# Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stofftransport in den Pflanzen.

Von Dr. phil. **W. Bierberg**, Jena.

## I. Einleitung und Geschichtliches.

Das Protoplasma vieler Pflanzen zeigt im lebenden Zustande in seiner Masse innere Strömungen, mit denen auch äußere Gestaltsveränderungen verbunden sein können.

Wir wollen hier ganz absehen von denjenigen Bewegungen im Pflanzenreiche, die eine Ortsveränderung bedingen und uns nur mit den Bewegungserscheinungen innerhalb der Zellen beschäftigen.

Bei diesen unterscheidet man:

1. Rotation,
2. Zirkulation.

Der Rotationsstrom folgt der Zellwandung; in den Zellen, die ihn zeigen, ist das Cytoplasma bis auf einen Wandbeleg reduziert. Der Strom beschreibt eine kreisende, in sich zurücklaufende Bahn.

Die Zirkulationsströme dagegen sind nicht auf den Wandbeleg beschränkt, sie durchsetzen auch in Strängen den Saftraum.

In keinem Falle aber nimmt die Hautschicht an der Strömung teil.

Für die Strömungserscheinung bei Chara war von ihrem Entdecker Corti bereits der Name Zirkulation gebraucht.

Schon Meyen ließ in seiner Phytotomie[1]) gegen diesen Ausdruck Bedenken laut werden und schlug statt dessen „eigentümliche kreisende Zellensaftbewegung“ vor. Schultz[2]) wollte etwas früher den Ausdruck „Rotationsströmung“ gebraucht wissen.

Trotzdem Schleiden[3]) alle diese Bedenken und Vorschläge kannte, und obwohl er selbst beide Typen genau unterschied, behielt er doch den gemeinsamen Namen „Zirkulation“ bei. Erst später unterschied man die Phänomene als Zirkulation und Rotation[4]), von denen uns in vorliegender Arbeit hauptsächlich die letztere beschäftigen soll.

Zum ersten Male wurde, wie schon erwähnt, eine Bewegung des Zellsaftes in einigen Wasser- und Landpflanzen im Jahre 1774 von Buonaventura Corti[5]) beobachtet.

---

1) Meyen, Phytotomie, 1830, pag. 179.

2) C. H. Schultz, Die Natur der lebendigen Pflanze, Berlin 1823.

3) Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik I, 1842, pag. 258.

4) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl., 1873, pag. 41.

5) Corti, Osservazioni microscopiche sulla Tremella et sulla circulatione del fluido in una pianta acquajuola. Lucca 1774, pag. 127.

Er schreibt darüber: „Io confesso ingennamente, che rimasi senza spirito allorchè cercando di ravisare la struttura di una pianta acquatica, la quale all' occhio nudo erami piacciuta assai, scoprii nei suoi rami, per mezzo del microscopio, una bellissima circolazione di fluido."

Er studierte auch schon die Abhängigkeit der Schnelligkeit der Bewegung von der Temperatur[1]) u. a. m. Ebenfalls darauf war sein Streben gerichtet, das sich bewegende Fluidum zu färben[2]). Aber die von ihm angewandten Farbstoffe schädigten oder töteten die Zellen bald ebenso wie Alkalien und Säuren[3]). Wegen dieser Mißerfolge wandte er nun vollständig indifferente Flüssigkeiten an, wie Olivenöl und Milch[4]), niemals aber hatte er, wie so oft behauptet worden ist, die Absicht, die Abhängigkeit der Bewegung vom Sauerstoff zu untersuchen. Diesen Gedanken spricht er wenigstens nicht aus, und er ist ihm auch wahrscheinlich gar nicht gekommen, da er die einmal durch Ölbehandlung sistierte Rotation im Wasser niemals wieder kommen sah.

Obwohl das Vorhandensein der Rotation kurze Zeit darauf durch F. Fontana[5]) bestätigt wurde, so geriet sie doch in unverdiente Vergessenheit. Erst am 3. Mai 1807 wurde sie von L. Treviranus[6]) wiederum gesehen.

Er kommt zu dem Schluß: „daß es[7]) ein Phänomen des Lebens sey, kann nicht bezweifelt werden, denn nur an lebenden Pflanzen nimmt man es wahr und desto mehr, je kräftiger sie sind."

