© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

4. F. Czapek: Ueber den Vorgang der geotropischen Reizperception in der Wurzelspitze.

Eingegangen am 25. September 1901.

Die Thatsachen, welche zeigen, dass der geotropische Reiz in der Wurzelspitze, und nicht in der Streckungs- oder Krümmungsregion der Wurzel aufgenommen wird, haben sich auch in der letzten Zeit wieder vermehrt. Die Bedenken, welche zuletzt M. WACHTEL[1]) gegen die DARWIN'schen Anschauungen über die Function der Wurzelspitze und gegen die von mir für jene erbrachten Beweise[2]) geäussert hat, glaube ich so weit als möglich widerlegt zu haben durch den Nachweis, dass bei WACHTEL methodische Abweichungen unterlaufen sind, ferner durch die Einführung einer neuen Methode, welche ebenso exact wie meine früheren Glaskäppchenversuche die Beschränkung der perceptorischen Fähigkeiten auf die Spitze der Wurzel demonstrirt[3]). Diese letzte Methode erlaubt den dirigirenden Einfluss, welchen die Orientirung der Wurzelspitze im Raume auf die geotropische Krümmung des Organes nimmt, auch nach Beseitigung des Glaskäppchens an der frei wachsenden Wurzel unzweideutig sicher zu stellen, und in so fern bietet diese Methode gegenüber der älteren einige Vortheile. Tropistische Einflüsse werden aber auch durch das Verharren des Glaskäppchens auf der Wurzelspitze sicher nicht entfaltet. Weil das Glaskäppchen der Wurzelspitze nirgends fest anliegt, sind insbesondere haptotropische oder thigmotropische Krümmungen der Wurzel vollständig ausgeschlossen. Dies sei speciell einigen Bemerkungen von B. NĚMEC[4]) gegenüber hervorgehoben. Doch wird auch von diesem Autor angenommen, dass ausschliesslich die Wurzelspitze den geotropischen Reiz percipirt, und im Vereine mit den anderen Methoden lassen sich auch aus einigen von NĚMEC angeführten Versuchen Stützen für die DARWIN'sche Anschauung gewinnen. In neuester Zeit hat jedoch F. DARWIN[5]) seine Methode des Nachweises der geotropischen Spitzensensibilität bei Graskeimlingen

1) M. WACHTEL, Berichte der neuruss. Gesellsch. der Naturf. in Odessa. Bd. **23**, Heft 1 (1899). Referat von ROTHERT in Botan. Ztg. 1899, p. 227.

2) F. CZAPEK, Jahrbüch. f. wiss. Bot., Bd. **27**, p. 255 (1895).

3) F. CZAPEK, Jahrbüch. f. wiss. Bot., Bd. **35**, p. 313 (1900).

4) B. NĚMEC, Jahrbüch. f. wissensch. Botan., Bd. **36**, p. 10 (1901).

5) F. DARWIN, Preliminary note on the function of the root-tip in relation to geotropism. Extracted from the Proceed. of the Cambridge Philosoph. Soc. Vol. XL, Pt. II (1901).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in geistvoller Weise auch für Versuche mit Wurzeln brauchbar gemacht und so neues werthvolles Beweismaterial zur Lehre von der Spitzenfunction gewonnen.

Die Frage, wie weit sich die sensible Zone der Wurzel von der Spitze der Wurzelhaube hinauf erstreckt, ferner, ob auch die Wurzelhaubenzellen befähigt sind den geotropischen Reiz zu percipiren, wurde wohl zuerst von C. FIRTSCH[1]) im Institute HABERLANDT's in Angriff genommen. Es soll nach diesem Autor ausschliesslich das Calyptrogen der Wurzelspitze sein, welches die perceptorisch fungirenden Zellen enthält, weil decapitirte Wurzeln erst dann eine Hemmung ihrer geotropischen Reaction zeigen, wenn der Querschnitt durch die Region des Calyptrogens geführt worden ist. Die Haubenzellen der Wurzel sollen nach dieser Anschauung bei der geotropischen Reizperception nicht betheiligt sein. Ich habe sodann später[2]) darauf aufmerksam gemacht, dass die Ansicht von FIRTSCH nicht in Einklang zu bringen ist mit der Thatsache, dass sich decapitirte Wurzeln auch dann noch relativ sehr häufig geotropisch krümmen, wenn man sie 1 *mm* von der Spitze entfernt amputirt hat, also das Calyptrogen beseitigt ist. Auch konnte ich durch specielle Modificationen meiner Glaskäppchenmethode zeigen, dass es bei horizontal gestellten Wurzelpräparaten mit vertikal abwärts gerichteter Spitze nicht gelingt die geotropische Krümmung vollständig hintanzuhalten, wenn man nicht wenigstens die vordersten 1,5 *mm* (vom Vegetationspunkt aus gemessen) in verticale Stellung gebracht hat. Ich musste daraufhin zur begründeten Annahme kommen, dass:

1. wie aus den Versuchen von FIRTSCH hervorgeht, den ausgebildeten Haubenzellen keine specielle perceptorische Function zukommt;

2. dass sich die sensible Region, nicht wie FIRTSCH annahm, auf das Calyptrogen beschränkt, sondern bis 1,5 *mm* in die jungen Wurzelgewebe zurückreicht, und schliesslich oberhalb dieser Querzone allmählich ausklingt.

In neuester Zeit hat nun B. NĚMEC[3]) bezüglich der anatomischen Localisation der geotropischen Reizperception in der Wurzelspitze eine Ansicht aufgestellt, welche mit den eben angeführten experimentell aufgefundenen Thatsachen in scharfem Widerspruche steht. Es soll dieser zufolge ausschliesslich eine in der Columella der Wurzelhaube gelegene, Stärkekörner enthaltende Zellgruppe sein, welche die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes vermittelt. Von der Bedeutung jener

1) C. FIRTSCH, Bericht. der Deutsch. Bot. Ges., Bd. **2**, p. 248 (1884).

