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

„einer intermittierenden Reizung, und zwar von entgegengesetzten Seiten“ aus und konnte dabei beobachten, „daß die ganze Stärkemenge in den Zellen nach der konkaven Seite des Organs hin verlagert“ war, „sie nahm also gerade die entgegengesetzte Stellung von derjenigen ein, wie sie die Stärke-Statolithenhypothese fordert“ (p. 6).

Diese Einwände zu seiner Statolithentheorie hat Haberlandt in seiner Abhandlung: „Bemerkungen zur Statolithentheorie“[1]) widerlegt und hält an seiner schon geäußerten Ansicht fest.

Bei solchem Sachverhalte schien es mir wünschenswert, einige Versuche auch in dieser Richtung anzustellen, was von mir in zweierlei Art vorgenommen wurde.

Die ersten Versuche stellte ich so an, daß ich der wachsenden Wurzel eine abnorme Lage durch Überstülpen von Federkielen aufnötigte, wodurch ich die Organachse in eine horizontale oder umgekehrt vertikale Lage oder schließlich unter 45° und 150° von der normal vertikalen Lage verschieden lange halten konnte. Bei den andern Versuchen wurden die frei wachsenden Wurzeln in die horizontale oder in umgekehrt vertikaler Lage (mit der Spitze nach oben) gebracht. Wurde die Organachse in die horizontale Lage versetzt und durch Überstülpen von Federkielen am Zurückkehren in die normale Lage verhindert, so zeigten sich auf den Schnitten sämtliche Stärkekörner der physikalisch unteren Zellwand angelagert, und zwar in einer einfachen oder doppelten Schicht (Fig. 2).

Dasselbe war zu beobachten, wenn die Wurzelspitze umgekehrt vertikal gestellt wurde (Fig. 3).

Auch hier nehmen die Stärkekörner den physikalisch unteren Zellteil, das heißt den der früheren Ruhelage gegenüberliegenden ein.

Dagegen weisen die Stärkekörner eine weniger deutlich ausgeprägte Lage auf, wenn die Organachse um 45° aus ihrer normalen Lage gebracht wurde. Jedoch läßt sich auch hier eine Verlagerung der Stärkekörner in die Ecken der sensiblen Zellen und derjenigen Zellwände, welche der physikalisch unteren Seite der Organachse zugekehrt sind, feststellen (Fig. 4).

Ähnlich verhalten sich die Stärkekörner, wenn die Organachse um 150° aus ihrer normalen Lage gebracht wurde. Hier ist aber weiter zu bemerken, daß die Stärkekörner mehr an der physikalisch unteren Zellwand, als in den Zellecken gelagert sind (Fig. 5).

In der zweiten Versuchsreihe wurde, wie schon bemerkt, die Organachse einer frei wachsenden Wurzel in die horizontale Lage gebracht. Bei näherer Untersuchung der Präparate konnte ich feststellen, daß sämtliche Stärkekörner der physikalisch unteren Zellwand auflagen, und zwar in einer einfachen oder doppelten Schicht (Fig. 6).

Wurde aber die wachsende Wurzelspitze umgekehrt vertikal mit der Spitze nach oben gestellt, so erfolgte die Verlagerung der Stärkekörner in der Weise, daß sie von der morphologisch unteren Zellwand zuerst eine Strecke weit sich entgegensetzten und dann

---

[1]) Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XLII.

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

nach einer Seitenwand der Zelle langsam, einzeln oder in Gruppen von mehreren glitten, aber selten die physikalisch untere Zellwand bei inverser Stellung vollkommen erreichten (Fig. 7).

Nach einer längeren Einwirkung der Schwerkraft (etwa zwei bis drei Stunden) bedeckten die Stärkekörner vollständig eine Seitenwand der Zelle und der Zellkern nahm den physikalisch oberen Zellteil ein. Der ganze Vorgang macht den Eindruck, als ob die wachsende Wurzel horizontal gelegen hätte und die Schwerkraft senkrecht zur Organachse gerichtet gewesen wäre.

Die Ursache dieser Erscheinung wird jedenfalls darin zu suchen sein, daß die frei wachsende Wurzelspitze eine nutierende Bewegung ausführt, wodurch die Stärkekörner einer Seitenwand mehr angelagert und an das Überfallen an die physikalisch untere Zellwand verhindert werden. Dabei spielen die Wachstumsvorgänge eine wichtige Rolle, indem die aufwärts gerichtete Wurzelspitze durch den Krümmungsvorgang alle möglichen Lagen von der inversen bis zu der normal vertikalen durchmachte. Die Stärkekörner folgen immer dem Zuge der Schwerkraft und richten sich so nach der jeweiligen Lage der Wurzelspitze, bis sie schließlich die morphologisch untere Zellwand erreicht haben, wobei auch die Wurzelspitze in ihre normale Lage zurückgekehrt ist.

Einen sehr ähnlichen Vorgang der Verlagerung von spezifisch schwereren Körperchen hat auch K. Giesenhagen[1]) für die Wurzelhaare von *Chara* beschrieben. Den in den Wurzelhaaren von *Chara* befindlichen Glanzkörperchenkomplex betrachtet Giesenhagen „als ein der Perzeption des Schwerkraftreizes dienendes Organ".

In der umgekehrt vertikalen Lage des Wurzelhaares erfahren diese Glanzkörperchen eine Verlagerung in der Weise, daß sie von der Wurzelspitze zuerst zurückweichen, wobei die Körnchengruppe gelockert wird. „Erst nach Stunden zeigt sich in der Körnchengruppe das Bestreben, aus der unregelmäßigen Verteilung zur Ansammlung an der linken Wurzelseite überzugehen." Zu gleicher Zeit wird auch äußerlich die beginnende Wurzelkrümmung wahrnehmbar.

Wenn man die Zellen aus der Haube der normal gewachsenen Wurzel mit denjenigen aus der Haube geotropisch gereizter Wurzel vergleicht, so kann man noch eine weitere Veränderung in den letzteren konstatieren, und zwar in der Verteilung ihres Protoplasmas.

