

Dieses interessante *Coleosporium* scheint einen Uebergang zu bilden zu anderen Coleosporieengattungen, z. B. zu der merkwürdigen *Coleopuccinia*. Doch werde ich diese Beziehungen erst ausführlicher erörtern, wenn mir mehr exotische Coleosporieen zur Untersuchung zugänglich sein werden.

Die beigegebenen Abbildungen hat Herr Dr. PAUL RÖSELER bei mir nach der Natur gezeichnet.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1 und 2. Längsschnitte des Randes zweier Uredolager von *Coleosporium Campanulae* (Pers.) Lév. auf *Campanula Trachelium*. Vergr. 420.

„ 3. Längsschnitt der Randpartie eines Uredolagers von *Coleosporium Inulae* (Kze.) Fckl. auf *Inula Aschersoniana* Janka vom Berge Athos. Vergr. 240.

Fig. 4—10. *Coleosporium paraphysatum* Diet. et Holw. auf *Liabum discolor* von Mexiko leg. E. W. D. HOLWAY. In sämtlichen Zeichnungen sind die den Epidermiszellen aufsitzenden Haare weg gelassen.

Fig. 4 und 5. Längsschnitte junger Teleutosporenlager. Vergr. 420.

„ 6. Längsschnitt eines gekeimten Teleutosporenlagers. Die Sterigmen wachsen zwischen den Epidermiszellen heraus. Links sind eine oder zwei Epidermiszellen beim Schnitte entfernt worden. Vergr. 420.

„ 7. Längsschnitte benachbarter ausgekeimter Teleutosporenlager. Die Sterigmen dringen zwischen den Epidermiszellen nach aussen. Vergr. 162.

„ 8. Längsschnitte der Randpartie eines Uredolagers, um die keulenförmigen randständigen Paraphysen zu zeigen, die die Epidermis empor gewölbt und gesprengt haben. Von der Epidermis ist am Schnitte nur der unterste aufgerichtete Theil zu sehen. Vergr. 420.

„ 9 und 10. Zwei Uredosporen. Vergr. 762.

37. B. Němec: Die Perception des Schwerekräftreizes bei den Pflanzen.

Eingegangen am 25. Juni 1902.

Im dritten Hefte dieser Berichte ist ein Aufsatz von HABERLANDT (II) über die Perception des Schwerekräftreizes erschienen, der mich aufgemuntert hat, auch meinerseits Beiträge zur Lösung dieser Frage zu veröffentlichen. Die meisten Thatsachen, die ich hier in aller Kürze anführen will, habe ich schon auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Hamburg 1901 mitgetheilt, mit einer Veröffentlichung wollte ich jedoch aus verschiedenen Gründen eine längere Zeit abwarten.

I.

In meiner ausführlichen Arbeit führe ich Versuche an, welche beweisen, dass die geotropische Perceptionsfähigkeit nach Entfernung der stärkehaltigen Wurzelhaube so lange ausbleibt, bis sich wieder Zellen mit beweglichen Stärkekörnern regeneriert haben. Ich führe nicht einfache Resectionsversuche an, sondern war bemüht durch das Studium des Einflusses des Wundreizes auf die vorhandene geotropische Induction und Krümmung die Grösse dieses Wundreizes zu bestimmen. Es zeigte sich, dass die Entfernung der Wurzelhaube keinen grösseren Effect hat, als zwei hinter einander geführte Quereinschnitte, und doch ist die der Haube beraubte Wurzel viel später einer neuen Perception des Schwerkraftreizes fähig, als die durch zwei Quereinschnitte verwundete Wurzel. Wurzeln von *Vicia Faba*, die durch ringförmige Einschnitte 0,5 mm hinter dem Transversalmeristem bis zur Endodermis verwundet wurden, percipirten und reagirten geotropisch schon fünf Stunden nach der Verwundung. Ich habe meine Versuche mit vollem Bewusstsein des eventuellen Wundshockes angestellt und bitte auch meine speciell hierüber handelnde Arbeit zu beachten (Beitr. zur wiss. Bot. IV).

Von weiteren Versuchen seien die nachfolgenden angeführt: Wurzeln von *Trianaea bogotensis* wurden 2—3 mm lange Theile der Wurzelspitzen abgeschnitten; dieselben zeigten, geotropisch sofort nach der Verwundung gereizt, schon nach drei Stunden eine deutliche Reaction. Es wurde ihnen eben bei der Verwundung nicht der percipirende Apparat, der hier hinter der Wurzelspitze im reagirenden Theile des Wurzelkörpers selbst liegt, genommen. So verhielten sich auch junge Wurzeln von *Lemna minor*.

Wurzeln von *Pisum sativum* und *Vicia Faba* reagirten hydrotropisch schon drei Stunden nach Entfernung der Wurzelhaube durch einen dicht hinter dem Transversalmeristem geführten Schnitt, geotropisch reagirten sie nach 24 Stunden noch nicht.

Dies könnten alles zufällige Coincidenzen sein. Ich liess jedoch mehrere (3—4) Jahre trocken aufbewahrte Zwiebeln von *Allium Cepa* keimen und sah, dass während der ersten drei Tage die Wurzeln unregelmässige Nutationen ausführten. Sie zeigten, mikroskopisch untersucht, keine Stärke in der Haube. Sie reagirten hydrotropisch gut, geotropisch jedoch noch nicht. Einige zeigten schon am dritten Tage eine geotropische Reaction, in ihrer Haube war auch Stärke zu beobachten. An demselben Individuum befanden sich nicht minder intensiv wachsende Wurzeln, die nicht reagirten. In ihrer Haube besaßen sie keine beweglichen Stärkekörner. Dieser Versuch, den ich schon in Hamburg angeführt habe und den ich im October 1901 und im Mai 1902 wiederholt habe, lässt nicht weiter zweifeln, dass

der Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein beweglicher Stärke und der Fähigkeit zur geotropischen Perception kein zufälliger ist.