Auch dem Gedanken, daß durch die Bewegung des Zellsaftes ein Stofftransport geleistet werden könnte, gibt er bereits Ausdruck.

Er sagt hierüber, als er im allgemeinen über die Bewegung des Zellsaftes spricht[8]):

„Ein schwer ins Reine zu bringender Gegenstand ist die Bewegung des Saftes im Zellgewebe. Es scheint der Natur des Organischen angemessen, daß alles darin sich fortwährend umgestalte und bewege; und es scheint, der Saft müsse gerinnen, wenn er nicht durch Bewegung ohne Unterlaß daran gehindert werde. Der Umstand

---

1) l. c. pag. 147.
2) l. c. pag. 155.
3) l. c. pag. 157.
4) l. c. pag. 156.
5) Fontana zit. nach Treviranus, Physiologie der Gewächse, 1835, pag. 52.
6) Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, pag. 91—95.
7) Ders., Physiologie der Gewächse, 1835, Bd. I, pag. 55.
8) Ders., Daselbst Bd. I, 1835, pag. 48—49.

ferner, daß die Organe, welche entweder Saft von außen aufnehmen, als die Narbe, die Wurzelspitzen, oder solchen geschickt machen, die Pflanze zu ernähren, als die Blattfläche, die Cotyledonen, ganz aus Zellgewebe bestehen, gibt ebenfalls zu erkennen, daß der Saft in demselben fortbewegt werden müsse, indem er sonst nicht zu den Teilen, für welche er bestimmt ist, gelangen könnte."

Von diesem Zeitpunkte an dehnten sich die Beobachtungen immer mehr auf andere Objekte aus.

Der Engländer Slack[1]) beobachtete z. B. die Strömung bei Nitella flexilis und Hydrocharis morsus ranae. Ihm folgte Meyen[2]), der sie beobachtete bei Vallisneria, Stratiotes, Potamogeton und den Haaren einiger Landpflanzen, Brown[3]) in den Staubfädenhaaren von Tradescantia, Amici[4]), Agardh[5]) usw. usw.

Sehr genau sind die Untersuchungen, die Dutrochet[6]) anstellte. Er beobachtete den Einfluß chemischer, physikalischer und mechanischer Reize auf die Strömung, und er zog aus den Ergebnissen den Schluß, daß das Protoplasma der Sitz des Lebens in der Zelle sei und auch der Sitz der aktiven Bewegung. Daher nannte er die Erscheinung „Protoplasmaströmung".

Vor allem aber waren es die Untersuchungen von Nägeli[7]), Velten[8]) und de Vries[9]), durch welche Protoplasmaströmungen in allen Geweben des gesamten Pflanzenreichs nachgewiesen wurden.

Genaue Angabe der älteren Literatur über Protoplasmaströmung, sowie kurzer Inhalt und Kritik derselben siehe:

1) C. H. Schultz, Die Natur der lebendigen Pflanze, Berlin 1823.

2) F. Meyen, Über die Saftbewegung in den Zellen der Pflanzen. Nova acta physico-medica Acad. C. L. C. nat. cur., Bonn 1826, Tome XIII, P. 1.

3) Ders., Phytotomie, Berlin 1830.

4) Ders., Neues System der Pflanzenphysiologie, 1838, Bd. II, Kap. IV.

---

1) Ann. scienc. nat. 1834, II. sér., T. I, pag. 193.

2) Meyen, Phytotomie, 1830, pag. 182 ff.
Ders., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Inhalt der Pflanzenzellen, Berlin 1828.

3) Brown zit. nach Eward, Protoplasmic streaming in plants, pag. 1.

4) Mem. di mat. et fisic. della Società Italiana, 1823, Tome XIX.

5) Nova acta physico-medica Acad. C. L. C. nat. cur., Bonn 1826, Tome XIII, P. 1, pag. 113 ff.

6) Ann. scienc. nat. 1838, II. sér., Tome IX, pag. 5, 65, 80.

7) Beiträge zur wissenschaftl. Botanik 1860, Heft II, pag. 60—87.

8) Botan. Ztg. 1872, pag. 645—653.

9) Botan. Ztg. 1885, pag. 1—6, 17—26.