In den sensiblen Zellen der normal gewachsenen Wurzel ist das Protoplasma ganz regelmäßig über die ganze Zelle verteilt, zeigt Wabenstruktur und eine Anzahl größerer und kleinerer Vakuolen. Dagegen finden wir in den Haubenzellen geotropisch gereizter Wurzeln eine Protoplasmaansammlung vor, die ganz bestimmte Lagen in den Zellen einnimmt, und eine gewisse Beziehung zu der Lage der Stärkekörner zeigt. Diese Protoplasma-

[1]) Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzel von *Chara*. (Berichte d. deutsch. bot. Gesellschaft. Bd. XIX. Heft 4.)

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

ansammlung ist als ein dichter Plasmabeleg entwickelt und besitzt eine vom übrigen Plasma abweichende Struktur. Sie erscheint nämlich sehr dicht und mit viel engeren Waben, als im übrigen Protoplasma und färbt sich an den Präparaten auch viel intensiver als die Umgebung.

Weiter ist zu bemerken, daß dieser Plasmabeleg bei vollkommener Ausbildung der ganzen Zellwand aufliegt und in der Mitte der Wand am mächtigsten entwickelt ist.

Diese Protoplasmaansammlung treffen wir an den Präparaten in den Zellen sowohl der freien, als auch der in der Zwangslage gewachsenen Wurzelspitzen, und zwar in letzteren mächtiger entwickelt. In Figur 2 sehen wir, daß diese Protoplasmaansammlung die morphologisch untere Zellwand, wo früher Stärkekörner in der Ruhelage gelegen hatten, eingenommen hat. Dasselbe Verhältnis ist auch in Figur 3 dargestellt, wo die Protoplasmaansammlung besonders stark ausgebildet ist und deutlich die Wabenstruktur zeigt. Außerdem sieht man noch feine Plasmastränge von dichterem Plasmabeleg nach dem übrigen feinkörnigen Protoplasma sich hinziehen, was jedenfalls auf einen genetischen Zusammenhang zwischen dem dichteren Plasmabeleg und übrigem dünnflüssigen Plasma hindeutet. In Figur 6, in der einige Zellen aus der in horizontaler Lage gewachsenen Wurzel zur Darstellung kamen, sehen wir sehr deutlich diese Protoplasmaansammlung ausgebildet. Sie bedeckt auch hier die morphologisch untere Zellwand vollkommen und erscheint in deren Mitte am mächtigsten entwickelt, so eine konische Form aufweisend.

In den unregelmäßig viereckigen Zellen nimmt diese Plasmaansammlung mehr oder weniger die Zellecken ein, wie auch die Stärkekörner in den Deltazellen aus der in normaler Lage gewachsenen Wurzelspitze. Desgleichen sehen wir in der Figur 7, in welcher einige Zellen aus der in umgekehrt vertikaler Lage gewachsenen Wurzel dargestellt sind. Plasmaansammlung nimmt die morphologisch untere Zellwand ein und zeigt dieselbe Struktur, wie dies in den vorigen Figuren dargestellt wurde.

Etwas abweichend verhalten sich die sensorischen Zellen, wenn die Wurzelspitze in einem Federkiel unter 45° Abweichung von der normalen Lage gewachsen war. In Figur 4 sind einige sensible Zellen aus einer solchen Wurzel abgebildet. Wie schon erwähnt, nehmen die Stärkekörner in dieser Lage der Wurzelspitze eine Zwischenstellung ein und füllen mehr oder weniger die Zellecken aus. Die Protoplasmaansammlung sehen wir aber nicht mehr die morphologisch untere Zellwand einnehmen, sondern sie befindet sich jetzt an der Seitenwand der Zelle, und zwar an derjenigen Zellwand, welche der Oberseite des Organs zugekehrt ist. Auch hier sehen wir sie die Mitte der Zellwand einnehmen, aber nicht ihre ganze Fläche bedecken. Die größte Ausdehnung zeigt diese Protoplasmaansammlung ebenfalls in ihrer Mitte, wo sie konisch vorgewölbt ist. Bemerkenswert ist weiter, daß das übrige dünnflüssige Protoplasma mit dem Zellkern den morphologisch oberen Zellteil einnimmt, dagegen die Mitte und der morphologisch untere

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

Zellteil plasmaärmer sind, und von Vakuolen eingenommen werden. Eine weitere Verlagerung der Protoplasmaansammlung sehen wir in der Figur 5 dargestellt. Hier können wir konstatieren, daß die Protoplasmaansammlung von der Seitenwand weiter vorgerückt ist und sich der morphologisch unteren Zellwand genähert hat. Sie hat aber noch nicht die untere Zellwand vollständig erreicht, sondern füllt die Zellecken aus, und zwar diejenigen, welche gebildet sind von der morphologisch unteren und von jener Seitenwand, welche der Oberseite des Organs zugekehrt ist. Es ist weiter zu betonen, daß die Protoplasmaansammlung die Zellecken selten vollständig ausfüllt, daß vielmehr der Plasmabeleg in Form einer dicken Lamelle die Zellecken schneidet, und mit deren Seiten ein Dreieck bildet. Sehr oft kommt diese Erscheinung auch dadurch zu stande, daß sich eine oder mehrere Vakuolen in der Protoplasmaansammlung gebildet haben, und sich dadurch ein Teil des dichteren Protoplasmas als eine dicke Lamelle vom übrigen Plasma getrennt hat. In diesem Falle erscheinen auch die Seiten der Zellecken mit dünner Schicht von solchem Protoplasma ausgekleidet.

Wie schon erwähnt, hat auch Němec solche Protoplasmaansammlungen in den sensorischen Zellen einiger Pflanzenarten beobachtet. So beschreibt er eine Plasmaansammlung in den Haubenzellen von *Pisum sativum*, wo er an der morphologisch und in der Ruhelage auch physikalisch unteren Zellwand einen dichten Plasmabeleg vorfindet. Demnach bedeckt dieser Plasmabeleg diejenige Zellwand, welche in der Ruhelage von den Stärkekörnern belegt wird. Diese Plasmaansammlung beschreibt Němec „als dicke Lamelle oder Fäden, die der Zellwand parallel verlaufen und von zahlreichen Körnern umgeben sind, oder überhaupt nur aus zahlreichen Körnern zusammengesetzt“ (p. 149).