Zu meinem alten Versuche mit eingegypsten Wurzeln bemerke ich, dass es nicht unwichtig ist, festzustellen, ob nicht entstärkte Wurzeln geotropischer Perception fähig sind. Denn wären sie es, fällt unsere Hypothese. Doch kehrt ihre Perceptionsfähigkeit meist gleichzeitig mit dem Erscheinen der beweglichen Stärkekörner zurück. Ich habe später festgestellt, dass entstärkte und entgypste Wurzeln früher hydrotropisch zu reagiren vermögen, ehe sich die Fähigkeit einer geotropischen Perception eingestellt hatte. Ich bemerke, dass ich dem Versuch mit eingegypsten und entstärkten Wurzeln keine entscheidende Bedeutung zuschreibe, dass ich ihn jedoch höher schätze als einen gewöhnlichen Resectionsversuch. Ich habe mich bemüht, durch verschiedene äussere Eingriffe die Stärkekörner der Wurzelhauben zum Verschwinden zu bringen. Das gelingt z. B. theilweise, wenn man Wurzeln von *Pisum sativum* (grüsamige Varietät) in 1proc. Zinksulfatlösung wachsen lässt. In manchen Wurzeln sind da nach 24 Stunden die Stärkekörner in der Haube vollständig verschwunden, in anderen sind nur kleine und spärliche vorhanden. Die Wurzeln zeigen unregelmässige Nutationen und reagiren nicht geotropisch. Dieselben Nutationen zeigen auch Keimwurzeln von *Vicia Faba*, obzwar in ihren Hauben die Stärke fast in normaler Menge vorhanden ist. Offenbar lassen sich aus den Versuchen mit Erbsenwurzeln für unsere Frage keine Schlüsse ziehen, denn durch die Einwirkung der Zinksulfatlösung ist zwar die Stärke zum Verschwinden gebracht worden, aber die Wurzel wurde lädirt und befindet sich in einem stark abnormen Zustande.

In diesem Winter habe ich weiter Versuche angestellt, um Wurzelhauben von verschiedenen Pflanzen durch abnorme extreme Temperaturen zu entstärken. Die Versuche führten bisher zu keinem befriedigenden Resultat, was hier den HABERLANDT'schen (II), für unsere Frage entscheidenden Versuchen gegenüber, hervorgehoben werden muss. In seinen Versuchen handelte es sich jedoch um einen äusseren Umständen conform periodisch auftretende Entstärkung von ausdauernden, überwinternden Pflanzentheilen; ich benutzte Keimpflanzen und Zwiebeln. Die von mir untersuchten Wurzeln verhalten sich offenbar anders als die von HABERLANDT untersuchten Stengel einiger Pflanzenarten. Besonders wurden mit *Allium Cepa* Versuche angestellt. Es stellte sich heraus, dass durch abnorm niedrige oder hohe Temperaturen die Stärkekörner derart verändert werden, dass sie dann mit Jod keine blaue oder violette Färbung geben, sondern sich ganz schwach gelb färben. Die Präparate, mit Jod behandelt, zeigen also auf den ersten Blick keine Stärkekörner in der Wurzelhaube und könnten leicht irre führen. Bei eingehender

Untersuchung erscheinen in den Haubenzellen schwach gelbe Körperchen, die den physikalisch unteren Theil der Zelle einnehmen. Werden die Schnitte mit einer verdünnten Mineralsäure behandelt und hiernach mit Jod tingirt, so erscheinen diese Körner wie normale Stärke gefärbt. Hierüber liess ich in meinem Institute eingehendere Untersuchungen anstellen, die demnächst veröffentlicht werden sollen.

Ich will hier noch meine Versuche über die Plumula der Graskeimlinge erwähnen, die als Gegenstück zu den positiv geotropischen Wurzeln eingehend behandelt wurden. Besonders seien Fälle hervorgehoben, wo die in der Coleoptilenspitze und in der Stärkescheide der beiden Coleoptilenbündel befindlichen Zellen mit beweglicher Stärke entfernt wurden. Einige Individuen percipirten und reagirten dann geotropisch, andere nicht. Die Krümmung war im Mesocotyl localisirt, die Coleoptile war gerade. Nun besaßen jene Keimlinge, welche eine geotropische Krümmung aufwiesen, unter der Insertion der Coleoptile Zellen mit beweglicher Stärke; jene, welche keine Krümmung zeigten, besaßen diese Stärke nicht. Der Versuch, der bisher nicht beachtet wurde, ist nach meiner Meinung bemerkenswerth.

Die bisher eingehend untersuchten geotropisch empfindlichen Pflanzenorgane besitzen allgemein specifisch schwerere Körperchen. Ausserdem besitzen solche Körperchen auch manche Organe, die geotropisch nicht reagiren. Wenn man je nach der Reactionsfähigkeit Organe als empfindlich oder unempfindlich bezeichnet, so wären solche Organe als geotropisch unempfindlich zu bezeichnen. Ob sie es wirklich sind, ist eine Frage, die schwer zu lösen ist. Die Organe könnten den Druck der specifisch schwereren Körperchen percipiren, müssen dabei jedoch nicht reactionsfähig sein. Es ist auch möglich, dass sie weder den Druck der specifisch schwereren Körperchen zu percipiren vermögen, noch reactionsfähig sind. Ich habe dies schon in meiner vorläufigen Mittheilung hervorgehoben. Solche Fälle sprechen natürlich keineswegs gegen unsere Theorie, ebenso wie gegen die statische Function der Crustaceenstatocysten die Thatsache nicht spricht, dass der Nucleolus in den Kernen ihrer Geschlechtszellen zuweilen wie ein specifisch schwererer Körper in die physikalisch unteren Theile der Zellkerne sinkt. Es kann auch Organe geben, die reactionsfähig wären, wenn die sensiblen Plasmahäute den Druck specifisch schwerer Körperchen percipiren würden.

II.

Ich habe die unter dem Einfluss der Schwerkraft vor sich gehenden Bewegungen der Stärkekörner und Kerne als passiv bezeichnet und führe nochmals die Gründe meiner Anschauung an.

