsfähigkeit verändert worden ist; im vorliegenden Spezialfall aber ist eine Entscheidung wohl möglich, und sie fällt, wie Noll neuerdings nachdrücklich hervorgehoben hat, zu Gunsten der Annahme einer Aenderung der Perception aus. Wie soll denn — sagt Noll — z. B. eine Wurzel, deren Perceptionsapparat auf plagiotope Ruhelage abgestimmt ist, die orthotrope Ruhelage unterscheiden und innehalten? Eine bestimmte Beziehung zur Außenwelt kann nicht durch Verschiebungen in der inneren Verkettung hergestellt werden, sie muss durch die mit der Außenwelt direkt verkehrende reizbare Struktur erreicht werden.

Ein weiteres Eingehen auf die zwischen Noll einerseits, Pfeffer-Czapek andererseits bestehenden Kontroversen ist hier nicht geboten, obwohl die Fragen nach der reizlosen Ruhelage, nach der Klinostatentheorie, nach der „heterogenen Induktion“ Interesse genug darbieten.

Im ganzen scheint mir kein ernsthaftes Bedenken mehr gegen die Noll'sche Annahme vorzuliegen. Doch könnte man wohl sagen, derartig komplizierte Organe jenseits der Sichtbarkeitsgrenze anzunehmen, ist bequem, denn widerlegen kann man sie doch nicht. Da sind nun aber in der letzten Zeit Dinge bekannt geworden, die man wohl für „sichtbare“ Statocysten halten möchte. Němec und Haberlandt haben sie gleichzeitig beschrieben. Sie sind unabhängig voneinander zu der gleichen Auffassung gelangt. Sie erblicken in Stärke-

körnern, event. auch in Krystallen oder anderen Körpern, die spezifisch schwerer als das Protoplasma sind, die Analoga der Statolithen, und betrachten die ganze Hautschicht des Protoplasmas als empfindlich für den Druck dieser Körper: mit anderen Worten, der ganze Zellinhalt geotropisch reizbarer Gewebe entspricht einer Statocyste.

Haberlandt hat negativgeotropische Organe, Stengel, untersucht und verlegt die Empfindung für den Schwerkraftreiz in die Stärkescheide. In der That ist für diese ja die Existenz von Stärkekörnern, die sich an der physikalisch unteren Zellwand sammeln (wir wollen sie bewegliche Stärke nennen), längst bekannt, ohne dass es gelungen wäre, eine plausible Funktion für diese Stärkescheide aufzufinden. Für ihre Funktion als Perceptionsorgan der Schwerkraft führt Haberlandt folgendes an:

1. Die Stärke verschwindet aus der Stärkescheide ungefähr zur Zeit, wenn der Stengel ausgewachsen ist und die Fähigkeit zur geotropischen Krümmung verliert.

2. In der Krümmungszone findet sich Stärke in der Scheide selbst bei solchen Pflanzen, die wie manche Liliaceen nicht einmal in den Spaltöffnungen Stärke zu produzieren pflegen.

3. Bei Gelenkpflanzen bleibt die bewegliche Stärke auf die krümmungsfähige Zone beschränkt und tritt da in der „Stärkescheide“ oder — z. B. bei den Gramineen — in den „Stärkesicheln“ (auf der Innenseite des Gefäßbündels) auf. Rinde und Mark sind stärkefrei, oder führen unbewegliche Stärke.

4. Die Stärkekörner füllen die betreffenden Zellen nie ganz aus und sind, sei es nun, dass das Plasma besonders dünnflüssig ist oder die Stärke etwa durch mineralische Einlagerung besonders schwer ist, außerordentlich leicht beweglich. In den Knoten von *Tradescantia* z. B. sind nach 15—25 Minuten nach Horizontallegen alle Stärkekörner auf der jetzigen physikalisch unteren Wand angelangt; diese Zeit entspricht ungefähr der von Czapek gemessenen Präsentationszeit für geotropische Reizung, d. h. so lange mindestens muss eine Pflanze in eine schiefe Lage zur Schwererichtung gebracht worden sein, wenn als Nachwirkung eine Reizbewegung sichtbar werden soll¹⁾.

Sind das alles „Stützen“ für seine Ansicht, so hat sich Haberlandt doch auch nach wirklichen experimentellen Beweisen umgesehen. Solche Experimente hat er an *Tradescantia* ausgeführt.