Diese letzte Angabe von Němec kann ich aber nicht bestätigen, mir zeigte, wie ich bei Besprechung dieser Verhältnisse schon hervorhob, die Protoplasmaansammlung eine dichte, jedoch deutlich wabige Struktur.

Als letzte Art von Veränderungen in den Haubenzellen von geotropisch gereizten Wurzeln ist endlich noch die Lagerung des Zellkerns zu verzeichnen. Wir haben gesehen, daß der Zellkern in den Haubenzellen der normalen Wurzel immer der physikalisch oberen Zellwand mehr oder weniger genähert ist, ausgenommen vier bis fünf Zellreihen der Columella, wo die Kerne das Zentrum der Zelle einnehmen. In allen bis jetzt beschriebenen Verlagerungen des Zellinhaltes beim Wachstum der Wurzel in einer Zwangslage sehen wir auch den Zellkern eine ganz bestimmte Lage zu der Organachse einnehmen. So sehen wir in den Zellen einer horizontal gewachsenen Wurzel (Fig. 2) den Zellkern über den Stärkekörnern und der physikalisch oberen Zellwand genähert liegen. Er verhält sich somit anders als die Protoplasmaansammlung.

Einen sehr ausgeprägten Gegensatz zwischen der Lage des Zellkernes und der Protoplasmaansammlung bringt uns Figur 3 zur Anschauung. Da sehen wir, daß der Zellkern und die Stärkekörner die physikalisch untere, die Protoplasmaansammlung aber die physi-

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

kalisch obere Zellwand eingenommen hat. Auch hier liegt der Zellkern den Stärkekörnern auf, und ist von dünnflüssigem Protoplasma umgeben.

Diesen Fall möchte ich besonders hervorheben, und darauf hinweisen, daß sich der Zellkern hier als physikalisch schwererer Körper verhält, indem er der physikalisch unteren Zellwand genähert und nur durch Stärkekörner von dieser getrennt ist. In Figur 4, welche uns einige Zellen aus einer 45° von der normalen Lage abgelenkten Wurzel darstellt, sehen wir, daß der Zellkern der physikalisch oberen Zellwand sich nähert. Dieselbe Lagerung des Zellkerns finden wir auch in den Zellen aus der horizontal frei gewachsenen Wurzel, wie sie in Figur 6 schon dargestellt ist.

Dagegen finden wir in den Haubenzellen aus der in umgekehrt vertikaler Lage frei gewachsenen Wurzel (Fig. 7) den Zellkern der physikalisch unteren Zellwand angenähert, sowie auch in Figur 3 dargestellt wurde, mit dem Unterschiede aber, daß in ersterem Falle die Stärkekörner einer Seitenwand, in letzterem der physikalisch unteren Zellwand auflagen.

Aus den beschriebenen Verhältnissen können wir nun folgern, daß der Zellkern sich wie ein physikalisch leichterer Körper nur dann verhält, wenn die Organachse eine normal vertikale oder horizontale Lage, oder endlich eine Zwischenlage eingenommen hat. Dagegen verhält sich der Zellkern als physikalisch schwererer Körper, wenn die Organachse eine umgekehrt vertikale Lage eingenommen hat.

Aus dieser Tatsache ist aber weiter zu folgern, daß die Verlagerung des Zellkerns infolge der verschiedenen Lage der Organachse nicht eine passive, rein physikalische sein kann; sondern als Lebensvorgang der Zelle aufgefaßt werden muß.

Angaben für die passiven rein physikalischen Bewegungen in den pflanzlichen Zellen finden wir vor in den Resultaten, welche D. Mottier[1]) für verschiedene Pflanzenarten, welche der Wirkung einer Zentrifugalkraft ausgesetzt waren, gewonnen hatte. So hat Mottier für *Cladophora* gefunden (p. 328), daß beider Einwirkung einer Zentrifugalkraft von 1700 bis 1800 g während $1^1/_2$ Stunde der ganze Zellinhalt als eine dichte Masse an einer Zellseite angehäuft war. Dasselbe findet Mottier auch für *Spirogyra* nach $^3/_4$ stündiger Wirkung der Zentrifugalkraft, während welcher Zeit der ganze bewegliche Zellinhalt eine vollständige Verlagerung in der longitudinalen Richtung erfahren hat.

Ebenso findet Mottier in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* eine vollständige Verlagerung von Nucleus und beweglichem Cytoplasma samt den Einschlüssen als eine dichte Masse an die „untere“ Zellpartie.

In gewissen Zellen der Wurzelspitzen von *Zea, Vicia* und *Phaseolus* konnte Mottier weiter nachweisen, daß nicht nur der Kerninhalt innerhalb der Kernmembran in der Richtung der Zentrifugalkraft verlagert wurde, sondern daß der Nucleolus durch die

[1]) The effect of centrifugal-force upon the cell.

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

Kernmembran in das umgebende Cytoplasma hinausgeschleudert wurde, wodurch bewiesen wird, daß das Kernkörperchen relativ schwerer ist, als die anderen Bestandteile des Zellkernes. Schließlich findet Mottier in den gestreckten Zellen der Wurzelspitze die Zellkerne in Kontakt mit derjenigen Zellwand, gegen welche die Zentrifugalkraft gerichtet war (p. 353). Aus diesen kurz skizzierten Resultaten Mottiers ist der Schluß wohl berechtigt, daß die Verlagerung der Zellkerne sowie des ganzen Zellinhaltes der untersuchten Pflanzenarten eine passive, rein physikalische ist, da die Verlagerung des ganzen Zellinhaltes in der Richtung der einwirkenden Kraft stattfindet. Diese Schlußfolgerung ist aber wenigstens für die geotropisch gereizten Wurzeln von *Lupinus albus* nicht berechtigt, da bei der Verlagerung der Zellkerne in den Haubenzellen der gereizten Wurzeln die Zellkerne nicht immer dieselbe Lage zu der einwirkenden Schwerkraft einnehmen und positiv oder negativ geotropisch sich verhalten können.