## II. Die de Vriessche Ansicht über die Bedeutung der Protoplasmarotation und ihre heutige Stellung.

Die Beobachtungen über die weite Verbreitung der Protoplasmaströmungen im Pflanzenreich und die berühmten Grahamschen, durch Stephan[1]) berechneten Versuche über Diffusionsgeschwindigkeit, aus denen hervorgeht, daß z. B. 1 mg Chlornatrium, um sich aus einer 10 % Lösung durch Diffusion über die Länge eines Meters in Wasser fortzubewegen, 319 Tage gebraucht, Eiweiß sogar 14 Jahre, führten de Vries[2]) zu der Folgerung, „daß der Transport der organischen Baustoffe in den Pflanzen vorwiegend durch die Rotation und die Zirkulation des Protoplasma vermittelt wird".

Eine ganz andere Meinung in diesem Punkte vertritt Pfeffer[3]). Nach ihm dürfte „innerhalb der Zellen eine genügend schnelle Mischung schon durch mechanische Beugungen, durch Temperaturschwankungen, durch Variation des Turgors, der Gewebespannung usw. herbeigeführt werden. In ausgezeichneter Weise wirken natürlich auch Protoplasmaströmungen, die aber unter normalen Verhältnissen in sehr vielen Zellen, gewöhnlich auch in den Zellen des Phloems fehlen. Somit vermögen die Pflanzen die nötige Stoffwanderung auch ohne Mithilfe auffälliger Protoplasmaströmungen zu vollbringen, die mit Unrecht von de Vries als entscheidendes Bewegungsmittel angesprochen werden."

An anderer Stelle erkennt er wenigstens für konkrete Fälle den Wert der Protoplasmaströmungen für den Stofftransport an. Er spricht dort[4]) von „Protoplasmaströmungen, durch welche in sichtbarer Weise ein sehr wirksames Fortführen und Mischen stattfindet, das für konkrete Fälle sogar notwendig sein mag, um einen ausreichenden Stoffaustausch zu erzielen."

Viel weiter geht Ida A. Keller[5]), die einer wenigstens in gewisser Weise sehr merkwürdigen Ansicht in ihrer Inaugural-Dissertation Ausdruck gibt.

Nach ihrer Meinung ist: „Die im Pflanzenreich vorkommende Protoplasmaströmung meist (!) keine normale Erscheinung, sondern muß als Symptom des Absterbens aufgefaßt werden; sie tritt demnach erst

---

1) Sitzungsber. d. Kgl. Wiener Akad. 1879, Bd. LXXIX, II. Abt., pag. 214 (zit. nach de Vries).

2) de Vries l. c., pag. 3.

3) Pfeffer, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. I, pag. 602—603.

4) l. c. II. Auflage, Bd. I, pag. 109.

5) Ida A. Keller, Über Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. Inaug.-Diss., Zürich 1890.

infolge pathologischer Zustände auf und steht nicht im Zusammenhang mit der normalen Lebenstätigkeit".

Sie glaubte, diesen Schluß aus den Ergebnissen ihrer Versuche mit zahlreichen Pflanzen ziehen zu dürfen, denn diese Untersuchungen hatten gezeigt, daß die Protoplasmarotation in intakten Pflanzen keine so allgemeine Verbreitung besitzt, als von de Vries u. a. angenommen wurde.

Auch Hauptfleisch[1]) kommt bei seinen Untersuchungen zu demselben Schluß, und da auch nach Strasburgers Untersuchungen[2]) die Strömungserscheinungen des Protoplasma in den Leitbahnen des Phloems meistenteils fehlen, so zieht Kretzschmar[3]) daraus den Schluß, daß die de Vriessche Theorie über den Stofftransport durch die Protoplasmarotation hinfällig geworden sei. „Wo sie (d. h. Protoplasmaströmungen) vorhanden sind, kommen sie nur für die schnelle Verbreitung der Stoffe innerhalb der Zelle in Betracht. Die Diskussionen von Kienitz-Gerloff, der für die de Vriessche Theorie eintritt, ändern nichts an der Sachlage."