2) F. CZAPEK, Jahrbüch. für wiss. Botan., Bd. **27** l. c. (1895).

3) B. NEMEC, Berichte der Deutschen Bot. Ges. Bd. **18**, S. 241 (1900). — Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. **36**, S. 55 (1901).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stärkekörner wird noch später die Rede sein. NĚMEC stützt seine Ansicht auf folgende Momente: 1. Wurzeln, welche der Haube beraubt wurden, reagiren viel länger nicht auf den geotropischen Reiz, als der Wundshock dauert. 2. Die Rückkehr der Perceptionsfähigkeit bei decapitirten Wurzeln ist nicht direct an die Rückkehr der Zelltheilungen oder an die Bildung eines Callus als solchen geknüpft, sondern vielmehr an die Neubildung jener Stärke enthaltenden Haubenzellen. 3. Durch Eingypsen der Wurzelspitze gelingt es, die Stärke in den Haubenzellen zur Auflösung zu bringen, und im Zusammenhang damit tritt temporärer Verlust der geotropischen Perceptionsfähigkeit ein. Diese Argumente stimmen jedoch nicht mit dem überein, was ich durch frühere fremde und durch eigene Beobachtungen bezüglich der Wirkung von Verletzungen bei Wurzelspitzen in Erfahrung bringen konnte. Es giebt Fälle genug, in welchen der Wundshock durch Verletzungen, welche die fraglichen Haubenzellen nur theilweise oder gar nicht tangiren, um nichts geringer ist als der Shock, welcher nach Entfernung der ganzen Wurzelhaube, ja dieser und des Vegetationspunktes der Wurzel zusammengenommen, einzutreten pflegt. Schon BRUNCHORST[1]) war in der Lage, zu zeigen, dass die Anlegung eines ringförmigen Einschnittes um die Wurzelspitze gerade so wirkt, wie die vollständige Decapitirung. Nach meinen eigenen Erfahrungen[2]) wirkt bei *Vicia Faba* sowohl eine mediane einfache Längsspaltung der Wurzelspitze mit Erhaltung beider Hälften als auch Entfernung einer Längshälfte der Spitze ganz in der gleichen Weise wie vollständige Decapitirung, d. h. sie erzeugt einen 48 Stunden lang währenden Wundshock. Nach den Beobachtungen von M. WACHTEL[3]) tritt bei *Faba* Perceptionsfähigkeit von decapitirten Wurzeln früher ein, als das Meristem der Spitze regenerirt ist. Auch NĚMEC l. c. p. 23 giebt an einer anderen Stelle zu, dass die Grösse des Wundreizes nicht direct von dem Umstande abhängig ist, ob mit der Verwundung die Wurzelspitze entfernt wird oder nicht. Ich muss ferner hervorheben, dass nach meinen experimentellen Erfahrungen die geotropische Reactionsfähigkeit an total oder partiell decapitirten und geringelten Wurzeln, welche nach der Operation vertical gestellt oder auf dem Klinostaten bis zum Aufhören des Wundshocks gedreht wurden, ungefähr zu derselben Zeit wieder zurückkehrt. Mit diesen Erfahrungen steht die von mir anderweitig festgestellte Thatsache, dass die Längenausdehnung des durch die Amputation entfernten Spitzenstückes die Dauer der geotropischen Reactionsfähigkeit stark beeinflusst, nicht im Widerspruche, weil naturgemäss

1) J. BRUNCHORST, Berichte der Deutschen Bot. Ges. Bd. 2, S. 89 (1884).

2) F. CZAPEK, Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. 32, S. 202 (1898).

3) M. WACHTEL, Zur Frage über den Geotropismus der Wurzeln. Berichte der neurussischen Gesellschaft der Naturf. in Odessa. Bd. 23, Heft 1 (1899). (Russisch).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die verschieden grosse Inanspruchnahme der Regenerationsfähigkeit sich im Operationseffecte äussern muss. Ich sehe schliesslich auch keinen Grund zu der Annahme, dass in irgend einem Falle der Wundshock früher zu Ende sein könne, als sich die geotropische Reactionsfähigkeit wieder einstellt, weil wir ja kein anderes sicheres Kriterium für das Aufhören des Wundshocks haben, als eben die Wiederkehr der Perceptions- und Krümmungsfähigkeit. Aus allen diesen Gründen vermag ich mich den Anschauungen von NĚMEC über die Wirkung der Wurzelhaubenamputation nicht anzuschliessen. Die beiden anderen Argumente von NĚMEC bezüglich der Coincidenz von Restitution der geotropischen Reactionsfähigkeit und Regeneration der stärkehaltigen Haubenzellen, ferner die Coincidenz von Stärkeauflösung und Verlust der Reactionsfähigkeit beim Eingypsen sind mir Wahrscheinlichkeitsbeweise (post hoc, ergo propter hoc); sie stehen und fallen eigentlich mit dem ersten Salze bezüglich der Wirkung der Haubenamputation. Ohne Beiziehung anderer strenger Beweise vermag ich, ohne die Richtigkeit der einschlägigen Beobachtungen von NĚMEC in Frage zu ziehen, die genannten Momente denn auch nicht als zwingend anzusehen für die Ansicht, dass die perceptorische Function auf die Haubenzellen beschränkt sei, zumal gewichtige Gründe einer solchen Meinung entgegenstehen.

Ich kann daher nach wie vor nur die Anschauung vertreten, dass nicht nur die Zellen der äussersten Wurzelspitze, sondern auch die Zellen der aus dem Meristem hervorgegangenen jungen Gewebe zur Aufnahme des geotropischen Reizes befähigt sind. Ich will jedoch damit nicht den von NĚMEC als Sitz der Perceptionsfähigkeit angesehenen Haubenzellen die Fähigkeit zur Reizperception absprechen, wenn ich auch die geotropische Reizaufnahme als das ausschliessliche Privilegium dieser Zellen nicht betrachten kann.