Eine Verlagerung des Zellkernes hat auch Němec für einige Pflanzenarten beschrieben, und ist zu dem Schlusse gekommen, „daß sowohl die Stärkekörner als auch die Kerne in der Columella der Wurzelhaube und auch wohl in den übrigen näher angegebenen Organen sich wie spezifisch schwerere oder leichtere Körperchen verhalten, und nach Lageveränderung der Organe passive, rein physikalisch hervorgerufene Bewegungen ausführen“ (p. 130).

So beschreibt Němec unter anderem die Zellkerne von *Pisum sativum* als spezifisch leichtere Körperchen, die sich langsamer als die Stärkekörner bewegen. Bei der Umkehrung der Wurzel von *Pisum* konnte Němec konstatieren, daß nach 20 bis 25 Minuten schon alle Stärkekörner in physikalisch unteren Zellteilen sich angesammelt haben, während der Zellkern seine Lage noch nicht verändert hat. „Er steigt erst in den nachfolgenden 20 bis 30 Minuten in den physikalisch oberen Teil des Zellraumes hinauf“ (p. 128).

Wir haben aber schon gesehen, daß die Zellkerne in der Wurzelhaube von *Lupinus albus* in der normalen Lage den oberen Teil des Zellraumes einnehmen, verhalten sich also als spezifisch leichtere Körperchen, daß aber bei der Umkehrung um 180° der Zellkern seine Lage beibehalten hatte, und nicht in den physikalisch oberen Teil des Zellraumes hinaufgestiegen war, obgleich die Wurzelspitze in dieser Lage 45 Stunden ununterbrochen verweilt hatte.

Eine weitere Bestätigung für diese Auffassung finden wir in den Angaben, welche Frank Marion Andrews[1]) für die Bewegungen des Zellkernes einiger Pflanzen, welche ebenfalls der Wirkung der Zentrifugalkraft ausgesetzt waren, gemacht hatte. Er untersuchte dieselben Pflanzenarten wie auch Němec und fand alle Zellkerne in den der Zentrifugalkraft ausgesetzten Pflanzenorganen „in das zentrifugale Zellende geschleudert“ (p. 35). Daraus schließt er, daß das spezifische Gewicht der Zellkerne größer war, als das der übrigen Zellbestandteile.

---

[1]) Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. (Jahrbuch für wiss. Bot. Bd. XXXVIII.)

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

Wenn aber die Zellkerne den physikalisch oberen Zellteil einnahmen, und sich scheinbar als spezifisch leichtere Körperchen verhielten, wie dies Němec auch für Zellkerne von *Pisum sativum* beschrieben hatte, so kann dies „nicht auf physikalische, sondern auf physiologische Gründe zurückzuführen sein“ (p. 36).

Aus diesen und schon angeführten Gründen kann ich die Angaben, welche Němec über die Bewegung des Zellkernes gemacht hat, nicht bestätigen, und betrachte diese Bewegung nicht als passive, rein physikalische, sondern als einen aktiven Lebensvorgang der Zelle selbst.

Der normale Zellkern von *Lupinus albus* (Fig. 8) besitzt im ruhenden Zustande einen sehr großen Nucleolus mit einigen Vakuolen, und sein ganzer Chromatingehalt ist auf einen schmalen Saum an der Kernmembran verteilt.

Zwischen diesen beiden Kernbestandteilen befindet sich an den Präparaten ein heller Hof, welcher den Nucleolus vollständig umgibt. In frischem Zustande ist aber von einem Hofe nichts zu bemerken, und ist deshalb als ein Kunstprodukt der Fixierung zu betrachten, wie das auch von Strasburger[1]) für *Galtonia candicans* und *Funkia Sieboldiana* besonders betont wurde (p. 10).

In den Zellen der geotropisch gereizten Wurzel besitzen die Kerne dieselbe Form und Verteilung ihrer Bestandteile, weisen aber einige Größenunterschiede in den verschiedensten Zonen des Organs auf, wie ich das in folgendem noch ausführlicher betonen werde. Im übrigen verhalten sich die Kerne aus den Zellen der normal gewachsenen, wie auch geotropisch gereizten Wurzel vollständig gleich, und folgen den allgemeinen Gesetzen der mitotischen Teilung.

Es wurde schon eingangs betont, daß der geotropische Reiz in den Haubenzellen der wachsenden Wurzel perzipiert wird, daß aber der Reiz notwendigerweise durch das Protoplasma weiter in die Streckungszone geleitet werden muß, da erst hier, und nicht in den Haubenzellen die Reaktion, das heißt die Krümmung ausgeführt wird. Deshalb erscheint es von Interesse, die motorischen Zellen dieser Zone einer näheren Prüfung zu unterziehen und zu sehen, ob sich vielleicht auch hier einige Veränderungen im Zellinhalte feststellen lassen. In den meristematischen Zellen des Vegetationspunktes und der nächsten Umgebung lassen sich keine Abweichungen zwischen normalen und geotropisch gereizten Wurzeln feststellen. In beiden Fällen sind die Zellen voll mit Plasma erfüllt und der Zellkern nimmt das Zentrum der Zelle ein. Eine Strecke weiter, etwa 1200 μ von dem Vegetationspunkte, wo bei geotropisch gereizten Wurzeln Abwärtskrümmung am deutlichsten sich zeigt, lassen sich schon auffallende Veränderungen in den Zellen einer sechs Stunden in horizontaler Lage frei gewachsenen Wurzel feststellen. Die Größenunterschiede der Zellen an der physikalisch unteren und oberen Seite des Organs sind hier sehr beträchtlich. So sehen wir in Figur 9 a, in welcher die zwei äußeren Zellreihen

[1]) Typische und allotypische Kernteilung.