Werden Wurzelspitzen eingegypst, so lösen sich die Stärkekörner allmählich auf, jedoch nicht alle gleichmässig; einige zeigen zuweilen noch normale Grösse, wenn andere mit starken Immersionssystemen betrachtet als blosse Punkte erscheinen. Die grossen Körner können noch zu dieser Zeit ihre Bewegungen ausführen, die kleinen nicht mehr. Kerne, die sich wie specifisch schwerere Körperchen verhalten, reagiren noch immer prompt, ähnlich wie die grossen Stärkekörner. Dasselbe erreicht man, wenn man Wurzelspitzen abschneidet und in Sand oder in Sägespännen aushungern lässt. Die Stärke verschwindet langsam in der Haube; man findet hier und da Fälle, wo grosse Stärkekörner noch Bewegungen auszuführen im Stande sind, kleine nicht mehr. Die Kerne sinken noch immer in die physikalisch unteren Theile der Zellen, wenn alle Stärke verschwunden ist, liegen sie den äusseren Plasmahäuten dicht an. Früher lagen sie immer den Stärkekörnern an. Bei niedrigen Temperaturen bewegen sich die Stärkekörner langsamer als bei normalen Temperaturen; man findet Temperaturen, wo die Stärkekörner sich noch — allerdings langsamer — bewegen, die Kerne jedoch nicht mehr. Sind die Bewegungen der Stärkekörner und Kerne (jedoch bloss derer, die sich wie specifisch schwerere Körperchen verhalten) passiv, d. i. werden sie direct durch die Schwerkraft zu Stande gebracht, so lassen sich die eben angeführten Beobachtungen sehr leicht erklären, ja die Stärkekörner und Kerne müssen sich so verhalten, wie es eben beobachtet wurde.

Viel schwieriger liegt die Erklärung für den Fall, dass die Stärkekörner und Kerne taktische Bewegungen ausführen. Zunächst ist es sicher, dass nicht Orientirungsbewegungen des ganzen Cytoplasmas die Bewegungen der Stärkekörner und Kerne verursachen. Wir hätten ja dann keine Erklärung für die kleinen Stärkekörner, welche nicht vom Plasma mitgenommen wurden und keine Bewegungen ausführen; ebenso für die Kerne, welche bei gewissen niedrigen Temperaturen keiner Bewegung mehr fähig sind, obzwar die Stärkekörner noch in die physikalisch unteren Theile des Zellinnern sinken. Da müsste man also annehmen, dass jeder Amyloplast und jeder Kern für sich selbst, vielleicht sogar activ, eine taktische Reizbewegung ausführt. Nun müssten die mit grossen Stärkekörnern versehenen Amyloplaste perceptions- und reactionsfähig sein, diejenigen, welche nur ganz kleine Stärkekörner enthalten, hingegen nicht. Bei gewissen niedrigen Temperaturen müssten Stärkekörner noch perceptions- und reactionsfähig sein, die Kerne nicht mehr. Die Stärke als solche müsste für die Reizbewegungen der Amyloplasten entscheidend sein. Das scheint mir, sofern wir die Orientirungsbewegungen der Chlorophyllkörper in's Auge fassen, doch unwahrscheinlich zu sein. In den ältesten Haubenzellen sind noch

Stärkeköerner beweglich, welche keine sichtbare Umhüllung aufweisen, die als Rest des Amyloplasten zu deuten wäre. Ich habe die erprobtesten Methoden umsonst benutzt, es giebt um die Kerne keine differente plasmatische Hülle.

Obzwar ich nun nicht glaube, dass die Stärkeköerner thatsächlich nackt sind, was nach MEYER und SALTER in lebender Zelle nie vorkommt, meine ich doch, dass man einem nicht sichtbaren Amyloplasthäutchen kaum die Bewegungen der Stärkeköerner wird zuschreiben können. Da wir gezeigt haben, dass dieselben auch nicht durch Orientirungsbewegung des ganzen Cytoplasmas ausgeführt werden können (denn wäre dies der Fall, so müsste das Plasma die kleinsten Stärkeköerner am leichtesten mitführen, was nicht der Fall ist), so scheint mir die Passivität der Bewegungen der Stärkeköerner wenn nicht bewiesen, so doch höchst wahrscheinlich zu sein. Für die Bewegung der Zellkerne, die sich wie specifisch schwerere Körperchen verhalten, habe ich bewiesen, dass dieselbe nicht mit der Bewegung oder Lage der Stärkeköerner ursächlich direct zusammenhängt. Ob man es mit passiven Bewegungen zu thun hat, liess sich nicht entscheiden. Ich habe z. B. gezeigt, dass man durch Plasmolyse den Nucleolus in manchen Zellen zum Austritt aus dem Kerne zwingen kann. Wenn dies an Kernen der Haubenzellen gälänge, so wären dann dieselben specifisch leichter, ihre Bewegungen, wenn sie passiv sind, müssten träger werden. Das trifft wirklich (in Seitenwurzeln erster Ordnung von *Vicia Faba*) zu. Aber durch die Plasmolyse wird das Plasma überhaupt so tief afficirt, dass der Versuch nicht stichhaltig ist. Ganz andere Umstände konnten die trägere Bewegung des Zellkerns verursachen.

Es lässt sich übrigens beweisen, dass Zellkerne durch relativ kleine Beschleunigung ertheilende Kräfte zur Bewegung zu bringen sind. In Wurzelspitzen von *Vicia Faba* typ. und *Pisum sativum* (grünsamige Varietät), die 1 Stunde einer Centrifugalkraft von 3,5—4 *g* ausgesetzt wurden, befanden sich alle Kerne, ausgenommen den jüngsten 1 bis 2 *mm* langen Theil der Wurzelspitze, sowie einige Pleromzellen der apocentrischen Zellwand angedrückt, auch die meisten Theilungsfiguren sind verschoben. Es war gar nicht nöthig, zu so enorm grossen Centrifugalkräften zu greifen, wie dieselben MOTTIER (I) benutzt hat. Dass die durch Centrifugalkräfte zu Stande gebrachten Ortsveränderungen der Zellkerne passiv sind, ist höchst wahrscheinlich, ein strenger Beweis wäre jedoch sehr schwierig, worüber ich noch zu sprechen kommen werde.