1) Haberlandt findet in seiner Hypothese auch eine Erklärung für den sogen. Wundshock; der Mangel an Perception nach einer Verwundung soll mit den Plasmaströmungen zusammenhängen, die nach einer Verwundung auftreten und, indem sie die Stärkekörner mitreißen, die physikalischen Bedingungen einer geotrop. Reizung aufheben. Da wir auf diesen Punkt später nicht zurückkommen, mag gleich an dieser Stelle bemerkt sein, dass die Existenz eines heliotropischen Wundshockes gegen diese Deutung spricht.

Man kann bei dieser Pflanze leicht die Rinde so abschälen, dass nur noch 1—2 Parenchymlagen außerhalb der Stärkescheide erhalten bleiben. So operierte Knoten reagieren ebenso wie intakte. Es genügt nun aber, den Rest der Rinde mit der Stärkescheide zu entfernen, um jede geotropische Krümmung auszuschließen. Entfernt man aber das Mark und lässt die Rinde intakt, so erfolgt ebenfalls keine Krümmung, weil das Mark hier das Bewegungsorgan ist, dem aber im allgemeinen die Perception abgeht. Nur in einzelnen Fällen konnte Perception auch am isolierten Mark konstatiert werden, dann waren auch in ihm bewegliche Stärkekörner nachzuweisen. So wäre also das Mark von *Tradescantia* zwar stets mit sensiblem Plasma versehen, es fehlt ihm aber für gewöhnlich der „Statolith“. Haberlandt stellt sich dann weiter vor, dass die Tangentialwände und auch die Radialwände — womit er sich in Gegensatz zu Czapek stellt — für einen Druck von innen sensibel sind, die Querwände aber nicht. Wie bei stärkefreien und einzelligen Organen die Geoperception zu stande kommt, lässt Haberlandt unentschieden, doch weist er darauf hin, dass auch Krystalle und Mikrosomen als Statolithen in Betracht kommen könnten.

Némec hat schon vor Haberlandt gelegentlich seiner Studie über Reizleitung (Biol. Centralbl., Bd. XX) die gleiche Hypothese aufgestellt, die er dann in einer vorläufigen Mitteilung (im gleichen Heft der Berichte der D. bot. Gesellschaft, das auch Haberlandt's Arbeit enthält) und in einer ausführlichen Arbeit näher begründet hat. Er hat namentlich die Wurzeln studiert und wir wollen uns hier auf seine an diesen gewonnenen Resultate beschränken.

Die als Statolithen fungierenden Stärkekörner finden sich hier in der Haube und zwar ganz besonders in einer centralen Säule von Zellen, der sogen. Columella. Fast alle untersuchten Wurzeln hatten an dieser Stelle die beweglichen Stärkekörner, nur ganz wenige wiesen solche auch oder nur im Periblem des Vegetationspunktes auf. Sie reagieren auf eine Verlagerung der Wurzelspitze sehr rasch und sind schon 15 Minuten nach Inversstellung der Wurzel auf den morphologisch oberen Querwänden angelangt. Die Hauptbeweise für den Zusammenhang dieser Stärkekörner mit der geotropischen Reaktion sind kurz folgende:

1. Nach Entfernung der Wurzelhaube ist die Wurzel für $1\frac{1}{2}$ bis 2 Tage nicht fähig, geotropisch zu reagieren; der Wiederbeginn der Reaktion fällt zeitlich zusammen mit dem Auftreten beweglicher Stärke in dem inzwischen zur Ausbildung gelangten Callus.

2. Durch längeres Eingipsen verlieren die Wurzeln die Stärke in der Haube; werden sie nun aus dem Gipsverbande befreit, so sind sie trotz stattfindenden Wachstums nicht geotropisch krümmungsfähig, auch hier tritt geotropische Krümmung erst nach Wiederauftreten der beweglichen Stärke auf.

3. An jungen Keimwurzeln fällt der Beginn der geotropischen Krümmungsfähigkeit mit dem Auftreten der Stärke zusammen; im Samen enthalten die Wurzeln im allgemeinen keine Stärke in der Haube.

Erst nachträglich habe ich bemerkt, dass schon Berthold (Protoplasma-mechanik 1886, S. 73) die Stärkekörner der Stärkescheide mit der Geoperception in Verbindung brachte.