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

des Periblems aus der unteren Partie des Organs dargestellt sind, daß die Zellen eine prismatische, in der Längsrichtung des Organes sehr flache Form aufweisen und dementsprechend eine sehr kurze, aber breite Form angenommen haben. In dieser Zone sind die Zellen protoplasmareich und der ganze Zellinhalt mit dem Plasma erfüllt. Die Zellkerne nehmen das Zentrum der Zelle ein. Die äußeren Zellreihen des Periblems an der physikalisch oberen Seite des Organs zeigen gerade entgegengesetztes Verhalten. So sind in der Figur 9b zwei äußere Zellreihen des Periblems aus derselben Wurzel und derselben Region, welcher auch die in der Figur 9a dargestellten Zellen entnommen wurden, abgebildet. Hier sehen wir, daß die Zellen in der Längsrichtung des Organs mehr gestreckt, also länger als breit erscheinen. Diese Zellen sind im Vergleiche mit den in der Figur 9a dargestellten Zellen protoplasmaärmer und mit großen Vakuolen versehen. Die Zellkerne sind mehr oder weniger den physikalisch oberen Zellwänden genähert und bedeutend größer, als die Zellkerne der in Figur 9a dargestellten Zellen aus derselben Region. Von den äußersten Zellreihen nach dem Zentrum des Organs zu finden wir alle möglichen Übergänge von Größenunterschieden der Zellen, und schließlich im Plerom die indifferente Zone mit langgestreckten schmalen Zellen. Dieses Verhalten der Zellen in der Krümmungszone ist ganz analog demjenigen, welches die Zellen infolge der Wirkung eines einseitigen Zuges bezw. Druckes aufweisen. So hat Kny[1]) für die Wurzel von *Vicia Faba* ein ähnliches Verhalten beschrieben. Kny hat die wachsende Wurzel der Wirkung eines einseitigen Zuges bezw. Druckes in der Weise ausgesetzt, daß er etwa 50 bis 100 mm lange Wurzeln von Keimpflanzen U-förmig zusammengebogen hat und dieselbe mit der Krümmungsstelle in eine kurze Glasröhre von 5—10 mm lichter Weite hineingeschoben hat. Die Keimpflanze samt der Glasröhre wurde in gute Gartenerde gepflanzt und dort einige Wochen liegen gelassen. Bei solchen Wurzeln konnte Kny feststellen, daß an der konkaven Seite „die noch teilungsfähigen Zellen in longitudinaler Richtung stark zusammengedrückt" erscheinen. An der Konvexseite des Organs dagegen, wo die Zellen der Wirkung eines entsprechenden Längszuges ausgesetzt waren, zeigen durch die Krümmungsstelle geführte Längsschnitte, daß „die Rindenzellen verhältnismäßig in longitudinaler Richtung länger und zahlreicher sind, als an der Konkavseite" (p. 80). Aus diesem Vergleich möchten wir wohl den Schluß ziehen, daß die Schwerkraft in ähnlicher Weise auf die Zellen der aus ihrer normalen Lage abgelenkten Wurzelspitze einwirkt, wie der einseitige Zug bezw. Druck.

Wir stellen also fest, daß an der physikalisch unteren, das heißt konkaven Seite die Zellen der Wirkung eines longitudinalen Druckes ausgesetzt sind und dementsprechend in der Längsrichtung des Organs zusammengedrückt erscheinen. Sie zeigen ein geotzopisches

---

[1]) Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen.

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

Wachstum in der Richtung des geringsten Widerstandes bei dem Druck, welchen die aktiven Zellen in der zurückgelegenen Partie des Organs durch ihr Bestreben, weiter zu wachsen, auf die vornliegenden Zellen ausüben.

Ein plastisches Wachstum der Zellen in der Richtung des geringsten Widerstandes hat Ch. Hottes[1]) bei den mechanischen Einwirkungen auf die wachsende Wurzel von *Vicia Faba* beschrieben (p. 35).

An der konvexen Seite des Organs sind dagegen die Zellen der Wirkung eines seitlichen Zuges ausgesetzt, und deshalb erhalten sie eine seitliche Abplattung. Durch dieses verschiedenartige Wachstum der Zellen an den antagonistischen Seiten eines Organs ist das Zustandekommen einer Krümmung als Endreaktion leicht zu verstehen.

In den Zellen der Wurzelspitzen von *Lupinus albus* konnte ich aber weder in der perzeptorischen, noch in der motorischen Zone ein ungleiches Wachstum der entgegengesetzten Zellwände feststellen.

Němec dagegen beschreibt für die von ihm untersuchten Pflanzenarten ein solches ungleiches Längenwachstum der Zellwände, wodurch die Endreaktion zu stande kommt.

Nach ihm erfolgt die Reaktion in der Weise, „daß bei negativ geotropischen Organen die Zellwände, denen die physikalisch schwereren Körperchen anliegen, konvex werden, das heißt im Endresultate sich mehr verlängern, als die physikalisch oberen Zellwände. Für positiv geotropische Organe gilt das Umgekehrte; hier werden nämlich konvex (länger) die physikalisch oberen Zellwände“ (p. 167). Diese Angabe von Němec kann ich nicht bestätigen, da ich, wie schon erwähnt, keinen Größenunterschied in den gegenüberliegenden Zellwänden der Haubenzellen feststellen konnte, dafür aber deutlich ein ungleiches Wachstum der Periblemzellen in der Krümmungszone an den entgegengesetzten Seiten des Organs nachweisen konnte.

Diese letzte Tatsache möchte ich besonders hervorheben, da sie bis jetzt nicht genügend zur Erklärung einer geotropischen Krümmung verwertet wurde. Dabei möchte ich noch erinnern, daß der Schwerkraftreiz, wie meistens angenommen wird, aus den perzeptorischen Zellen durch das lebende Protoplasma in die motorische Zone geleitet wird und erst hier die Endreaktion, das heißt die Krümmung hervorruft.

Die Art und Weise aber, wie die Krümmung selbst in der motorischen Zone zu stande kommt, ist meiner Ansicht nach noch nicht genügend erklärt. Nach Němec soll nämlich die Reaktion auch in der motorischen Zone dadurch zu stande kommen, „daß bei den positiv geotropischen Organen die physikalisch unteren Flächen konkav werden, und das Umgekehrte bei negativ geotropischen Organen gilt“ (p. 168). Aus dieser Erklärung können wir aber noch nicht ersehen, wie die physikalisch untere Fläche bei den positiv

---

[1]) Über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia Faba*. (Inaugural-Dissertation. 1901.)