Der Frage, ob die Function der geotropischen Reizaufnahme irgend einem speciellen Gewebe der sensiblen Spitze zukommt, bin ich bereits bei einem früheren Anlasse näher getreten[1]). MAC DOUGAL[2]) hat ferner die Ansicht aufgestellt, dass für Traumatropismus (und Geotropismus) das Periblem der Wurzelspitze das reizempfindliche Gewebe darstellt, weil sich die Wurzeln nur nach Verbrennung einer Periblemflanke traumatropisch krümmen. Durch zahlreiche Versuche bin ich jedoch zu der Meinung gekommen, dass sämmtliche Gewebe der Wurzelspitze geotropisch sensibel sein dürften, sowohl Meristem als auch Plerom, wie Periblem, und es steht nichts im Wege, die Perception des geotropischen Reizes, wie für die anderen Spitzengewebe, so auch für die NĚMEC'schen Zellen der Wurzelhaube, in Anspruch zu nehmen.

1) F. CZAPEK, Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. **32**, S. 230 (1898).
2) MACDOUGAL, Botan. Gazette 1897. S. 320.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Fähigkeit dieser Zellen, den geotropischen Reiz aufzunehmen, bringt nun NĚMEC in Zusammenhang mit dem Gehalte derselben an Stärkekörnchen, welche bei verschiedener Orientirung der Wurzel ihre Lage in den Zellen ändern, wie dies zuerst DEHNECKE[1]) bei Chromatophoren beobachtet hat. Auf diese Weise sollen sie einen speciell zur Perception der Lage des Organs im Raume geeignet construirten Apparat darstellen, analog den Otolithen bei Thieren. Die Möglichkeit eines derartigen Zusammenhanges will ich nicht in Abrede stellen, doch kann ich nicht mit NĚMEC in solchen Stärke hältigen Zellen den einzigen Apparat erblicken, welchen die Wurzel zur geotropischen Reizperception besitzt. Einmal muss ich es als erwiesene Thatsache betrachten, dass die in Rede stehenden Zellen nicht die einzigen sensiblen Zellen der Wurzelspitze sind, zum anderen kommen in den übrigen sensiblen Wurzelspitzengeweben ähnliche Stärkezellen nicht vor. Ein specielles „geotropisches Sinnesorgan" stellen also, so weit ich heute die Sachlage beurtheilen kann, die NĚMEC'schen Haubenzellen für die Wurzel nicht dar, wenn auch die Hypothese von NĚMEC, dass die Stärkekörner dieser Zellen durch Lageveränderungen nach Art von Otolithen in diesen Haubenzellen die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes vermitteln sollen, sich bewahrheiten sollte.

Haben wir nun sonst irgend welche Anhaltspunkte zu einer näheren Kenntniss des Perceptionsvorganges in der Wurzelspitze? Ich habe bereits bei einer früheren Gelegenheit ausgeführt, dass wir annehmen können, „dass entweder jede Spitzenzelle für sich in ihrem Protoplasma einen geotropisch sensiblen Apparat birgt, ohne dass alle Zellen zusammen erst ein derartiges Organ für die geotropische Wahrnehmung darstellen, indem bestimmte Momente der Anordnung und Verbindung der Zellen hierbei im Spiele stehen"[2]). Ich sagte weiter (l. c.): „Ich glaube aber, dass diese beiden Fälle keine sich gegenseitig ausschliessenden Gegensätze darstellen, sondern dass sie sich sehr wohl beide zugleich realisirt erweisen können und sich gegenseitig unterstützen." Auf diesen letzten Satz möchte ich hier speciell Gewicht legen im Hinblick auf die in der letzten Zeit lebhafter gewordene Discussion über die bei der Reizperception in's Spiel kommenden Factoren. Es liegt im Wesen eines jeden Reizvorganges, dass bei der Perception wie bei der Reizreaction niemals die Vorgänge in jeder einzelnen sensiblen, respective reagirenden Zelle allein das Wesentliche darstellen, sondern dass die gleichzeitig in Action tretenden Wechselbeziehungen der gereizten Zellen ein ebenso wich-

1) DEHNECKE, Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörner. Dissertation. Bonn 1880.

2) F. CZAPEK, Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. 32, S. 233 (1898).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tiges Moment für die Inscenirung des ausgelösten Vorganges bilden. Kein Protoplast handelt für sich allein, sondern vollbringt seine Thätigkeit nur im engen Zusammenhang mit den Protoplasten der anderen Gewebszellen, welche an dem physiologischen Vorgange betheiligt sind. Wenn auch im Pflanzenreiche so grob auffällige und hoch differenzirte Correlationen nicht vorkommen, wie sie sich z. B. in den Körperbewegungen eines Thieres zeigen, so ist doch eine jede geotropische oder phototropische Krümmung dafür zur Demonstration geeignet, dass die in gleicher Weise „innervirten" Zellen der oberen und unteren Flanke verschieden und in harmonisch abgestufter Weise sich an der Reizreaction betheiligen — nicht anders als die Theile des Protoplasten in einem sich geotropisch krümmenden, einzelligen Mucorineen-Sporangiumstiel zusammenarbeiten müssen, um den Krümmungseffect zu erzielen. Dies ist immer wieder bei der Beurtheilung der Vorgänge in der Krümmungsmechanik ungebührlich in den Hintergrund gestellt worden und kann nicht genug in seiner Wichtigkeit hervorgehoben werden. Ich glaube nun, dass auch bei der Reizperception ein solches Zusammenwirken der sensiblen Zellen keine geringere Rolle spielen dürfte als etwaige in der einzelnen Zelle stattfindende Perceptionsprocesse. Dabei fasse ich als Reizperception im Sinne PFEFFER's alle Processe zusammen, welche in dem sensiblen Organ in Folge des Schwerkrafteinflusses unterlaufen und welche sich nicht äusserlich als Reizbewegungsvorgänge darstellen.