Wie sollen wir nun die Haberlandt-Němec'schen Hypothese beurteilen? Zunächst ist hervorzuheben, dass vom physiologisch-anatomischen Standpunkt aus sehr viel für dieselbe spricht. Die Stärkekörner finden sich thatsächlich an den angegebenen Orten mit großer Regelmäßigkeit, sie sind gegen äußere Einflüsse sehr resistent, bleiben also auch im hungernden Gewebe lange erhalten und eine andere biologische Deutung für sie liegt nicht vor. Ob sie aber bei allen Pflanzen vorkommen, erscheint zweifelhaft. Die Stärkescheide ist zwar nach neueren Untersuchungen (H. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 35, 1) weit, aber nicht allgemein verbreitet, und Wurzeln, die bewegliche Stärkekörner nicht in der Haube, oder nicht nur in der Haube führen, hat schon Němec angeführt. Fordern wir also für die Stengel weitere anatomische Untersuchungen, mit Rücksicht auf die Frage: „wo liegen bewegliche Stärkekörner, wenn eine Stärkescheide nicht entwickelt ist, oder welcher andere spezifisch schwere Körper könnte ihre Funktion ausüben?“, so müssen wir bei Wurzeln vor allen Dingen den experimentellen Nachweis verlangen, dass in den Fällen, wo auch oder nur im Vegetationspunkt bewegliche Stärke vorkommt, eine Entfernung der Haube nicht den gleichen Erfolg nach sich zieht wie bei typischen Wurzeln. Doch auch bei der Wurzel dürften noch weitere anatomische Untersuchungen angebracht sein. Solche haben mir z. B. gezeigt, dass Seitenwurzeln zweiten oder dritten Grades, die nicht mehr geotropisch empfindlich sind, genau eben solche bewegliche Stärke führen, wie Hauptwurzeln. Auch bei negativ heliotropischen Luftwurzeln, die anscheinend gar nicht geotropisch waren, fanden sich dieselben Stärkekörner.

Dass neben der Stärke auch andere Körper in Betracht kommen können, darauf haben Haberlandt und Němec mit Rücksicht auf die Einzelligen hingewiesen. Ich war zuerst geneigt, die geotropische Reizbarkeit der Einzelligen überhaupt als entscheidendes Argument gegen die Hypothese zu betrachten, in der Meinung, alle Körper, die spezifisch schwerer sind als das Plasma, und doch nicht so leicht, dass sie von den Plasmaströmen mitgerissen werden können, müssten sich bei einem *Mucor* z. B. in den Rhizoiden ansammeln, könnten also nicht für eine Reizung in dem negativ geotropischen Fruchträger in Betracht kommen. Da beobachtete Giesenhagen eine Erscheinung, die schon früher Zacharias aufgefallen war. An geotropisch sich krümmen-

den Wurzelhaaren von *Chara* liegen nahe der Spitze glänzende Körperchen von unbekannter chemischer Beschaffenheit. Sie liegen immer der physikalisch unteren Seite der Zelle an, können aber von der Spitze selbst sich auch bei Inversstellung des Haares nicht entfernen, vielleicht weil das ältere Protoplasma zähflüssiger ist. Es könnten also auch in negativ geotropischen Zellen an der Stelle der Perception „Statolithen“ liegen.

Sehen wir uns nach diesen allgemeinen anatomisch-physiologischen Bemerkungen die rein physiologische Seite der Frage an. Stimmen die Orte des Stärkevorkommens mit der anderweitig bekannt gewordenen Lokalisation der geotropischen Perception überein? Da finden wir denn z. B. bei Czapek die Angabe, dass die Entfernung der äußeren Hälfte der Rinde schon die Perception des Schwerereizes verhindert; das wäre also ein Ergebnis, das mit Haberlandt's Versuchen im Widerspruch steht. Nur durch neue und ausgedehnte Versuche kann hier Klarheit geschaffen werden. Noch unsicherer ist die Lokalisation der Schwereperception in der Wurzelhaube, sie steht in direktem Widerspruch mit den Angaben Czapek's, nach denen die sensible Zone der Wurzelspitze 1,5 mm lang ist!