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

geotropischen Organen konkav wird, und können nur vermuten, daß auch hier die antagonistischen Zellwände ungleich wachsen müssen. Da ich aber feststellen konnte, daß die motorischen Zellen ein verschiedenes Wachstum und verschiedene Form an der physikalisch unteren Seite einerseits und oberen Seite des Organs andererseits aufweisen, so kann ich auch dieser Ansicht von Němec nicht beipflichten.

Als eine weitere Veränderung in den Pleromzellen der motorischen Zone, beschreibt Němec (p. 160) „an den gegen die Haube gekehrten Wänden starke und dichte Plasmaansammlungen". Diese Plasmaansammlung sieht man bald, nachdem die Plasmaansammlungen in den Haubenzellen entstanden sind. Sie sollen aber nicht so scharf vom übrigen Plasma begrenzt sein, wie in den Haubenzellen und nur so lange erkennbar, als die Wurzel geotropisch gereizt wird.

Eine solche Plasmaansammlung in den Pleromzellen der motorischen Zone aus der Wurzel von *Lupinus albus* konnte ich nicht an den gegen die Haube gekehrten Wänden nachweisen. Dagegen vermochte ich festzustellen, daß gerade an den der Haube entgegengesetzten Wänden der protoplasmatische Zellinhalt viel dichter erscheint, als an den der Zellhaube zugekehrten Wänden, welchen eine Anzahl von Vakuolen anliegt, wie das in der Figur 10 dargestellt ist. Auch an den nach Heidenhains Methode gefärbten Präparaten konnte ich eine Plasmaansammlung an den der Haube zugekehrten Wänden nicht nachweisen.

Ebensowenig ist eine Membranverdickung in den Zellen an der konkaven Seite des Organs, wie sie Wortmann für einzellige Organe beschrieben hat, zu konstatieren.

Ergebnisse.

Die Wurzelhaube von *Lupinus albus* entsteht durch die Tätigkeit des Dermatokalyptrogens und besitzt eine Columella, welche im Längsschnitte sechs Längsreihen von Zellen aufweist.

In den Columellazellen, wie auch in den anstoßenden Deltazellen befinden sich Stärkekörner, die in der normalen Lage der physikalisch unteren Zellwand aufgelagert sind. In den Zellen normaler Wurzelspitzen nimmt der Zellkern den physikalisch oberen Zellteil an und verhält sich als spezifisch leichterer Körper.

Bei der Änderung der Organachsenlage folgen die Stärkekörner dem Zuge der Schwerkraft und verhalten sich als spezifisch schwerere Körperchen (Fig. 2, 3, 4, 5, 6, 7). Außer der Verlagerung der Stärkekörner zeigt sich auch eine dichte Protoplasmaansammlung, die sich intensiver als das übrige, dünnflüssigere Protoplasma färbt. Gewöhnlich bedeckt diese Plasmaansammlung die ganze Zellwand, der sie auf liegt, und ist in deren Mitte am stärksten vorgewölbt. Die Lage dieser Protoplasmaansammlnng steht in einer bestimmten Beziehung zu der Lage der Stärkekörner, und zwar so, daß die Protoplasmaansammlung die morphologisch untere, also der

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

Wurzelspitze zugekehrte Zellwand einnimmt, wenn die Schwerkraft rechtwinkelig (Fig. 2) oder parallel (Fig. 3) zu der Organachse gerichtet ist, und die Stärkekörner die physikalisch untere Zellwand bedecken. Dagegen nimmt sie eine Zwischenstellung ein und füllt die Ecken der Zelle, wenn die Organachse aufwärts über 90° aus ihrer normalen Lage abgelenkt wurde (Fig. 5). Schließlich liegt die Protoplasmaansammlung einer Seitenwand der Zelle an, und zwar derjenigen, welche der Oberseite des Organs zugekehrt ist, wenn die Organachse um einen kleineren Winkel als 90° aus ihrer normalen Lage abgelenkt wurde, und wenn die Stärkekörner die Zellecken ausfüllen (Fig. 4). Bei der Veränderung der Organachsenlage verändert auch der Zellkern seine Lage.

Diese Bewegung des Zellkerns ist aber keine passive, rein physikalische, sondern eine aktive und als Lebensvorgang der Zelle anzusehen. Diese Auffassung wird dadurch begründet, daß der Zellkern bei der Verlagerung der Organachse sich verschieden, und zwar entweder positiv (Fig. 3, 7) oder negativ (Fig. 1, 2, 6) geotropisch verhalten kann, daß er also nicht passiv dem Zuge der Schwerkraft folgt.

Der Zellkern im ruhenden Zustande besitzt einen großen Nucleolus mit einigen Vakuolen. Sein ganzer Chromatingehalt ist auf einen schmalen Saum an der Kernmembran verteilt. Zwischen beiden Kernbestandteilen ist ein heller Hof an den Präparaten vorhanden. In frischem Zustande ist ein solcher Hof nicht zu sehen; er ist als ein Kunstprodukt der Fixierung aufzufassen. Dieselbe Form und die Verteilung des Inhaltes zeigt auch der Kern aus den Zellen der geotropisch gereizten Wurzeln. Bei der Zellteilung verhalten sich die Kerne in beiden Fällen gleich und zeigen normale mitotische Kernteilung. In dem meristematischen Teile der geotropisch gereizten Wurzelspitze ist keine Abweichung von der normalen festzustellen. Dagegen läßt sich in der Streckungszone eine Größendifferenz zwischen den Zellen der konkaven und konvexen Seite des Organs nachweisen. An der konkaven Seite sind die Zellen der Wirkung eines Druckes ausgesetzt und erscheinen demgemäß kurz und breit, sie zeigen hier ein geotropisches Wachstum (Fig. 9a). Die Zellen der konvexen Seite des Organs sind dagegen der Wirkung eines longitudinalen Zuges ausgesetzt und erscheinen deshalb verlängert (Fig. 9b). Daraus möchten wir folgern, daß die Wirkung der Schwerkraft auf die wachsende Wurzel in ähnlicher Weise sich kundgibt, wie die Einwirkung von einseitigem Zug bezw. Druck.