In den Haubenzellen bei *Pisum* verhalten sich die Kerne wie specifisch leichtere Körperchen, allerdings nicht in allen Fällen. In der normalen Ruhelage sind sie der oberen Zellwand angedrückt. In den lateralen Theilen der Haube sind sie ein Wenig nach aussen

verschoben. Wird die Wurzel horizontal gelegt, so steigen die Kerne der morphologisch oberen Zellwand entlang nach oben. Kehrt man die Wurzel invers nach oben, so erreichen die Kerne nicht die physikalisch obere Wand, sie steigen etwa die Hälfte oder zwei Drittel der Entfernung der oberen von der unteren Wand hoch; wird dann die Wurzel mit der Spitze wieder abwärts gestellt, so steigen die Kerne ziemlich schnell bis zur morphologisch (und jetzt auch physikalisch) oberen Wand auf. Wären diese Bewegungen physikalisch, müsste man annehmen, dass das Plasma in dem morphologisch unteren Drittel der Zelle ein geringeres specifisches Gewicht hat, oder dass hier das Plasma fester gefügt ist als in den oberen Zelltheilen. Doch sind hier Centrifugalversuche entscheidend. Schon eine 3,5—4 *g* grosse Centrifugalkraft bringt die Kerne der Haubenzellen bei *Pisum* zu einer centrifugalen Bewegung, d. h. die Kerne verhalten sich wie specifisch schwerere Körperchen, ähnlich wie normale Kerne. Wäre die Bewegung der Kerne bei *Pisum* unter normalen Verhältnissen passiv (d. h. stellten die Kerne wirklich specifisch leichtere Körperchen vor), dann müssten sie sich *ceteris paribus* unter der Einwirkung einer Centrifugalkraft, die grösser als 1 *g* wäre, noch fester an die epicentrische Zellwand andrücken und centrifugal zur apocentrischen herabsteigen. Wenn das nicht der Fall ist, so muss wenigstens eine Bewegungsart der Zellkerne eine taktische sein. Wäre dies die unter normalen Verhältnissen stattfindende Bewegung (negative Geotaxis des Zellkerns), so könnte die durch Centrifugalkraft hervorgebrachte Bewegung entweder eine taktische (positive Geotaxis) oder eine rein physikalische Bewegung sein. Für den ersten Fall müsste angenommen werden, dass die Geotaxis des Zellkerns unter verschieden grosser Beschleunigungskraft qualitativ verschieden ist. Die normal negative Geotaxis ging unter Einwirkung einer stärkeren Reizursache in eine positive über. Wenn die unter normalen Bedingungen stattfindenden Kernbewegungen passiv sind, so kann offenbar die durch Anwendung einer stärkeren Centrifugalkraft im entgegengesetzten Sinne vor sich gehende Bewegung nicht passiv sein, denn derselbe Kern kann ja bloss entweder specifisch schwerer oder leichter als das Plasma sein, nicht beides zusammen. Es müsste dann die centrifugale Bewegung der Zellkerne eine taktische Reizbewegung sein. Zur Auslösung dieser Reizbewegung genügt nicht die Schwerkraft, es muss eine grössere Kraft einwirken, um den Kern zur positiv geotaktischen Bewegung zu bringen. Wir hätten hier einen jener merkwürdigen Fälle, dass die Organe (hier Kerne) taktischer Reizbewegungen fähig sind, die in der Natur wohl nie ausgelöst werden.

Mir scheint es wahrscheinlich zu sein, dass die Bewegungen der Zellkerne in den Hauben von *Pisum* und anderer Pflanzenarten

negativ geotaktische Bewegungen vorstellen, dass jedoch bei Anwendung stärkerer Centrifugalkräfte die Kerne passiv in centrifugaler Richtung geschleudert werden. Es combiniren sich jedoch mit der Geotaxis auch morphotaktische Kernbewegungen. So möchte ich den Umstand bezeichnen, dass Kerne in Bezug auf die Form des ganzen Organs ganz bestimmte Lagen einnehmen. So habe ich bemerkt, dass in den seitlichen Zellen der Columella die Kerne nach aussen verschoben sind, in den lateralen Theilen der Haube jedoch den inneren Zellwänden anliegen. Beim Studium der Stammscheitel, der jungen Blätter u. s. w. hat sich mir herausgegeben, dass die Kerne sehr häufig ganz bestimmte Lagen einnehmen, die keine Beziehung zu etwaigen specifischen Gestaltungsvorgängen zeigen, hingegen mit der äusseren Form und inneren Gliederung des Organs zusammenhängen, von äusseren Einflüssen jedoch (Schwerkraft, Licht, Druck, Zug) unabhängig sind.

Rein passiv verhalten sich also die aufsteigenden Kerne der Haubenzellen von *Pisum*, *Roripa* u. s. w. nicht. Es ist möglich, dass die Morphesthesie es verursacht, dass bei inverser Stellung der Wurzelspitzen die Kerne nie die physikalisch obere Wand erreichen, dies jedoch bei Horizontallegung der Wurzeln thun. Die aufsteigenden Kerne zeigen keine auffallenden Structurverschiedenheiten von normalen Kernen. Sie haben höchstens hier und da relativ kleinere Nucleolen, fein vertheiltes Chromatin, aber als besonders substanzarm kann ich sie nach erneuter Prüfung nicht bezeichnen. In passiven Bewegungen dürften sie sich kaum anders verhalten als normale Kerne. Wenn die durch Centrifugalkräfte an diesen beobachteten Ortsveränderungen physikalisch sind, sind es wahrscheinlich auch jene, die in Haubenzellen vorkommen.

Wird die Wurzelhaube durch einen medianen Längsschnitt verwundet, so fallen die „sich wie specifisch schwerere Körperchen verhaltenden“ Kerne bei *Vicia Faba* auch in den der Wundfläche direct anliegenden Zellen prompt in die physikalisch unteren Theile des Zellraumes, zur selben Zeit, wo auch die Stärkekörner ihre Bewegungen — durch traumatische Plasmaströmungen ungestört — wieder beginnen. Bei *Pisum sativum*, wo die Kerne immer nach oben aufsteigen, nehmen dieselben noch lange keine bestimmte Lage unter dem orientirenden Einfluss der Schwerkraft an, wo die Stärkekörner schon normale Bewegungen auszuführen im Stande sind. Das spricht zu Gunsten der Ansicht, dass man es hier mit einer Reizbewegung zu thun hat, welche durch den Wundshock sistirt wurde, dass hingegen bei *Vicia* eine passive Kernbewegung vorliegt, die durch den Wundreiz nicht direct beeinflusst wird.