Wenden wir uns nun zu den eigentlichen Beweisen, die unsere Autoren für ihre Auffassung gegeben haben, so scheinen ja die Haberlandt'schen auf den ersten Blick einwandfrei. Nur zu oft aber haben Resektionsversuche zu Irrtümern geführt, besonders wenn es sich um Reizerscheinungen handelte; auch würde man gerne die Versuche nicht nur auf *Tradescentia* beschränkt, vielmehr auf eine größere Zahl von Pflanzen ausgedehnt sehen. Von den Experimenten Němec's ist das erste ebenfalls ein Resektionsversuch, und eine Betrachtung der Literatur über geköpfte Wurzeln spricht eine beredte Sprache — vertrauenerweckend sind sie nicht. Schlimmer noch steht es mit dem Eingipsungsversuch; Němec hat seine Wurzeln acht Tage in Gipsverband gelassen; Czapek hat aber gezeigt, dass schon nach zwei Tagen das Eingipsen eine schwere Schädigung, nach drei Tagen eine völlige Sistierung der Perception herbeiführt — wäre aber nach drei Tagen stets alle Stärke verschwunden gewesen, so hätte Němec wohl nicht nötig gehabt, die Wurzeln acht Tage lang zu quälen.

Blicken wir zurück, so müssen wir sagen, die Němec-Haberlandt'sche Hypothese hat auf den ersten Blick manches Bestechende; ein überzeugender Beweis für ihre Richtigkeit liegt aber nicht vor.

Das wünschenswerteste wäre, dass es gelänge, Wurzelhauben oder Stärkescheiden stärkefrei zu machen, ohne sie gleichzeitig wie beim Gipsversuch schwer zu schädigen. Dazu scheint wenig Aussicht zu sein. Aber auch gewisse Versuche mit intakten Wurzeln und Sprossen mit Stärkegehalt schienen uns geeignet, eine Entscheidung pro oder

kontra herbeizuführen. Ich meine Versuche mit intermittierender Reizung und Centrifugalversuche.

Haberlandt und Němec haben beide darauf aufmerksam gemacht, dass in der Dauer der Umlagerung der Stärkekörner von 15—25 Minuten eine gute Uebereinstimmung und eine Erklärung für die Czapek'sche Präsentationszeit liege. Sie denken also, die lange Dauer der Präsentationszeit erkläre sich aus dem Umstand der langsamen Wanderung der Stärkekörner. Nun ist aber bekannt, dass die Präsentationszeit keine ein für allemal gegebene Größe ist, dass man durch mehrfache, kürzer währende Exposition genau das Gleiche erreichen kann, wie durch andauernde Reizung bis zur Vollendung der Präsentationszeit. Die letzten Versuche mit intermittierender Reizung rühren von Noll her, der mit Senfkeimlingen nach 2—3 Stunden geotropische Krümmungen erzielte, wenn sie abwechselnd 10' in Horizontallage, 30' in Vertikallage verharreten; in einem anderen Versuch war das Tempo: 5' Reizung, 25' Ruhe. In beiden Fällen blieb die einzelne Reizung unter der Präsentationszeit Czapek's und der Němec-Haberlandt'schen „Wanderzeit“ zurück. Auch ich habe mich durch mehrere Versuche überzeugen können, dass man bei intermittierender Reizung kürzer als die Präsentationszeit reizen kann. Positiven Erfolg erzielte ich z. B. bei

Reizung	Ruhe	Pflanze
3' 30"	3' 30"	Linsenwurzel; Kresse-Keimstengel
6'	12'	Linsenwurzel
5'	15'	<i>Avena</i> , Kotyledonen
2'	6'	Linsenwurzel
50"	2' 30"	Linsenwurzel

Der Umstand, dass der zuletzt angeführte Versuch nicht immer gelang und nach noch kürzerer Exposition immer ohne Erfolg blieb, zeigt, dass eine experimentell festzustellende unter Grenze der „Präsentationszeit bei intermittierender Reizung“ existieren muss.

In einer vor kurzem erschienenen Abhandlung hat auch Noll auf die Bedeutung solcher Versuche für die Beurteilung der Němec-Haberlandt'schen Hypothese hingewiesen. Die Thatsachen der intermittierenden Reizung erfordern nach Noll einen leichter beweglichen Statolithen oder kleinere von diesem zu durchlaufende Dimensionen. Als ich die angeführten Experimente machte, that ich das von demselben Gesichtspunkte aus. Und in der That können ja die Stärkekörner — dazu bedarf es keiner mikroskopischen Untersuchung — bei intermittierender Reizung nicht auf eine Seitenwand überrollen und sich auf dieser ansammeln. Eine kleine Verlagerung können sie aber doch erfahren, und die mehrfach wiederholten Anstöße eines und desselben Stärkekornes, das der Seitenwand am nächsten liegt, können schließlich denselben Erfolg haben, wie die bei normaler Reizung auch in Pausen