Erklärung der Figuren.

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe des Abéschen Zeichenapparats gezeichnet. Die Angaben der Okulare und Objektive beziehen sich auf das Mikroskop von Leitz mit Ausnahme von Figur 1.

Fig. 1. Teil eines medianen Längsschnittes durch die Wurzelhaube. D = Dermatokalyptrogen. Vergr. Ok. 1 von Leitz. Obj. D von Zeiß.

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

Fig. 2. Zellreihen aus der Wurzelhaube einer 72 Stunden im Federkiele horizontal gewachsenen Wurzelspitze. Längsschnitt Vergr. Ok. 3, Obj. 6.

Fig. 3. Zwei Zellreihen aus einer 45 Stunden im Federkiele umgekehrt vertikal gewachsenen Wurzelspitze. Vergr. Ok. 3, Obj. 6. Längsschnitt.

Fig. 4. Zellengruppe aus der Wurzelspitze, welche 24 Stunden im Federkiele unter 45° von der normalen Lage gewachsen ist. Vergr. Ok. 3, Obj. 6. Längsschnitt.

Fig. 5. Vier Zellreihen aus der Haube einer Wurzel, die im Federkiele unter 150° Ablenkung von der Normallage gewachsen war. Vergr. Ok. 3, Obj. 6. Längsschnitt.

Fig. 6. Zellenzüge einer Wurzelspitze, welche vier Stunden frei in horizontaler Lage gewachsen war. Vergr. Ok. 3, Obj. 6. Längsschnitt.

Fig. 7. Zwei Zellreihen aus dem Längsschnitte einer Wurzel, welche eine Stunde in umgekehrt vertikaler Lage frei gewachsen war. Vergr. Ok. 3, Obj. 6.

Fig. 8. Eine Periblemzelle aus dem Längsschnitte einer normalen Wurzelspitze. Der Zellkern ist in ruhendem Zustande. Vergr. Ok. 4, Obj. 1/12. Öl-Immersion.

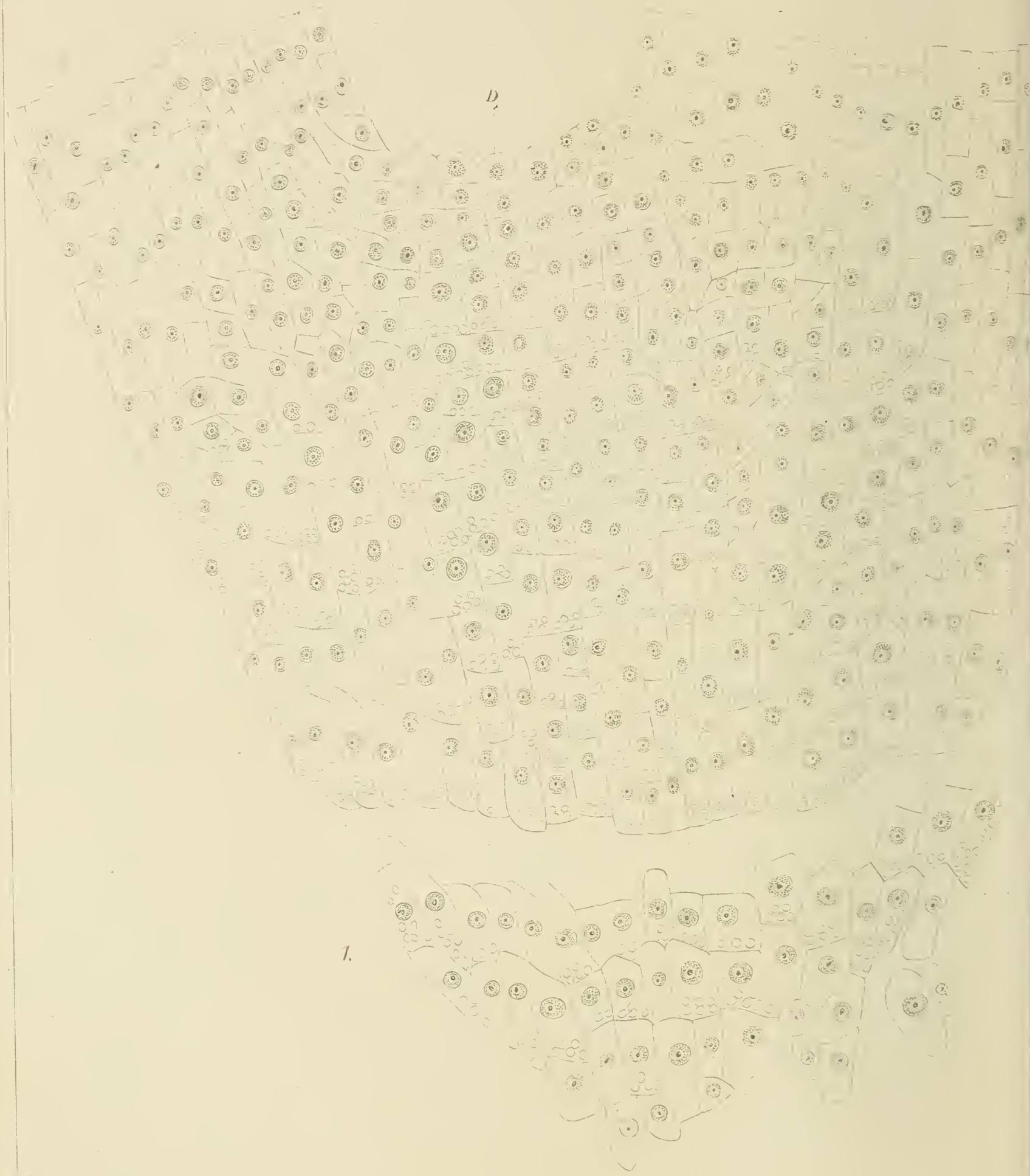
Fig. 9a. Zwei äußere Zellreihen aus dem Periblem einer Wurzel, welche sechs Stunden horizontal gewachsen war und die Krümmung schon zeigte. Die Zellen sind einer von dem Vegetationspunkte etwa 1260 μ entfernten Zone von der Unterseite des Organs entnommen. Vergr. Ok. 3, Obj. 6. Längsschnitt.