Hinsichtlich der Frage, ob in geotropisch sensiblen Zellen Apparate zur Aufnahme des Schwerkraftreizes vorhanden seien, hat sich bekanntlich NOLL[1]) dahin geäussert, dass möglicherweise die Empfangsvorrichtung für den geotropischen Reiz in Form einer Centrosphäre mit einem specifisch schwereren Centrosom gegeben sein könne, welche aber nicht mit den bei Zelltheilungen beobachteten Centrosphären identisch seien und vielleicht in ihren Dimensionen unter die Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit herabgehen. Ob es nun ein nothwendiges Postulat ist, einen besonders ausdifferenzirten Apparat in der geotropisch sensiblen Zelle anzunehmen, möchte ich als mindestens controvers betrachten. Ein jedes Mikrosom, ein jeder Krystall, ein jedes Stärkekorn oder anderes Inhaltskörperchen in geeigneten Partien des Protoplasten, welche sich nicht in lebhafter Strömung befinden, kann an der ruhenden Hautschichte des Protoplasten, welcher auch ich mit NOLL eine Bedeutung für die geotropische Reizaufnahme zuschreiben möchte, die Reizperception in bestimmten Fällen vermitteln, und es steht natürlich frei auch für die Stärkekörner in gewissen Zellen mit

1) F. NOLL, Jahrb. für wiss. Bot. Bd. **34**, S. 502 (1900).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Haberlandt[1]) und Nèmec eine derartige Rolle zu vindiciren. Dass Lageveränderungen durch den Einfluss der Schwerkraft selbst beim Zellkern vorkommen können, hat Heine[2]) beobachtet, und gewisse Cytoplasmaansammlungen im physikalisch unteren Theile der Zellen hat Nèmec[3]) abgebildet und beschrieben. Alle diese Dinge können und werden auch gewiss vielfach mit der Aufnahme des Schwerkraftreizes in Beziehung stehen, ohne dass sich die sensiblen Zellen durch besondere Einrichtungen in ihrem Protoplasten auszuzeichnen brauchen. Damit muss natürlich auch zugegeben werden, dass die Eigenschaft der geotropischen Sensibilität nicht auf der Fähigkeit der Zellen beruht, passive Lageveränderungen von Inhaltskörpern vor sich gehen zu lassen, sondern auf der Existenz einer Fähigkeit in bestimmter Weise durch solche Vorgänge reizbar zu sein. Und die Natur dieser Reizbarkeit ist uns heute noch durchaus unbekannt.

Ich habe bei früherer Gelegenheit[4]) darauf aufmerksam gemacht, dass geotropisch gereizte Wurzelspitzen gewisse histochemische Differenzen gegenüber ungereizten Organen aufweisen, nämlich verminderte Oxydation von leicht oxydablen Reagentien (Guajak, Indigweiss, α Naphthol + p Phenylendiamin) und Vermehrung gewisser reducirender Stoffe.

Diese Veränderungen im sensiblen Organ sind von einigem Interesse, weil sie sich bestimmt schon vor dem Krümmungseintritte an der Stelle der Reizperception einstellen. Selbstverständlich ist auch hierdurch ein näheres Verständniss der geotropischen Reizperception nicht gewonnen, und Noll[5]) hat mich offenbar missverstanden, wenn er meint, dass ich in diesen chemischen Veränderungen den Perceptionsvorgang zu erblicken glaube. Dass diese chemischen Veränderungen sich in der ganzen Wurzelspitze gleichmässig zeigen, ohne Bevorzugung einer oder der anderen Flanke, spricht durchaus nicht gegen ihren Zusammenhang mit der geotropischen Reizperception. Wenn sich auch die geotropische Reaction in einem Antagonismus zwischen Ober- und Unterseite (äusserlich!) äussert, so kann es doch eine ganze Anzahl von anderen Reactions- wie Perceptionsvorgängen geben, welche in beiden Wurzelflanken ganz gleichartig ablaufen, gleichwie verschiedene Maschinentheile trotz verschiedener Bewegung und Function sich gleichmässig erhitzen können, oder andere Veränderungen erleiden.

---

1) G. Haberlandt, Berichte der Deutsch. Bot. Ges. Bd. **18**, S. 261 (1900).

2) Heine, Berichte der Deutsch. Bot. Ges. Bd. **3**, S. 190 (1885).

3) B. Nèmec, Jahrb. für wiss. Bot. Bd. **36**, S. 70 (1901) u. ff.

4) F. Czapek, Berichte der Deutsch. Bot. Ges. Bd. **15**, S. 516 (1897) und Jahrb. für wiss. Bot. Bd. **32**, S. 208 (1898).

5) F. Noll, Jahrb. für wiss. Bot. Bd. **34**, S. 485 (1900).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es lässt sich, wie zu ersehen, heute noch den Vorgängen der Reizperception in der einzelnen Zelle ein recht geringes Verständniss abgewinnen, wenn wir auch im Sinne mehrerer Autoren der jüngsten Zeit die Annahme zulassen wollen, dass passive Lageveränderungen von gewissen Inhaltskörpern mit dem Processe der Schwerkraftwahrnehmung in irgend einem Zusammenhange stehen. Als dasjenige Organ im Cytoplasma, in welchem die Reizaufnahme höchst wahrscheinlich stattfindet, möchte ich conform mit NOLL[1]) die ruhende Hautschichte des Protoplasten betrachten, eine Anschauung, welche auch durch die neueren Arbeiten über geotropische Reizwahrnehmung nichts von ihrer Bedeutung eingebüsst hat.

Der geotropische Perceptionsvorgang theilt aber mit allen anderen physiologischen Processen in vielzelligen Organen die Eigenschaft, dass er nicht nur eine Function der Einzelzellen darstellt, sondern auch eine Function des Gewebeverbandes, indem alle sensiblen Zellen in innigstem Contact mit einander cooperiren, in Reaction, wie in Perception. A priori kann man sich ein solches Zusammenwirken der sensiblen Zellen bei der Reizperception in doppelter Weise vorstellen: erstens verbunden mit einer weiteren directen Schwerewirkung (Gewichtswirkung bei auf einander gelagerten Zellcomplexen) und zweitens ohne das Hinzutreten von Wirkungen, die durch solche Schwerkrafteinflüsse zu Stande kommen.