sich wiederholenden Stöße mehrerer Stärkekörner¹⁾. Linsenwurzeln, die nach längerer intermittierender Reizung (6' Reizung, 12' Ruhe) untersucht wurden, zeigten nicht mehr alle Stärkekörner in der Ruhelage, sondern zahlreiche auch unregelmäßig in der Zelle zerstreut, eine irgendwie hervortretende Ansammlung auf der Konkavseite der Krümmung war nicht zu bemerken.

So wird man also dem Erfolg intermittierender Reizung wenigstens z. Z. eine entscheidende Bedeutung in unserer Frage nicht zuschreiben können. Anders steht die Sache mit den Centrifugalversuchen. Wir verdanken Czapek Untersuchungen darüber, wie kleine Centrifugalkräfte noch percipiert werden. Er fand so, dass der tausendste Teil der Größe der Schwerkraft noch genügen würde, um geotropische Bewegungen bei Pflanzen möglich zu machen. Es fragt sich nun, ob auch die Stärkekörner auf so geringe Kräfte noch reagieren! Ich stellte mit Linsenwurzeln und *Panicumkotyledonen*, die horizontal liegend um eine horizontale Axe sich drehten, mehrere Versuche an und bekam bei Verwendung einer Fliehkraft von 0,02 bis 0,05 g die schönsten Krümmungen, obwohl die mikroskopische Untersuchung ausnahmslos die Stärke in solchen Objekten gleichmäßig in der ganzen Zelle verteilt zeigte, nicht anders, als wenn die Pflanzen am Klinostat gedreht worden wären. Zur Kontrolle machte ich Versuche mit Stärkekörnern, die in einer Flüssigkeit aufgeschwemmt waren; z. B. Kartoffelstärke, durch Jod blau gefärbt, in Wasser aufgeschwemmt. Das Reagenzglas von ca. 12 mm Durchmesser wurde nach gründlichem Schütteln horizontal gelegt. Im Laufe von einer Minute war ein blauer Streifen an der unteren Flanke des Glases entstanden, darüber stand völlig klares Wasser. Da die Stärke hier viel großkörniger als in den angeblich geotropisch sensiblen Zellen ist, und da statt des zähflüssigen Protoplasmas Wasser genommen wurde, so begreift man wohl, wie in unserem Versuch die Geschwindigkeit der Stärkewanderung so sehr viel größer sein musste als in den Zellen der Wurzelspitzen (ca. tausendmal so groß!). Wurde nun ein mit in Wasser aufgeschwemmter Stärke gefülltes Reagenzglas in horizontaler Lage um eine horizontale Axe rotiert, so konnte bei einer Fliehkraft von 0,6 g nach mehreren Minuten eine Ansammlung der Stärke auf der äußeren Flanke des Gefäßes nicht wahrgenommen werden; dass sie auch bei längerer Dauer der Centrifugierung nicht eingetreten wäre, ergibt sich daraus, dass eine durch Schwerkraftwirkung gebildete Ansammlung beim Centri-

1) Czapek hatte bei jeder geotropischen Reizung eine Summierung von Einzelstößen gefordert — eben um den Erfolg der intermittierenden Reizung zu erklären. Bei einer Vielzahl von Statolithen wären solche Einzelanstöße gegeben. Haberlandt dagegen sagt ganz neuerdings (Sinnesorgane im Pflanzenreich, L. 1901, S. 143 Anm.), dass die Stärkekörner nicht durch Stöße, sondern durch statischen Druck wirken sollen.

fugieren binnen kürzester Zeit sich wieder auflöste. Bei Verwendung einer Schleuderkraft von gleicher Größe wie die Schwerkraft, vollzog sich natürlich die Ansammlung ebenso prompt wie durch die Schwerkraft selbst. Es lag nicht in meiner Absicht, genauer die Größe der Fliehkraft festzustellen, die eine Stärkeansammlung bewirkt; es genügt uns zu wissen, sie muss etwas größer als 0,6 g sein; in dem sehr viel zäheren Plasma also, so können wir schließen, muss die Schwerkraft ungefähr mit ihrer vollen Größe einwirken, wenn sie Stärkekörner bewegen soll, und die Stärkekörner dürfen nicht allzu klein sein. Damit stimmt, dass eben nur vereinzelte Zellen auf die Erdschwere reagierende Stärke besitzen; in der Mehrzahl der Fälle dürfte die Zähflüssigkeit des Plasmas so groß sein, dass sie solche Bewegungen verhindert.