Man wird wohl einen exacten Beweis fordern, dass Stärkekörner passiv überfallen. Wir kennen jedoch die physikalischen Eigen-

schaften der Stärke so lange sie sich in lebender Zelle befindet, sowie diejenigen des Protoplasmas so wenig, dass man von vorn herein auf einen strengen Beweis verzichten muss. Hingegen kann man die Geschwindigkeit der Bewegung der Stärkekörner unter dem Einfluss verschieden grosser Beschleunigungskräfte bestimmen, und wenn die Bewegung passiv ist, müssen die Geschwindigkeiten in den bekannten Verhältnissen zur Beschleunigungskraft stehen. Aber auch so könnte es nur wahrscheinlich gemacht werden, dass die Bewegungen passiv sind. Die Geschwindigkeiten der Reizbewegungen der Stärkekörner könnten eben zufällig dieselben Verhältnisse zur Grösse der auslösenden Reizursache zeigen wie die passiven, unter bestimmten Bedingungen vor sich gehenden Bewegungen. Dies ist zwar wenig wahrscheinlich, aber es lässt sich dies nur durch den Hinweis auf den Umstand unwahrscheinlich machen, dass das Verhältniss zwischen der Grösse der Reizursache und der Reaction ein anderes ist, obzwar sich auch hier kein streng und allgemein gültiges Gesetz aufstellen lässt.

Meine Versuche, welche ich in dieser Beziehung angestellt habe, ergaben sehr unregelmässige Resultate, so dass ich aus ihnen keinen Schluss zu ziehen vermochte. Erstens lässt sich schon unter normalen Verhältnissen eine grosse individuelle Variabilität in Bezug auf die Bewegungsgeschwindigkeit der Stärkekörner feststellen; in einigen Wurzeln von *Vicia* sind nach inverser Stellung die Stärkekörner schon nach 15 Minuten in allen Zellen überfallen, in anderen nach 25 Minuten noch nicht vollständig oder nicht in allen Zellen. In verschiedenen Theilen der Haube zeigen sich auch verschiedene Bewegungsgeschwindigkeiten, wie ich das schon früher angegeben habe (II). Weiter muss bedacht werden, dass die Stärkekörner eine meist krumme Bahn zwischen der centralen Vacuole und den Zellwänden durchlaufen, die durch die grosse Anzahl der Stärkekörner und ihre ungleiche Grösse unregelmässig gemacht werden kann. Bei der Kürze dieser Bahn werden die Beobachtungsfehler noch grösser. Im Ganzen stieg in meinen Versuchen die Geschwindigkeit der Stärkebewegung etwa gleichmässig mit der Steigerung der Centrifugalkraft (von 0,6 *g* bis 30 *g*). Die Unregelmässigkeiten der Resultate nahmen mir allerdings das Vertrauen an diese Beweisführung, und ich meine, dass die indirecte Beweisführung, dass es sich um passive Bewegungen der Stärkekörner handelt, überzeugender ist.

III.

Ich habe in meiner Arbeit noch hervorgehoben, dass die Beweglichkeit der specifisch schwereren Körperchen keine *conditio sine qua non* für eine statische Perceptionsvorrichtung ist. Das hebt

neuerdings auch HABERLANDT (II) hervor, indem er bemerkt, dass es bloss auf die Berührung der Stärkekörner mit der sensiblen Plasmahaut ankommt, denn dann kann eine ganz geringe Beschleunigung sofort einen Druck auf die Plasmahaut hervorbringen. Das ist in JOST's (I) Versuchen mit ganz geringen Centrifugalkräften der Fall. In meinen Versuchen, wo die Wurzeln um eine horizontale Achse mit derselben parallel orientirt rotirten, wobei die Centrifugalkraft 0,06—0,08 *g* betrug, kam es zu mehr oder weniger deutlichen Krümmungen der Wurzeln von *Pisum* erst nach mehreren (12—16) Stunden. Wurden Wurzeln invers aufgestellt und nun um eine verticale Achse in dieser inversen Stellung der Rotation ausgesetzt, so blieb eine allgemeine Krümmung nach aussen meist aus, vielmehr krümmten sich die Wurzeln in allen möglichen Richtungen (in Bezug auf das Centrum) herab, ohne allerdings die Lothlinie zu erreichen, denn die Wurzeln befanden sich in feuchter Luft.

Die receptorischen Haubenzellen enthalten eine einzige centrale Vacuole, das wandständige Protoplasma bildet eine ziemlich dicke Schicht. Während der Rotation vertheilen sich die Stärkekörner gleichmässig zwischen der Vacuole und den Zellwänden, es ist möglich, dass sie dann während der Rotation keine grösseren Bewegungen ausführen. Sie liegen der reizbaren Plasmahaut an und die kleinsten Centrifugalkräfte können einen Druck derselben auf die Plasmahaut zur Folge haben, wie das schon HABERLANDT (II) hervorgehoben hat.