Ich habe in einer früheren Arbeit[2]) ausführlich die Möglichkeiten erwogen, die sich an eine gegenseitige Beeinflussung von Zellreihen durch ihr Gewicht knüpfen, doch ohne diesen Momenten ausschliesslich eine massgebende Bedeutung beilegen zu wollen, und ohne die geotropische Sensibilität der Einzelzellen in ihrer thatsächlichen Wichtigkeit zu vergessen. Auch war es gar nicht meine Absicht irgend ein Moment auf Kosten der anderen ungebührlich in den Vordergrund zu rücken und etwa eine „neue Theorie“ für den Geotropismus aufzustellen. Gegenüber einer eingehenden kritischen Erörterung, welche ein Theil dieser Arbeit durch NOLL erfahren hat, kann ich nur sagen, dass die Hauptschwierigkeiten des geotropischen Problems dieselben sind, ob man nun den Einzelzellen oder den Geweben eine Ausschlag gebende Bedeutung bei der Perception zuschreibt — eine Bedeutung, die thatsächlich beiden zukommt.

Ein Gewichtseinfluss von darüber liegenden Zellen auf darunter liegende kann nun in sehr verschiedener Weise zu Stande kommen. Sowohl die ganzen Zellen mit ihren Häuten können einen Druck nach unten ausüben, wie eine jede andere Masse unter dem Einflusse

1) F. NOLL, Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg. Bd. **3**, S. 532 (1888) und Naturwiss. Rundschau 1888, S. 43.

2) Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. **32**, S. 175—308 (1898).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Schwere. In Fällen, in denen der Druck nach unten etwa durch eine Spannung der jeweilig unteren Zellwände äquilibrirt erscheint, kann aber das Gewicht von Protoplasmatheilen durch die Communication der Plasmaverbindungen hindurch einen Einfluss auf die darunter liegenden Zellen ausüben. Es besteht überhaupt eine ganze Reihe von solchen Möglichkeiten. Dasjenige, was ich bei früheren Gelegenheiten als „Radialdruck" zusammengefasst habe, ist also durchaus kein einheitlicher Factor, und kann nur als eine Bezeichnung für verschiedene, doch bestimmt gerichtete Schwerewirkungen im sensiblen Organ angesehen werden. Deshalb trifft auch jener Versuch NOLL'S, in welchem er den „Radialdruck" durch künstliche Belastung zu ersetzen suchte, nicht den Kern der Sache, und ich halte es überhaupt für unmöglich, die verschiedenen Schwerewirkungen, welche im sensiblen Gewebe eine Rolle spielen, durch irgend ein künstliches Mittel zu ersetzen.

Wenn solche Schwerewirkungen im Gewebeverbande bei der geotropischen Reizperception auch eingehende Berücksichtigung bei der Beurtheilung der ganzen Sachlage verdienen, so können doch solche Beeinflussungen der Zellen unter einander nicht die einzigen sein, die eine Rolle spielen, und jede Veränderung, die sich in der einzelnen für sich percipirenden Zelle vollzieht, muss nothwendiger Weise in den Nachbarzellen durch Fortpflanzung von Reizen neue Veränderungen hervorrufen, wie es allgemein bei der Ausübung von Functionen durch Zellen im Gewebeverbande der Fall ist.

Wie allgemein zugegeben wird, unterscheidet sich der sichtbare anatomische Aufbau der plagiogeotropischen Seitenwurzeln in keiner Hinsicht von dem Baue der orthogeotropischen Hauptwurzeln. Beide sind vollständig radiär construirte Organe, und insbesondere ist in der Structur der Wurzelspitze zwischen Haupt- und Nebenwurzeln nicht der geringste Unterschied zu constatiren. Auch hat in neuester Zeit NĚMEC sicherstellen können, dass die Stärke enthaltenden Zellen der Wurzelhaubencolumella, welche er für den Sitz der geotropischen Reizperception ansieht, bei Haupt- und Nebenwurzeln in ganz gleicher Weise beschaffen sind; natürlich lagern sich die Stärkekörner in der Ruhestellung des Organs bei plagiotropen Wurzeln an die untere Längswand an, während sie bei den orthotropen Wurzeln die untere Querwand tangiren. Ich hob die Wichtigkeit der völligen Identität des reizaufnehmenden Apparates bei ortho- und plagiotropen Wurzeln schon bei früherer Gelegenheit hervor[1]): „Hier wird besonders klar gezeigt, dass es nicht auf die Structur des perceptiv thätigen Organs ankommt, wenn als Reactionseffect eine orthotrope und plagiotrope Stellung resultirt." Auch NĚMEC muss zugeben,

1) Weitere Beiträge, S. 235 (1898).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dass sein „Perceptionsapparat" bei Haupt- und Nebenwurzeln gleich beschaffen ist. Auf einem anderen Standpunkte steht jedoch in dieser Hinsicht NOLL[1]), welcher bei verschiedenen Gelegenheiten scharf hervorgehoben hat, dass man bei orthotropen und plagiotropen Organen eine Verschiedenheit im Zustande des reizempfangenden Apparates annehmen müsse. Ich habe in meinen „weiteren Beiträgen"[2]) NOLL gegenüber die Anschauung vertreten, dass bei dem geotropischen Stimmungswechsel plagiotroper Organe und ihrer Verwandlung in temporär oder dauernd orthogeotropische Organe der alterirte Theil des Reizvorganges nicht die Reizperception selbst sei, sondern der Umsetzungsvorgang zwischen Perception und Reaction. NOLL hat in seiner kritischen Besprechung meiner Arbeit jedoch nochmals seine differente Auffassung betont.