Kienitz-Gerloff[4]) nämlich glaubt, daß die von ihm entdeckten Protoplasmazellverbindungen den schon durch die Rotation beschleunigten Stofftransport ganz erheblich erleichtern. Er wendet sich daher besonders gegen die Meinung von Ida A. Keller, die im Grunde genommen auf das genaue Gegenteil von dem hinausläuft, was de Vries in der Bewegung sah. Denn während er die Bewegung für ein Zeichen reger Lebenstätigkeit hält, faßt Ida A. Keller sie als Symptom des Absterbens auf. Kienitz-Gerloff äußert sich hierüber[5]): „Nach ihr (I. A. Keller) ist die Protoplasmaströmung ein Symptom des Absterbens und tritt erst infolge pathologischer Zustände auf. Diese letztere Ansicht überhaupt zu diskutieren, unterlasse ich hier, denn sie steht zu den allgemein bekannten Erscheinungen in so schreiendem Widerspruch, daß kein Einsichtiger sich ihr anzuschließen vermöchte[6])."

---

1) Hauptfleisch, Pringsheims Jahrbücher für wissensch. Botanik 1892, Bd. XXIV, pag. 180.

2) Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, 1891, pag. 363.

3) Kretzschmar, Pringsheims Jahrbücher für wissensch. Botanik, 1904, Bd. XXXIX, pag. 275.

4) Kienitz-Gerloff, Botan. Ztg. 1893, pag. 37.

5) l. c. pag. 37.

6) Zusammenstellung, besonders der neueren Literatur über die Frage der Protoplasmaströmung bis zum Jahre 1904 vergl.: Kretzschmar, Über Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung infolge von Wundreiz. Pringsheims Jahrbücher für wissensch. Botanik 1904, Bd. XXXIX, pag. 273—304.

Wenn ich auch in einzelnen Punkten durch meine Untersuchungen mit vielen Wasser- und Landpflanzen zu vollständig anderen Resultaten gekommen bin wie Ida A. Keller, so halte ich doch ein derart allgemein absprechendes Urteil über ihre Schlußfolgerung nicht am Platze.

Keineswegs bei allen Objekten, an welchen von de Vries, Kienitz-Gerloff u. a. m. Protoplasmarotation beobachtet wurde, z. B. bei Elodea, Hydrocharis morsus ranae (mit Ausnahme der Wurzelhaare), den Blättern von Vallisneria u. a. m., ist dies eine normale Erscheinung, sondern, wie Ida A. Keller sagt, eine pathologische; damit darf meines Erachtens aber nicht gesagt werden, daß sie nicht doch für die Pflanze von großer Bedeutung sein kann und keineswegs für ein Zeichen des Absterbens gehalten zu werden braucht.

## III. Experimenteller Nachweis des Stofftransportes durch die Protoplasmarotation.

Der schon von älteren Forschern ausgesprochenen, von de Vries aus seinen Diffusionsversuchen abgeleiteten Ansicht, daß den Plasmaströmungen eine hervorragende Bedeutung bei dem Stofftransport zukomme, fehlt noch, so viel an Wahrscheinlichkeit sie für sich hat, zur Zeit eine ausreichende Begründung, was ja deutlich daraus hervorgeht, daß etliche Forscher sich der de Vriesschen Ansicht nicht anzuschließen vermochten. Genügende Beweise können nur auf experimentellem Wege gefunden werden.

Bei diesem Nachweise dienten der Hauptsache nach als Versuchsobjekte:

Hydrocharis morsus ranae L., Stratiotes aloides L., Vallisneria spiralis L. (Blatt- und Blütenstiel), Elodea densa und E. canadensis Rich., Hydrilla verticillata Casp., Limnobium spongia, Trianea bogotensis Karst., Butomus umbellatus L., Alisma natans L., Potamogeton crispus L., Ruppia occidentalis L., Aponogeton distachyus, Callitriche vernalis L., Trapa natans L., Chara foetida A. Br., Chara fragilis Desv., Nitella flexilis Ag., Phycomyces nitens Kze.

Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, daß zunächst ein schmaler Streifen der Blätter, resp. der Internodien oder Fragmente mit einer dicken Fettschicht umgeben wurde, nachdem vorher das anhaftende Wasser mit Filtrierpapier möglichst abgesogen war. Sodann wurde der eingefettete Streifen mit einem schmalen, rechteckigen Deckglase bedeckt, und da die Fettschicht genügend dick gewählt war, genügte ein ganz leichter Druck, um den Raum zwischen Deckglas und Objektträger vollständig mit Fett auszufüllen. Da auch der Objekt-

träger in seiner ganzen Breite, der Breite des Deckglases entsprechend, gut eingefettet wurde, so war ein Zusammenfließen der auf die beiden Seiten des Objektträgers gebrachten Flüssigkeiten ausgeschlossen.

Als Fett diente meistens gelbe Vaseline, in einigen Fällen auch Olivenöl.

Die eine Seite des Blattes oder Stengelstückes wurde nun mit Wasser und die andere mit einer derartigen Flüssigkeit reichlich benetzt, die das Plasma nicht schädigt und dabei leicht und sicher auf der anderen Seite im Gewebe nachgewiesen werden konnte.

Es lag nahe, zum Nachweise des Stofftransportes durch die Rotation zunächst Farbstoffe in einer für die Pflanzen unschädlichen Verdünnung zu benutzen.

Ich gebrauchte zu diesem Zwecke hauptsächlich die von Pfeffer[1]) verwendete 0,0008 $^0/_0$ige Methylenblaulösung, die den Zellsaft anfänglich gleichmäßig blau färbt und später in ihm einen Niederschlag hervorruft, der aber der Protoplasmarotation nicht hinderlich ist.

Hierbei machte ich die Beobachtung, daß der Farbstoff nur in denjenigen Teil des Versuchsobjektes, mit welchem er direkt in Verbindung steht, leicht eindringt und trotz großer Speicherung der Rotation nicht hinderlich war. Aber eine Fortführung in die angrenzenden Zellen konnte ich nicht beobachten.

Bei den Charen und den Haaren einiger Landpflanzen gestalten sich die Verhältnisse anders.

Nur die Hautschichten der ganz jungen Chara- oder Nitella-Internodialzellen sind für den Farbstoff durchlässig, und es findet auch hier im Zellsaft eine ziemlich starke Speicherung statt, wodurch die Rotation aber keineswegs gehemmt wird.

In die ganz alten Internodien drang der Farbstoff nur schwer ein. Oft konnte ich dann beobachten, wie kleine Farbstoffklumpen von dem Protoplasmastrome mitgeführt wurden und allmählich färbte sich die ganze Zelle.

Sämtliche dazwischen liegenden Altersstadien nehmen nichts auf. Selbst nach wochenlanger Einwirkung war im Zellsaft dieser Internodien keine Färbung zu beobachten, auch von einem Niederschlag fehlte jede Spur.

Erst wenn diese Internodien in der Farbstofflösung abstarben, färbte sich dann schnell die ganze Zelle intensiv blau.

---

1) Pfeffer, Aufnahme von Anilinfarben. Untersuchungen aus d. Tübinger Institut, Bd. II, pag. 186 ff.

Analoge Ergebnisse lieferten die Objekte, die mit Fuchsinrot, Fuchsinjodgrün, Bismarckbraun usw. behandelt waren.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß diese Farbstoffe nicht von Zelle zu Zelle wandern, auch nicht, wenn sie in unmittelbar benachbarten Zellen ziemlich stark gespeichert werden.

Es ergibt sich ferner die bemerkenswerte Tatsache, daß ausgebildete, lebenskräftige Internodialzellen von Chara und Nitella Farbstoffe nicht aufnehmen.

Es handelte sich nun darum, nach Stoffen zu suchen, die von Zelle zu Zelle weitergeführt werden. Als besonders geeignet erwiesen sich:

1. 1—2 %ige Kalisalpeterlösung;
2. ½—1 %ige Lösung von Lithiumkarbonat;
3. 1½ %ige Lösung von Chlornatrium.

Der chemische Nachweis[1]) dieser Stoffe ist bekanntlich leicht zu erbringen und zwar:

1. gibt Kalisalpeter mit Diphenylaminschwefelsäure eine tiefblaue Färbung.

Die Reaktionen konnten als sicher angesehen werden, da die Versuchspflanze ursprünglich mit Diphenylaminschwefelsäure keine Blaufärbung ergab, also diejenigen Oxydationsmittel, die außer Salpeter mit diesem Reagens Blaufärbung ergeben, nicht in der Pflanze vorhanden waren.