JOST (I) liess Wurzeln parallel mit einer horizontalen Achse rotiren. Befindet sich bei der Rotation eine Wurzel oberhalb der Achse, sagen wir in ihrer höchsten Lage, wirkt auf die Stärkekörner die Schwerkraft und die in diesen Versuchen viel kleinere Centrifugalkraft. Diese wirkt gegen die Schwerkraft, deren Effect deshalb kleiner sein wird, als wenn sich die Wurzel bei der Rotation in ihrer tiefsten Lage unter der Achse befindet. Hier wirkt die Schwerkraft gleichsinnig mit der Centrifugalkraft, der Druck jener Körperchen, welche der Plasmahaut anliegen, wird grösser sein als in der obersten Lage. Hier drückten die Körner auf die inneren (in Bezug auf das Rotationscentrum) Plasmahäute, in der tiefsten Lage jedoch auf die äusseren. Es wirkt daher bei der oberen und unteren Lage ein ungleich grosser Druck der Stärkekörner auf die entgegengesetzten Hälften der Plasmahäute. Der auf die äusseren Häute intermittirend wirkende Druck ist jedoch grösser als der auf die inneren wirkende, was ja ganz einleuchtend ist. Wenn nun überhaupt die intermittirende Reizursache einen Reizvorgang auslösen kann, so wird sich die Reaction in einer Auswärtskrümmung der Wurzel zeigen. Bekanntlich lösen auch schwache Reizursachen bei intermittirender Wirkung unerwartet starke Reactionen aus. Hieraus erkläre ich mir, dass auch bei so kleinen Centrifugalkräften, wie solche JOST an-

gewandt hat, doch Reactionen erschienen. Wo in meinen Versuchen die Wurzeln in inverser Lage vertical rotirten, blieb eine Wirkung der Centrifugalkraft meist aus, was sich leicht erklären lässt, denn es handelte sich dabei um keine intermittirende Reizung. Die Reizschwelle liegt hier offenbar für die Centrifugalkraft etwas höher. Aehnliche Erwägungen gelten auch für den Fall, dass die Stärkekörner kleine Verschiebungen oder sogar ein continuirliches Nachrollen während der Rotirung erfahren. In Betracht kommen dabei immer nur Stärkekörner, welche den seitlichen Wänden anliegen.

HABERLANDT (II) hat auch hervorgehoben, dass intermittirend wirkende Reize, welche so kurz andauern, dass noch kein Ueberfallen der Stärkekörner zu Stande kommen konnte, darum percipirt werden können, weil ja die Stärkekörner fortwährend den Seitenwänden anliegen und bei der Verschiebung der Organe aus ihrer Ruhelage sofort auf die unteren Seitenwände einen grösseren Druck ausüben als auf die oberen, oder auf diese überhaupt nicht drücken. Es handelt sich doch um einen statischen Druck, nicht um ein Anprallen der sich bewegenden Stärkekörner. Die Bewegungsfähigkeit der Stärkekörner hat bloss den Zweck, dieselben in Berührung mit einer womöglich grossen Fläche der reizbaren Plasmahaut zu bringen, weiter ist sie Folge des geringen specifischen Gewichts des Protoplasmas, sowie des Mangels an festeren Structuren in demselben; dadurch wird der Druck der Körperchen erhöht.

Wenn NOLL (II) meint, die geschilderten statischen Vorrichtungen seien nicht fein genug, so scheinen sie mir im Gegentheil feiner zu sein, als seine hypothetischen Centrosphären. In diesen muss das innere Körperchen immer eine Bewegung ausführen, ehe es auf das sensible Plasma einwirken kann, wogegen in unserem Falle sofort ein Druck entsteht, wenn das Organ seine Ruhelage verlässt. Somit sprechen auch Versuche mit intermittirender Reizung zu Gunsten unserer Annahme, was noch im Weiteren berührt werden soll.

IV.

Ich habe in meinen Arbeiten mehrmals hervorgehoben, dass das sensible Plasma fix zur Organachse orientirt sein muss und NOLL's (I) Ansicht, wonach die reizbaren Theile (für unseren Fall also die Plasmahäute) der Perceptionsorgane sich nach Lage und Begrenzung mit seinen empirisch festgestellten Reizfeldern vollkommen decken müssen, als richtig anerkannt. In einer einzigen receptorischen Zelle wird sofort nach ihrer Verschiebung aus der Ruhelage ein Unterschied zwischen oben und unten gegeben: Auf die untere Plasmahaut drücken die specifisch schwereren Körperchen, auf die obere nicht oder schwächer. Auch bei Organen, wo mehrere receptorische

Zellen über einander liegen, entsteht ein solcher Unterschied, er ist aber nicht grösser als in einer solitären perceptorischen Zelle. Denn in der obersten Zelle bleibt eine Plasmahaut ohne Druck, auf die untere Haut der untersten Zelle wirkt der Druck von specifisch schwereren Körperchen. Bei den übrigen mittleren Zellen entspricht einer ungereizten Plasmahaut eine andere eben so grosse gereizte, die von jener bloss durch die Zellwand getrennt ist. Die Folgen des Druckes und seines Fehlens können sich so aufheben, dass keine Vorgänge zu Stande kommen, welche zu einer polarisirten Reaction des ganzen Organs führen können. Es bleiben also bloss die zwei äussersten Zellen übrig, deren Wirkung einer einzigen solitären Zelle gleichkommt. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass auch den mittleren Zellen irgend welche Bedeutung für die Perception zukommt. Unter gewissen Voraussetzungen könnte allerdings auch ein aus gleichförmigen, über einander geschichteten perceptorischen Zellen bestehender Complex eine polarisirte Reaction hervorrufen, doch ist es wahrscheinlich, dass in den Zellen die reizbaren Plasmahäute eine solche Vertheilung aufweisen werden, dass sie den von NOLL (I) aufgeworfenen Schematen wenigstens theilweise entsprechen wird.

HABERLANDT (I) hat für die negativ geotropischen Organe angegeben, dass in den perceptorischen Zellen die inneren tangentialen Plasmahäute für Druck unempfindlich sein müssten. Dass dem so ist nachzuweisen, ist sehr schwierig, wenn nicht unmöglich. An mikrochemisch und tinctionell feststellbare Verschiedenheiten einzelner Felder der Plasmahäute ist kaum zu denken. Wir müssen also theoretisch die von NOLL aufgeworfenen Schemata auf die perceptorischen Zellen zu übertragen versuchen.

Hier sei noch bemerkt, dass man vielleicht mit dem Schema, das NOLL für orthotrope Organe entworfen hat, auch für zahlreiche plagiotrope Organe ausreichen könnte, wenn man die neuen Untersuchungen BARANETZKY's (I) in's Auge fasst und der CZAPEK'schen Ansicht gedenkt, dass Differenzen in Reactionen verschiedener Organe ihren Grund nicht in differentem Bau der reizbaren Structur, sondern ausserhalb derselben in der Reactionszone (oder im Reflexcentrum) haben können. Besonders wenn man „ein Reflexcentrum“ annimmt, wie das CZAPEK (I) thut, kann man in zahlreichen Fällen der Plagiotropie mit dem einfachsten orthotropen Reizfelde auskommen. Allerdings nur hypothetisch, so lange die Reizfelder als solche in den perceptorischen Organen in concreto nicht erkannt werden können.