Fig. 9b. Dasselbe wie in Figur 9a, nur sind die Zellen der physikalisch oberen Seite des Organs entnommen.

Fig. 10. Eine Pleromzelle aus dem Längsschnitte einer Wurzel, welche 45 Stunden in umgekehrt vertikaler Lage im Federkiele gewachsen war. Vergr. Ok. 4, Obj. 1/12. Öl-Immersion.

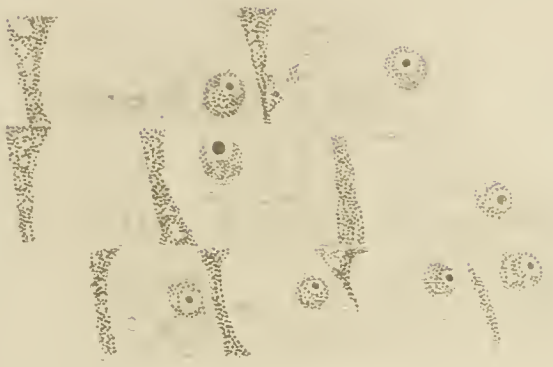
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

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



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

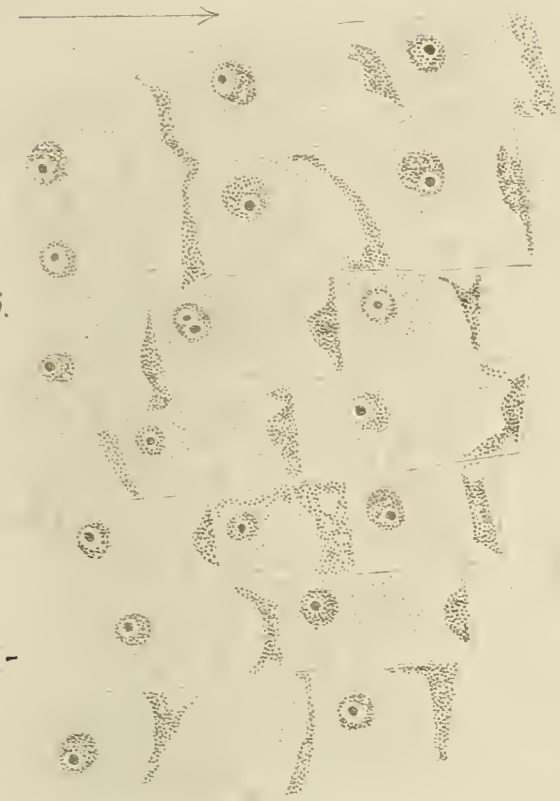
2.



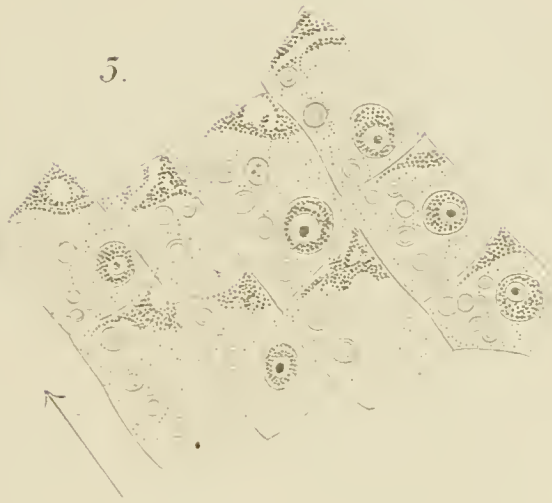
4.

3.

6.

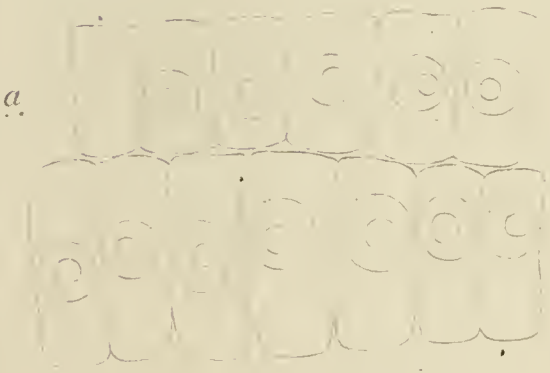


5.

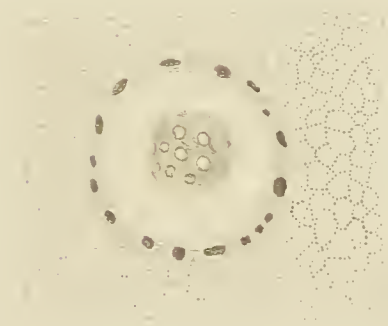


7.

9a.

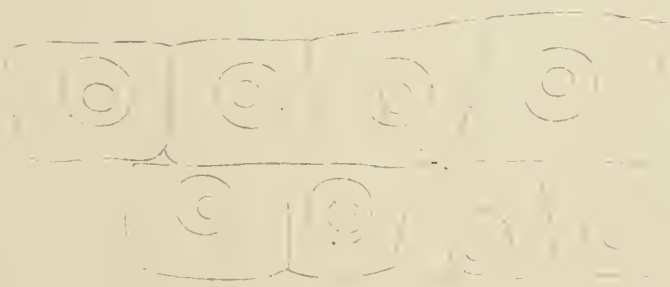


8.



10.

9b.



ich in Dresden

Lith. Anst. v. Johannes Arndt in Jena

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: BH_22_1

Autor(en)/Author(s): Georgevitch Petar

Artikel/Article: Cytolog. Studien an den geotropisch gereizten Wurzeln usw. 1-20