Zahlreiche Pflanzen zeigten schon vor dem Versuche einen Gehalt an Salpeter, doch war dieser leicht durch Kultur bei Zutritt von Sonnenlicht nach einigen Tagen zu beseitigen.

Ein anderes Reagens auf Salpeter bildete Cinchonaminum sulfuricum, das im Innern der Zellen, wenn Salpeter zugegen ist, zu kleinen Prismen kristallisiert.

2. Lithiumkarbonat ist im Spektroskop an der charakteristischen roten Linie $\alpha$ zwischen $B$ und $C$ bei 31 und den vier dicht beieinander liegenden dunkelgelben Linien $\beta$ zwischen $C$ und $D$ bei 44 zu erkennen.

3. Thalliumsulfat bildet bei Gegenwart von Chlornatrium im Innern der Zelle kleine, in Wasser sehr schwer lösliche Kristalle.

Es wurden nun eine große Anzahl von Präparaten von den Versuchspflanzen in der oben angegebenen Weise angefertigt.

Sodann wurden beide überstehende Seiten reichlich mit Wasser benetzt, und nun blieb das Präparat so lange liegen, bis infolge der Verletzung Protoplasmarotation im ganzen Präparat sich eingestellt hatte.

---

1) Zimmermann, Botanische Mikrotechnik.

War dies der Fall, so wurde auf einer Seite mittels Filtrierpapier das Wasser wieder abgesogen und dafür eine von den genannten Lösungen hinzugesetzt.

Alle halbe Stunde wurde von jeder Versuchsreihe ein Präparat gut ausgewässert und in schmale Streifen zerschnitten, die nun der Reihe nach in der schon angegebenen Weise auf die Versuchslösungen hin untersucht wurden.

Die Resultate waren hier wesentlich andere als bei den Farbstofflösungen.

Der Transport der betreffenden Substanz war in verhältnismäßig kurzer Zeit durch das ganze Präparat bewerkstelligt mit Ausnahme von Chara und Nitella.

Es zeigte sich, daß auch diese Stoffe in den lebenskräftigsten Internodialzellen der Characeen, wenn auch nicht vollständig fehlten, so doch nur spärlich vorhanden waren.

Aber bei den Blättern von Elodea, Vallisneria u. a. m. gelang der Nachweis des Transportes durch die Rotation vollkommen, und zwar ergab sich, daß z. B. bei einem Blatt von Elodea densa, das auf eine Länge von 2 mm von der Versuchsflüssigkeit benetzt war, nach Verlauf von 210—280 Minuten die Flüssigkeit ein 2 cm langes Stück durchwandert hatte.

Durch eine ebenso lange Strecke wurde die Versuchslösung bei Vallisneria in etwas längerer Zeit, etwa 270—310 Minuten transportiert.

Der Grund hierfür ist darin zu suchen, daß im allgemeinen die Rotation bei Vallisneria überhaupt eine Kleinigkeit langsamer ist als bei Elodea.

Individuelle Unterschiede waren natürlich hier zu bemerken. Doch war dies zu erwarten, da ja auch in der Schnelligkeit der Protoplasmabewegung derartige individuelle Verschiedenheiten zutage treten.

Andererseits aber war hier sehr schön die Abhängigkeit der Schnelligkeit der Protoplasmarotation vom Licht und von der Temperatur des umgebenden Mediums zu beobachten.

Zwischen dunkel und hell gehaltenen Präparaten war allerdings der Unterschied in der Schnelligkeit des Stofftransportes sehr gering, und zwar ging er im Dunkeln etwas langsamer vor sich.

Bedeutend mehr war die Schnelligkeit von der Temperatur des umgebenden Mediums abhängig.

Wenn wir von individuellen Unterschieden, die sich natürlich auch hier bemerkbar machen, absehen, so wurde die Schnelligkeit des Stoff-

transportes mit steigender Temperatur immer größer, bis schließlich das Maximum erreicht war.

Dieses Maximum liegt nach Velten[1]) für

Elodea bei 38,7° C, für

Vallisneria bei 45,0° C.