In dem Ergebnis der Centrifugalversuche liegt unseres Erachtens der überzeugende Nachweis, dass die Stärkekörner nicht als Statolithen funktionieren können. Dieses Resultat ist eigentlich bedauerlich — denn die Němec-Haberlandt'sche Hypothese hätte der Geoästhesie vieles genommen, was an ihr unverständlich war, und hätte sie den von Pfeffer so gründlich studierten Kontaktreizen an die Seite zu stellen erlaubt. Die Möglichkeit, dass es sich doch um Kontaktreiz bei der Geoästhesie handelt, wird freilich mit der Widerlegung dieser Hypothese nicht hinfällig. Nur muss eben dann, etwa so wie Noll es sich vorstellt, die Reizung in unsichtbaren Strukturen des Plasmas erfolgen, und damit ist sie einer weiteren Forschung, wenigstens nicht direkt zugänglich. Andererseits dürfen wir auch eine andere Möglichkeit nicht aus dem Auge lassen. Dass nämlich auf die unbekanntem physikalischen Veränderungen, die zunächst von der Schwerkraft herbeigeführt werden, sekundär andere Prozesse folgen, die dann erst zur Perception führen. So könnten z. B. sekundär chemische Veränderungen eintreten, die zur Perception führen und die Geoästhesie wäre dann der Chemoästhesie anzureihen.

Die Umlagerung der Stärkekörner sind nicht die einzigen, mikroskopisch nachweisbaren Aenderungen in geotropisch gereizten Geweben. Czapek hat gezeigt, dass in geotropisch gereizten Wurzelspitzen die Reaktion auf sogen. „Oxydationsfermente“ schwächer wird, dass umgekehrt in gereizten Spitzen eine verstärkte Reduktion von ammoniakal. Silberlösung stattfindet. Eine Hypothese der geotropischen Perception lässt sich auf solche Beobachtungen um so weniger gründen, als es überhaupt nicht sicher ist, ob diese Vorgänge in direkter Beziehung zur Geoperception stehen.

Eine weitere Beobachtung rührt von Němec her. An horizontal liegenden Wurzeln fand er in den „sensiblen“ Zellen der Wurzelhaube an den Stellen, in der normaler Lage die Stärke gelegen hatte, Plasmaansammlungen, die so lange bleiben, bis die Amylum-

körnchen wieder zurückgekehrt sind. Auffallenderweise bilden sich dann Ansammlungen von Protoplasma auch in den Zellen des Wurzelvegetationspunktes oder in schon etwas älteren Pleromzellen aus, deren Entstehung Verf. auf Reizleitung zurückführen möchte. Sie können aber auch eine direkte Folge der Reizung sein, wenn überhaupt die Plasmaansammlungen eine solche Rolle spielen. Dies ist aber noch keineswegs bewiesen. Im Gegenteil, Němec hat eine Beobachtung gemacht, die direkt dagegen spricht: er fand, dass auch an invers fixierten Wurzeln dieselben Ansammlungen auftreten — und diese sind doch in einer labilen Ruhelage. Auch hat er bemerkt, dass durch Druck solche Ansammlungen zu stande kommen können. Kurz, wir haben es mit einer zwar sehr interessanten, aber noch nicht genügend aufgeklärten Erscheinung zu thun. Und mit der rein physikalischen Wirkung der Erdschwere, also mit dem Perceptionsakte hat dieselbe selbstverständlich nichts zu thun, da sie schon eine zweifellos komplizierte Reaktion des Organismus vorstellt. Bekanntlich hat man schon früher Wanderungen des Plasmas innerhalb der Zellen, oder sogar von Zelle zu Zelle eine Rolle bei den Reizbewegungen zuschreiben wollen, Němec's Beobachtungen machen es wahrscheinlich, dass diese Vermutungen nicht ganz ohne Untergrund sind.