Ich habe bisher keine directen Unterschiede einzelner Partien der Plasmahäute in den perceptorischen Zellen feststellen können. Jedoch habe ich gewisse Symptome derartiger Unterschiede beobachten können. Als solche Symptome betrachte ich Plasmaansammlungen, die unter gewissen Umständen an ganz bestimmten Theilen

der Plasmahäute entstehen. Man kann am schönsten die Vertheilung dieser Ansammlungen sehen, wenn man positiv geotropische orthotrope Wurzeln invers stellt. Dann erscheinen die unteren Theile der Plasmahaut in den mittleren Columellazellen mit einem dichten Plasma bedeckt, in den seitlichen Reihen sind diese dichten Plasmabelege nach aussen verschoben, in den äussersten Zellen, welche noch diese Reaction zeigen, sind sie zuweilen fast nur auf die äusseren Längswände beschränkt. Denken wir uns, dass die mit einem dichten Plasmabelege versehenen Plasmahäute in dem Sinne von anderen Theilen der Plasmahaut differiren, dass ein auf dieselben einwirkender Druck von specifisch schwereren Körperchen keine geotropische Reaction auslösen kann, so haben wir im ganzen Zellcomplex ein Reizfeld vor uns, das einem positiv geotropischen Organe angehört. Wird eine solche Wurzel aus der Ruhelage verschoben, so drücken sofort in der oberen Hälfte der Wurzelhaube die Stärkekörner auf eine viel grössere „geotropisch“ sensible Hautfläche als in der unteren, und es entsteht eine positiv geotropische Reaction, die durch einen Unterschied zwischen der Reizwirkung oben und unten in der Haube bedingt ist. Die Reaction ist positiv geotropisch, da oben eine grössere geotropisch sensible Hautfläche gereizt wird als unten. Ich habe in den schwach plagiotropen negativ geotropischen Wurzeln von *Acanthorrhiza aculeata* eine fast inverse Lage der Plasmabelege feststellen können: In den äusseren Zellen der Columella sind die Plasmaansammlungen nach innen verschoben. Die Wurzeln wachsen auch den positiv geotropischen Wurzeln gegenüber invers, nach oben.

Die Plasmaansammlungen entstehen nur, wenn an die betreffenden Plasmahäute keine Stärkekörner drücken. Auch wenn der Druck der Stärkekörner kleiner wird, können Plasmaansammlungen entstehen; dies kann z. B. dadurch erreicht werden, dass man die Wurzeln auf eine kurze Zeit eingypst, wo dann die Stärkekörner allmählich aufgelöst werden, oder auch, wenn man Wurzeln zwischen zwei convergirende Glasplatten einwachsen lässt. Da werden auch die Stärkekörner theilweise aufgelöst, und es entstehen Plasmaansammlungen. Ebenso, wenn man Wurzeln welken lässt. Da verliert das Plasma Wasser, es wird specifisch schwerer und das Gewicht der in demselben befindlichen Stärkekörner kleiner. Auch hier können Plasmaansammlungen entstehen.

Aber wenn wir auch bloss den Umstand in's Auge fassen, dass Umlagerung der Stärkekörner eine deutliche Reaction in den Haubenzellen hervorrufen kann und dass dieselbe durch Rückkehr der Stärkekörner in die ursprüngliche Lage rückgängig gemacht wird, so müssen wir anerkennen, dass wenigstens in den Haubenzellen der Schwerkraftreiz mit Hilfe der specifisch schwereren Körperchen percipirt wird. Die Reaction, welche sich in Bildung von Plasmaansamm-

lungen zeigt, kann dabei eine nebensächliche Erscheinung sein, die mit der Krümmung des ganzen Organs nicht zusammenhängt. Ich habe ja eine solche in den perceptorischen Zellen von geotropisch sensiblen Blättern und Achsen nicht gefunden. Immerhin sind die Plasmaansammlungen recht interessante Symptome jener Unterschiede in der Qualität der Plasmahäute, welche man in einem statischen Organe voraussetzen muss. Ich gedenke im zweiten Theile meiner definitiven Arbeit diesen Erscheinungen eine eingehende Aufmerksamkeit zu schenken.

Meine Versuche haben mir ergeben, dass durch gewisse Umstände die Bezirke der Plasmahaut, an welchen jene Plasmabelege entstehen können, ihre Lage zu verändern vermögen. Dies beweist, dass im perceptorischen Organ selbst Veränderungen vor sich gehen können, welche eine Veränderung der Reactionsweise zur Folge haben. Allerdings nicht immer. So kann man durch den Einfluss von verdünnten Aetherdämpfen (auch durch zahlreiche andere Substanzen) die Seitenwurzeln zur Verkleinerung ihres Grenzwinkels bringen. Der Versuch gelingt besonders auffallend mit *Vicia Faba*. Ich habe nun an solchen Wurzeln die Lage der Plasmabelege untersucht und keine deutlichen Unterschiede von den bei normal wachsenden Seitenwurzeln vorkommenden gefunden. Das spricht zu Gunsten der CZAPEK'schen Ansicht von der Umstimmung der Organe. Ich werde bald Gelegenheit finden, alle diese Sachen eingehender zu discutiren.

Ich habe weiter feststellen können, dass die Pflanze ihr Reizfeld auch nach operativen Eingriffen herstellen kann. Wird z. B. der Wurzelhaube eine Hälfte abgetragen oder die Haube durch einen Medianschnitt in zwei Theile getheilt, so beobachtet man, dass schon wenige Stunden nach der Verwundung die Partien der Plasmahaut, welche fähig sind, sich mit Plasmaansammlungen zu bedecken, in den der Wundfläche zugekehrten Zellen sich zu dieser Wundfläche nach aussen verschieben, und zwar so, dass wiederum eine ganz symmetrische Vertheilung dieser Flächen um die central liegenden Zellen des perceptorischen Complexes zu Stande kommt. Durch etwaige traumatropen Umlagerungen des Protoplasmas können diese Verschiebungen nicht erklärt werden. Denn dieselben hängen mit der Zahl der abgetrennten perceptorischen Zellen zusammen und reichen somit je nach diesen Umständen in verschiedene Entfernungen von der Wundfläche, wogegen dies bei den traumatropen Plasmaumlagerungen nicht der Fall ist.