Bei diesen Temperaturen wurde ein 2 cm langes Elodea densa-Blatt unter sonst gleichen Versuchsbedingungen bereits in 180 bis 210 Minuten durchwandert und ein gleich langes Stück eines Blattes von Vallisneria spiralis in 200—240 Minuten.

Die Beschleunigung des Stofftransports durch die Protoplasmarotation kann naturgemäß durch diese Experimente nur dann als erwiesen gelten, wenn der Transport durch ein gleich langes, möglichst gleichartiges Stück derselben Pflanzen durch alleinige Diffusion eine bedeutend längere Zeit in Anspruch nimmt.

Zu diesem Zwecke mußte durch gleichzeitige Einwirkung von Äther und Dunkelheit die durch Verletzung in den Präparaten hervorgerufene Rotation sistiert werden.

Um dies zu erreichen, wurden die Objekte in der erwähnten Weise in Fett eingebettet und die beiden überstehenden Seiten mit reinem Wasser benetzt.

Diese Präparate legte ich dann über ein Gefäß, das etwa 100 ccm $^1/_4$—$^1/_2$ %iges Ätherwasser enthielt. Das ganze kam unter eine mit einem Fett- und Wachsgemisch auf einer Glasplatte festgekittete Glasglocke. Der ganze Apparat blieb sodann 12—20 Stunden verdunkelt.

Nach Ablauf dieser Zeit nahm ich die Präparate heraus und untersuchte sie möglichst schnell unter dem Mikroskop. In sämtlichen Fällen war die Protoplasmarotation zum Stillstand gekommen. Sodann saugte ich auf der einen Seite das Wasser mittels Filtrierpapier ab und ersetzte es durch einige Tropfen von einer der drei angeführten Versuchsflüssigkeiten. Dann wurden die Präparate wiederum in die Ätheratmosphäre hineingelegt und verdunkelt.

Diese kurze Behandlung des Präparats am Licht genügte nicht zur Wiederherstellung der Protoplasmarotation. Hierzu wäre, wie einige Versuche ergaben, eine etwa 10 Minuten dauernde Belichtung notwendig gewesen.

Nach Ablauf von einer Stunde entnahm ich alle 30 Minuten ein Präparat jeder Versuchsreihe, entwässerte und zerschnitt es in schmale Streifen.

---

1) Velten, Flora 1876, pag. 177.

Die Untersuchung zeigte, daß der Stofftransport durch bloße Diffusion in 2 Stunden bei einem Elodeablatte erst einen Weg von 4 mm und bei einem Blattstück von Vallisneria einen solchen von 3 mm zurückgelegt hatte. Nach abermals 2 Stunden hatte sich der Weg ungefähr verdoppelt.

Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß der Stofftransport durch ein 2 cm langes Objekt stattfindet bei:

| | Protoplasmarotation | Diffusion | Beschleunigung durch Protoplasmarotation |
|---|---|---|---|
| Elodea . . | 190 Min. | 600 Min. | 3,15 |
| Vallisneria | 220 „ | 800 „ | 3,63 |

Wurden einige ätherisierte Präparate längere Zeit belichtet, so daß die Protoplasmarotation eintreten konnte, so erfolgte der Stofftransport durch das ganze 2 cm lange Elodeablatt bereits in etwa 165 Minuten und durch ein gleich langes Blattstück von Vallisneria in etwa 200 Minuten. Es findet also durch Äthereinfluß eine transitorische Beschleunigung der Protoplasmarotation statt und zwar:

bei Elodea um 25 Minuten,
„ Vallisneria „ 20 „

Genaue Untersuchungen über diese Beschleunigung durch Äthereinfluß hat Josing[1]) angestellt. Er fand z. B., daß die Seitenwand einer Zelle in einem Vallisneriablatte, deren Länge 0,374 mm betrug, durchströmt wurde:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| bei 20° | | im Wasser | in 24 | Sekunden |
| in | $^1/_8$ % | Ätherwasser | „ 20 | „ |
| „ | $^1/_4$ % | „ | „ 19 | „ |
| „ | $^1/_2$ % | „ | „ 20 | „ |
| „ | 1 % | „ | „ 22 | „ |
| „ | 2 % | „ | „ 27 | „ |
| „ | 4 % | „ | trat baldiger Stillstand ein. | |

Die Messungen an Elodeablättern führten zu demselben Allgemeinergebnis.