Dass der anatomische Sitz solcher Reizstimmungsänderungen nur in der Wurzelspitze gelegen sein kann, habe ich wenigstens für einen Fall (für die Umstimmung des Seitenwurzelgeotropismus durch Licht) sicher zeigen können, indem es gelingt, die Seitenwurzeln durch Aufsetzen von Stanniolkäppchen für den Lichteinfluss unempfindlich zu machen[3]).

Bei einer objectiven Erörterung dieser Fragen kommt es vor allem darauf an, was man unter Reizperception versteht, und als „reizempfangenden Apparat" auffasst. Nimmt man mit NOLL centrosphärenartige Structuren oder mit NĚMEC Stärkekörner enthaltende sensible Zellen als anatomisches Substrat für die Reizperception an, so ist es wohl ausgeschlossen von einer „Aenderung des reizempfänglichen Apparates" durch umstimmend wirkende Factoren zu sprechen, da ein solches „Sinnesorgan" eine stabile unveränderliche Einrichtung darstellt, wie etwa ein thierisches Auge oder Gehörorgan.

Desgleichen, wenn (wie ich glauben möchte) keine speciell ausdifferenzirte geotropische Einrichtung, sondern eine Wirkung der in jeder Zelle vorhandenen specifisch schwereren Inhaltskörper die Schwerkraftwahrnehmung vermitteln sollte.

Die Wirkung aller dieser Apparate auf die geotropisch sensible Hautschicht des Protoplasma's der reizaufnehmenden Zellen kann daher nicht geändert werden. Die Aenderung kann also nur von diesen Processen erst ausgelöste Vorgänge betreffen, und der Grad der Abhängigkeit dieser Umstimmung von den ersten Vorgängen der Reizperception lässt sich heute noch gar nicht bestimmen. Wenn

1) F. NOLL, Heterogene Induction 1892, S. 26. Sinnesleben der Pflanzen 1897, S. 85, und Jahrb. für wiss. Bot. Bd. **34**, S. 492 (1900).

2) l. c., S. 235, 246, 294.

3) Richtungsursachen der Seitenwurzeln. Sitzungsber. der Wiener Akademie 1895, S. 50.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ich die Worte gebrauchte: „Es spricht manches dafür, dass in allen diesen Fällen die Veränderung einsetzt im Uebertragungsmechanismus zwischen sensibler und motorischer Sphäre, also in dem Theile des Reflexapparates, welcher als Reflexcentrum angesehen werden muss“ (l. c. S. 294), so hatte ich nichts anderes als den eben ausgesprochenen Gedanken im Sinne und sah mich gezwungen, gegenüber NOLL's[1]) „geotropischer Maschine“, welche für Plagiotropie und Orthotropie eine gänzlich verschiedene Aufnahmsvorrichtung verlangt, dies scharf zu betonen. Wenn NOLL unter die „Aenderungen im massgebenden Zustand des reizempfänglichen Apparates“, die bei Umstimmungen unterlaufen, auch ausgelöste Aenderungen im Protoplasma derjenigen Zellen, welche den supponirten centrosphärenartigen Apparat enthalten, subsumirt (er äussert sich in seiner letzten Arbeit hierüber nicht), so träfe ein solcher Standpunkt vollkommen mit meiner Auffassung zusammen, würde sich jedoch nicht identificiren lassen mit den in der „Heterogenen Induction“ von dem genannten Forscher niedergelegten Ansichten.

Uebrigens ist es nicht nur bei höheren Thieren, sondern auch bei den niedrig organisirten Lebewesen eine allgemein verbreitete Erscheinung, dass erst Correlationen zwischen der Erregung des reizpercipirenden Sinnesorganes und den übrigen Zuständen des Organismus eine Variation der ausgelösten Reflexbewegungen, d. h. Umstimmungen vermitteln, so dass nicht etwa Alterationen des reizempfänglichen Apparates selbst die Reizstimmung ändern. Natürlich können sich alle diese Vorgänge in einer und derselben geotropisch sensiblen Zelle vollziehen, wie es z. B. in *Phycomyces*-Fruchtträgern geschehen muss. Ich möchte aber auch für die sensiblen Wurzelspitzenzellen annehmen, dass sie nicht nur den geotropischen Reiz percipiren, sondern auch die Umsetzungen in den motorischen Vorgang besorgen. Nach allem steht wohl kaum etwas der Annahme im Wege, dass bei orthogeotropischen und plagiogeotropischen Wurzeln die ersten Vorgänge der Reizperception dieselben sein dürften.

Bei der physiologischen Beurtheilung, ob in einem Organe unter den gegebenen Verhältnissen eine geotropische Reizperception stattgefunden hat, sind wir einzig und allein auf das Kriterium einer einige Zeit nachher eintretenden geotropischen Krümmung, der Reizreaction, angewiesen. Wir dürfen natürlich niemals umgekehrt aus dem Ausbleiben einer Reizkrümmung auf ein Unterbliebensein der Reizperception schliessen, ein Satz, den ich durch zahlreiche experimentelle Erfahrungen in meinen Arbeiten über Geotropismus immer wieder illustriren konnte. Von besonderer Bedeutung ist dieser Punkt bei der Beurtheilung der normalen geotropischen Gleichge-

1) Heterogene Induction (1892), S. 19 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wichtslage Während NOLL[1]) auf Grund seiner theoretischen Ueberlegungen daran festhält, dass die Ruhelage eines geotropisch sensiblen Organs eine „reizlose Stellung" ist, hat PFEFFER[2]) mit Recht hervorgehoben, dass eine Reizwirkung der Schwerkraft auch in der geotropischen Ruhelage vorhanden sein müsse, weil nach Aufhören des geotropischen Reizes eine gekrümmte Wurzel auf dem Klinostaten alsbald ihre Krümmung ausgleicht.