Blicken wir zurück, so müssen wir gestehen, dass die positiven Resultate zahlreicher Untersuchungen noch recht gering sind; wir können am kürzesten unsere Uebersicht resumieren, wenn wir sagen, über die primären, rein physikalischen Vorgänge bei der Geoperception wissen wir noch nichts. Und wenn wir dann Umschau halten, wie weit wir in die Perception anderer Reize eingedrungen sind, so zeigt es sich, dass da fast noch weniger Positives vorliegt. Wie das Licht, wie die Wärme, wie endlich gar „chemische“ Substanzen wirken, das wissen wir nicht. Für die Elektrizität ist wenigstens wahrscheinlich gemacht worden, dass bei ihr sekundäre Prozesse, nämlich chemische Prozesse zur Perception führen. Nur bei gewissen Berührungsreizen sind wir über den rein physikalischen Reizanlass durch Pfeffer's Studien aufgeklärt. [115]

Litteraturverzeichnis.

- Baranetzki, 1901. Ueber die Ursachen, welche die Richtung der Aeste der Baum- und Straucharten bedingen (Flora 89, 138).
- Czapek, 1895. Untersuchungen über Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Bot. 27, 269).
— 1898. Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen (ibid. 32, 175).
- Giesenhagen, 1901. Ueber innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von *Chara* (Ber. d. D. bot. Ges. 19, 277).
- Haberlandt, 1900. Ueber die Perception des geotropischen Reizes (Ber. d. D. bot. Ges. 18, 261).

- Haberlandt, 1901. Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize. Leipzig, Engelmann.
- Němec, 1900, a. Die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen (Biol. Centralblatt 20, Nr. 11).
- 1900, b. Ueber die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen (Ber. d. D. bot. Ges. 18, 241).
- 1901. Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen (Jahrb. wiss. Bot. 36, 80).
- Noll, 1892. Ueber heterogene Induktion. Leipzig, Engelmann.
- 1896. Das Sinnesleben der Pflanzen (Ber. d. Senkenberger Ges. 1896).
- 1900. Ueber Geotropismus (Jahrb. wiss. Bot. 34, 457).
- 1901. Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen (Landw. Jahrb. 1901, Erg.-Bd. I).
- Pfeffer, 1873. Physiologische Untersuchungen. Leipzig, Engelmann.
- 1875. Die periodischen Bewegungen. Leipzig, Engelmann.
- 1881. Pflanzenphysiologie, Bd. II. Leipzig, Engelmann.
- 1884. Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize (Unters. Tübingen I, 363).
- 1885. Zur Kenntnis der Kontaktreize (ibid. I, 483).
- 1888. Chemotaktische Bewegungen von Bakterien etc. (ibid. II, 582, 2).
- 1893. Die Reizbarkeit der Pflanzen (Verhandl. d. Naturf. Gesellschaft. Leipzig 1893).
- Rother, 1894. Ueber Heliotropismus (Beitr. z. Biologie, 7, 1).
- 1901. Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen (Flora 88, 371).
- Schober, 1899. Die Anschauungen über den Geotropismus der Pflanzen seit Knight (Beilage zum Bericht der Realschule in Eilbeck). Hamburg 1879.
- Zacharias, 1891. Ueber das Wachstum der Zellhaut bei Wurzelhaaren (Flora 1891, 466).

Ueber den sogen. „Mittelstrang“ der Insekten.

Von Dr. K. Escherich, Straßburg i/Els.

Meine Untersuchungen über die Entwicklung des Nervensystemes von *Lucilia* führten mich bezüglich des „Mittelstranges“ zu Resultaten, die von den früheren Angaben nicht wenig abweichen. Da der Mittelstrang infolge seiner allgemeinen Verbreitung bei den Anthropoden und auch bei den Anneliden stets einiges Interesse bei den Embryologen gefunden hat, so sei es mir gestattet, in dieser vorläufigen Mitteilung die hauptsächlichsten Ergebnisse kurz zusammenzufassen.

Als erste Anlage sehen wir den Mittelstrang bei *Lucilia* den Boden der Primitivrinne bilden (Fig. 1), seine Elemente lassen schon in diesem frühen Stadium, der Segmentierung gemäß, eine verschiedene Anordnung erkennen und unterscheiden sich auch in Form und Struktur schon ganz deutlich sowohl von den seitlichen Neuroblasten als auch von den benachbarten Ektodermzellen. Der Unterschied von diesen letzteren

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Jost Ludwig

Artikel/Article: [Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze. 161-179](#)