Wenn man die Haube durch einen medianen Längsschnitt theilt, bekommt man somit nach einer gewissen Zeit eine Wurzel, welche zwei getrennte, neben einander liegende perceptorische Organe hat. Will man ihre Reactionen untersuchen, kann man derselben zwei Lagen geben. Erstens eine solche, dass die Schnittfläche horizontal

liegt, so dass beide Haubenhälften über einander zu liegen kommen, und zweitens eine solche, dass die Schnittfläche vertical zu liegen kommt und die Haubenhälften neben einander sich befinden. Nimmt man zum Vergleich möglichst gleich grosse und alte Keimwurzeln (diese Vorsichtsmassregel ist sehr wichtig), bringt an denselben mediane bis in das Transversalmeristem reichende Schnitte an und legt einige Wurzeln horizontal, so, dass die Haubenhälften über einander zu liegen kommen, die anderen so, dass die Haubenhälften sich neben einander befinden, zeigen diese Wurzeln immer eine durchschnittlich grössere Krümmung als die ersten. Diesen Versuch habe ich mehrmals ausgeführt (mit *Vicia* und *Pisum*), und er scheint mir wahrscheinlich zu machen, dass an Organen mit mehrschichtigen perceptorischen Zellcomplexen, wenn die Zellen ganz gleich in Bezug auf die Lage der sensiblen Plasmahautbezirke gestaltet wären, nach Verschiebung aus der Ruhelage keine oder eine ganz geringe Krümmungsbewegung erscheinen kann. Dies Organ wäre geotropisch gereizt, aber es würde kaum eine Krümmung ausführen, da der Unterschied zwischen oben und unten in der Reizung zu gering wäre.

Um mich zu überzeugen, ob nicht der Wundreiz selbst bei diesen Versuchen die Unterschiede in der Krümmungsgrösse verursacht, habe ich Wurzeln im Bereiche des Transversalmeristems mit einer feinen Glasnadel durchstochen und einige Wurzeln dann so horizontal gelegt, dass die Stichwunde horizontal sich befand, andere so, dass der Stich vertical verlief. Es zeigten sich keine constanten Unterschiede in der Krümmungsgrösse.

Der Versuch mit zwei Perceptionsorganen an einer Wurzel scheint auch gegen das Vorhandensein eines besonderen Reflexcentrums in den Wurzelspitzen zu sprechen, in welchem erst ein Unterschied zwischen oben und unten geschaffen wäre. Vielmehr scheint es, dass dieser Unterschied schon in der Perceptionszone zu Stande kommt. In einem eventuell vorhandenen Centrum (im CZAPEK'schen Sinne) könnte über die Reaction selbst oder über ihr Einstellen (wenn das Organ auf einen gewissen Unterschied zwischen oben und unten gestimmt wäre) entschieden werden. Etwas Bestimmtes kann ich jedoch in dieser Beziehung noch nicht angeben.

Ich will zum Schluss nochmals hervorheben, was ich schon in diesen Berichten (1900) einmal betont habe, dass besonders bei den niederen Pflanzen und in einzelligen Organen die Verhältnisse anders liegen können als bei höheren Pflanzen (von den Moosen aufwärts). GIESENHAGEN's Beobachtungen an Characeenrhizoiden bestätigen diese Vermuthung. Es giebt jedoch auch andere Möglichkeiten; ich habe auch in der erwähnten Mittheilung anerkannt, dass es Fälle geben kann, wo die Verhältnisse der von NOLL acceptirten hypothetischen Structur näher liegen können. Nichts liegt mir ferner, als a priori

Einzelfälle zu verallgemeinern und alles in ein Schema zu zwingen. Was die geotaktischen Bewegungen der Zellkerne betrifft, so könnte hier die Perception des Schwerereizes im Sinne der JENSEN'schen (I) Anschauung erklärt werden.

Natürlich handelt es sich in der von HABERLANDT und mir vertheidigten Anschauung bloss um die Frage nach der physikalischen Art der Einwirkung der Schwerkraft auf die reizbaren Pflanzentheile. Es hat sich gezeigt, dass die Schwerkraft als Druck von specifisch schwereren Körperchen auf das sensible Plasma percipirt wird. Was für Vorgänge dieser Druck im Plasma selbst auslöst, das ist eine weitere Aufgabe, die durch unsere Resultate nicht gelöst wird; wir wissen ja auch bei anderen Reizerscheinungen in dieser Beziehung so gut wie nichts.

Litteratur-Verzeichniss.

- BARANETZKY, J. I. Ueber die Ursachen, welche die Richtung der Aeste der Baum- und Straucharten bedingen. *Flora*, Erg.-Bd. 83, 1901.
- CZAPEK, F. I. Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. *Jahrb. für wiss. Botanik*, Bd. 32, 1898.
- HABERLANDT, G. I. Ueber die Perception des geotropischen Reizes. *Diese Berichte* 1900.
- II. Ueber die Statolithenfunction der Stärkekörner. *Ibidem* 1902.
- JENSEN, P. I. Ueber den Geotropismus niederer Organismen. *PFLÜG. Archiv*, Bd. 53, 1892.
- JOST, L. I. Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze. *Biol. Centralbl.* 1902.
- NĚMEC, B. I. Ueber die Art der Wahrnehmung etc. *Diese Berichte* 1900.
- II. Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. *Jahrb. für wiss. Botanik*, Bd. 36, 1901.
- NOLL, F. I. Ueber heterogene Induction. Leipzig 1892.
- II. Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. *Landw. Jahrbücher* 1901.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Nemeč Bohumil Rehor

Artikel/Article: [Die Perception des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen 339-354](#)