Gegenüber NOLL möchte ich hervorheben, dass ich mich nicht nur im Wort auf dem Standpunkte PFEFFER's befinde, und dass ich meine Auffassung in den „weiteren Beiträgen", S. 195, klar dahin präcisirt habe, dass die geotropische Gleichgewichtslage einem bestimmten, durch den Schwerkrafteinfluss ausgelösten Zustande des Organs (Geotonus) entspricht, und das Organ nach einer Ablenkung aus der Ruhelage in selbstregulatorischer Weise auf dem kürzesten Wege in diese Ruhelage zurückzukehren strebt. Dabei kann man wohl, um unnöthige neue Ausdrücke zu vermeiden, dem gewöhnlichen älteren Sprachgebrauche folgen und von „Aufhören der geotropischen Reizung", „ungereizter Wurzel" etc. sprechen, weil man dabei unter Reiz nur Krümmungsreiz versteht. Allerdings würde es sich empfehlen den letzteren Terminus regelmässig zu gebrauchen, um missverständliche Auffassungen der geotropischen Ruhelage auszuschliessen. Es sei daran erinnert, dass die invers verticale Stellung für ortho- und plagiogeotropische Wurzeln von der normalen Ruhelage nicht unterscheidbar ist und ebenso wie diese keine Krümmung auslöst. Es kann demnach der Geotonus dieser Stellungen sich vom Geotonus der Ruhelage nicht unterscheiden, eine Erfahrung, welche noch weiterhin bei der Erforschung der geotropischen Erscheinungen ihre grosse Tragweite erweisen dürfte.

Wie bekannt, vergeht zwischen Beginn einer geotropischen Reizung und dem Anfange des Krümmens der Wurzel eine gewisse Zeit, welche ich für eine Reihe von Objecten bestimmt habe: sie beträgt bei gewöhnlicher Zimmertemperatur für die empfindlichsten Objecte, wie *Phycomyces nitens*, mindestens 20 Minuten, für wenig empfindliche Objecte auch mehrere Stunden, Meist schwankt sie von 20—60 Minuten. Diese Zeit, welche ich conform dem Vorgehen der Thierphysiologie als Reactionszeit bezeichnet habe, wird am genauesten durch mikroskopische Beobachtung bestimmt. Sie ist bei demselben Organ abhängig 1. von der Temperatur, 2. von der Grösse der einwirkenden Kraft, 3. vom Neigungswinkel des Organs zur Kraftrichtung.

1) F. NOLL, Heterogene Induction, S. 17. Sinnesleben, S. 83. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. **34**, S. 487 (1900).

2) W. PFEFFER, Reizbarkeit der Pflanzen 1893, S. 19 des Sep.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es lässt sich aber feststellen, dass geotropisch reizbare Organe, welche man eine gewisse Zeit hindurch gereizt und noch vor Ablauf der Reactionszeit auf den Klinostaten gebracht hat, durch den Eintritt einer geotropischen Krümmung documentiren, dass bereits in ihnen ein geotropischer Krümmungsreiz ausgelöst worden ist, d. h. dass in ihnen geotropische Perception stattgefunden hat. Die minimale Reizungsdauer, welche unter solchen Verhältnissen ausreicht, um eine eben merkliche Nachkrümmung auf dem Klinostaten hervorzurufen, beträgt in der Regel 15—25 Minuten, ist also stets erheblich kleiner als die Reactionszeit. Dies ist das einzige Mass, welches wir besitzen, um die Zeitdauer zu beurtheilen, welche ein geotropischer Reiz währen muss, damit geotropische Perception zu Stande kommt. Ich habe diese Zeit nach dem Beispiele der Thierphysiologie Präsentationszeit für den geotropischen Reiz benannt. Sie ist zu definiren als diejenige Reizungsdauer, welche eben noch Reizreactionen hervorrufen kann. Dieser rein praktische Zeitbegriff ist vollkommen unanfechtbar und setzt nicht etwa, wie NOLL[1]) sagt, ein Fehlen der Perception während der Präsentationszeit voraus. Wohl aber giebt er das kleinste Zeitmass an, für welches noch Perception durch das Reagens der Reizkrümmung nachweisbar ist.

Von Bedeutung hat sich der Begriff der Präsentationszeit bei der Beurtheilung jener Vorgänge erwiesen, welche bei der Rotation geotropisch sensibler Organe auf dem Klinostaten parallel der Organachse stattfinden. Ich habe dargelegt (Weitere Beiträge, S. 188), dass bei hinreichend kurzer Umdrehungsdauer des Apparates das rotirende Organ so rasch seine Flankenorientirung wechselt, dass keine Reizperception zu Stande kommen kann. NOLL[2]) hat aber mit Recht betont, dass bei längerer Dauer des Versuches auch die Wirkung kurzer, intermittirender Schwerkraftreize sich äussern müsse. Ich möchte hierzu nur bemerken, dass sich diese Wirkungen intermittirender Reizung erst nach längerer Zeit äussern können, wie ja auch in den Versuchen NOLL's selbst der Reizerfolg erst nach 2—3 Stunden erzielbar war. Jedenfalls ist nicht nur während der ersten Umdrehung der Klinostatenachse eine Wirkung intermittirender Reize ausgeschlossen, sondern eine solche tritt erst spät und allmählich ein. NOLL macht für seine Klinostatentheorie auch das von ELFVING[3]) zuerst festgestellte Längenwachsthum von Grasknoten während ihrer Rotation auf dem Klinostaten geltend und erklärt dies ebenfalls durch intermittirende geotropische Reizung während der Drehung des

1) Ueber Geotropismus (1900), S. 461.

2) Ueber Geotropismus (1900), S. 461.

3) Fr. Elfving, Beitrag zur Kenntniss der Einwirkung der Schwerkraft. Acta Soc. Fenn. **12** (1880).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Klinostaten. An und für sich liesse sich gegen diese Auffassung nichts einwenden. Doch halte ich die Thatsache, dass Wurzeln und Sprosse auf dem Klinostaten keine messbare Alteration ihres Längenwachsthums[1]) auf dem Klinostaten zeigen, für ein gewichtiges Argument gegen die Annahme einer einseitigen Geltung der Auffassung von NOLL über das Verhalten geotropisch reizbarer Organe auf dem Klinostaten. Wenigstens sehe ich keinen Grund, weshalb Wurzeln oder Sprosse, vorausgesetzt, dass NOLL's Klinostatentheorie allein richtig ist, nicht auch eine Steigerung ihres Längenwachsthums, wie die Grasknoten, zeigen sollen.

Wenn man annimmt, dass bei langem Aufenthalt auf dem Klinostaten doch auch eine Wirkung kurzer intermittirender Schwerkraftreize mit der Zeit zu Stande kommen dürfte, so frägt es sich weiter, warum die Wurzeln auch nicht vorübergehend geotropische Krümmungen auf dem Klinostaten zeigen, sondern geradlinig weiterwachsen, ohne dass ihre geotropische Reizung zum Ausdruck kommt. Dies beruht offenbar auf der Gegenwirkung des Autotropismus, welcher die sehr leichten geotropischen Krümmungen ausgleicht, bevor sie eine messbare Grösse erreichen.

Damit ist aber wohl auch zugleich gesagt, dass die intermittirende Schwerkraftreizung auf dem Klinostaten keineswegs die Hauptrolle beim Zustandekommen des zu beobachtenden Effectes spielt. Im Uebrigen möchte ich in diesen Fragen, wie auch in anderen wesentlichen Punkten, den Standpunkt NOLL's nicht als einen dem meinigen „völlig entgegengesetzten" betrachten, wenn auch einzelne Factoren hier und dort in ungleicher Weise bezüglich ihrer Bedeutung eingeschätzt werden. Sind doch bei allen Problemen, deren Bearbeitung bis zu einem höheren Grade gediehen ist, die Differenzen zwischen den einzelnen Beobachtern in der Regel kleiner als es den Anschein hat und beruhen zum grossen Theil nur auf einer verschiedenen subjectiven Würdigung der in Betracht kommenden Thatsachen und Einflüsse.

Im Allgemeinen müssen wir uns gestehen, dass unsere bisherigen Erfahrungen über die geotropische Reizperception bei Weitem nicht hinreichen, um uns einen Einblick in das geotropische Problem zu gestatten. Speciell möchte ich darauf hinweisen, dass die Lage der optimalen Reizwirkung, die geotropische Gleichgewichtsstellung der orthogeotropischen und plagiogeotropischen Organe durch keinen der bisher unternommenen Erklärungsversuche in befriedigender Weise zur Darstellung kommt. Die in neuester Zeit besonders hervorgehobenen geotropischen Apparate im Innern der sensiblen Zellen

1) FR. SCHWARZ, Untersuch. aus dem Bot. Instit. zu Tübingen. Bd. 1, S. 63 ff. (1881.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind, wie die Auseinandersetzungen HABERLANDT's[1]) zeigen, in ihrer Wirkung ebenso schwer verständlich, wie die früher in's Auge gefassten Möglichkeiten. Setzt man z. B. an Stelle der von mir näher ausgeführten Radialdruckhypothese die neuere Otolithenhypothese, so hat man eine an verschiedenen Punkten der Plasmahautschicht differente geotropische Sensibilität anzunehmen (HABERLANDT l. c.), und kann in letzter Linie z. B. die Differenz des Verhaltens von plagiotropen Seitenwurzeln oder Seitenästen in gleicher Winkeldistanz oberhalb und unterhalb der horizontalen Lage ebenso wenig ungezwungen verstehen, wie durch die Radialdruckhypothese, da in beiden Fällen symmetrische gleiche Veränderungen angenommen werden müssen. Meine Meinung geht dahin, dass es besonders die nähere Kenntniss vom Seitenwurzelgeotropismus sein dürfte, welche uns in der Lösung des so interessanten geotropischen Problems einige Schritte weiter bringen wird.

---

5. F. Czapek: Zur Kenntniss der Stickstoffversorgung und Eiweissbildung bei Aspergillus niger[2]).

Eingegangen am 25. September 1901.

Die Schimmelpilze, darunter besonders auch *Aspergillus niger*, sind im Hinblick auf ihre Versorgung mit Stickstoff sehr häufig einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden, so dass wir wissen, dass eine ausserordentlich grosse Zahl verschiedener organischer und anorganischer Stickstoffverbindungen im Stande ist *Aspergillus* mit Stickstoffnahrung zu versorgen[3]). Doch liessen sich, wie noch die letzte Zusammenstellung in PFEFFER's[4]) Handbuch lehrt, kaum irgend welche Beziehungen zwischen der chemischen Constitution der dargereichten Stickstoffnahrung und dem Nährwerthe sicher stellen.

1) G. HABERLANDT, Berichte der Deutschen Bot. Ges. Bd. **18**, S 271 (1900).

2) Ausgeführt mit Unterstützung der Gesellschaft zur Förderung deutscher Wissenschaft, Kunst und Litteratur in Böhmen.

3) Hauptsächliche Litteratur: C. NÄGELI, Untersuch. über die niederen Pilze, S. 1 ff. (1882). J. REINKE, Untersuch. aus dem botan. Instit. zu Göttingen, III, S. 37 (1888). W. PFEFFER, Jahrb. für wissensch. Bot., Bd. **28**, S. 206 (1895) und Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 1, S. 398 (1897) und die hier citirte Litteratur. Aus der neuesten Litteratur ist besonders zu nennen: L. LUTZ, Annal. des sc. nat. Bot. **(8) 7**, S. 1 (1899).

4) W. PFEFFER, Pflanzenphysiologie 1897, l. c.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: 19

Autor(en)/Author(s): Czapek Friedrich

Artikel/Article: Ueber den Vorgang der geotropischen Reizperception in der Wurzelspitze. 1116-1130