Blicken wir noch einmal auf die bisherige Versuchsreihe zurück.

Wir haben gesehen, daß ein Fortführen von Farbstoffen durch die Protoplasmarotation von Zelle zu Zelle nicht stattfindet; wohl aber werden niedrig molekular gebaute Stoffe, wie z. B. Kalisalpeter, Lithium-

1) Josing, Pringsheims Jahrbuch f. wissensch. Botanik 1901, Bd. XXXVI, pag. 204.

karbonat, Thalliumsulfat u. a., mitgeführt und zwar 3—4 mal schneller, als alleinige Diffusion sie fortzuleiten vermöchte (s. Tabelle S. 63).

Ferner sahen wir, daß lebenskräftige Internodialzellen von Chara und Nitella weder Farbstoffe noch niedrig molekular gebaute Stoffe durch ihre Oberfläche in nachweisbarer Menge in sich aufzunehmen vermögen.

## IV. Andere Beweise für die Bedeutung der Protoplasmabewegung für den Stofftransport.

Einige indirekte Beweise für die Bedeutung der Protoplasmabewegung für den Stofftransport finden wir bereits in der Literatur verzeichnet.

So fand z. B. Strasburger[1]), daß in einem durchschnittenen Faden von Vaucheria alle Protoplasmaströmchen mit kleinen Stärkekörnern beladen zur Wundstelle eilen und sie auf diese Weise wieder schnell verschließen.

Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei Spirogyra. Es fand hier Pringsheim[2]), daß die einzelnen Protoplasmafäden derart gegen das Wandplasma stoßen, daß ihre Enden jedesmal auf ein Stärkekorn treffen, und Strasburger[3]) beobachtete, wie das Material zur Bildung einer neuen Querwand bei der Zellteilung durch Protoplasmaströmchen herbeigeschafft wurde.

Wortmann[4]) sieht in dem Stärketransport bei der geotropischen Reizbewegung eine Stütze der de Vriesschen Theorie, und zu demselben Schlusse kommt Schröter[5]) durch seine Untersuchungen mit Mucorineen. Aus diesen geht nämlich hervor, daß immer an derjenigen Stelle die Protoplasmaströmung die größte Schnelligkeit erreicht, wo das lebhafteste Wachstum stattfindet.

## V. Korrelationen zwischen der Ausbildung der Leitungsbahnen und des Wurzelsystems einerseits und der Protoplasmarotation andererseits.

Der anatomische Bau der submersen Gewächse zeigt dem der Landpflanzen gegenüber eine bedeutende Vereinfachung. Letztere besitzen ein gut ausgebildetes und weit verzweigtes Gefäßbündelsystem,

---

1) Strasburger, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften 1876, Bd. X, Heft IV, pag. 417.

2) Pringsheim, Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. X, pag. 328.

3) Strasburger, Bau und Wachstum der Zellhäute, pag. 83.

4) Wortmann, Botanischer Jahresbericht 1887, p. 226 f.

5) Schröter, Flora 1905, Ergänzungsband, pag. 1—30.

durch welches sie die Nährsalze aus den Wurzeln selbst in die entferntesten Teile leicht transportieren können.

Ganz andere Verhältnisse aber finden wir bei submersen Gewächsen.

Unter ihnen gibt es Pflanzen, welche Gefäßbündel nur in stark reduziertem Zustande besitzen, und andere, bei denen sie vollständig rückgebildet sind. An ihre Stelle ist dann meistenteils ein System von Interzellularkanälen getreten.

Es finden sich sogar Pflanzen, die auch dieser gänzlich entbehren oder doch nur einen einzigen größeren Interzellularkanal führen zur Förderung des Blutungssaftes, der in Entwicklung begriffene Teile mit anorganischen und organischen Nahrungsstoffen versorgt[1]).

Bei denjenigen Pflanzen, die rings von Wasser umgeben sind, aus dem sie die Nahrungsstoffe mit ihrer ganzen Oberfläche aufzunehmen vermögen, konnte die Ausbildung eines besonderen Leitungssystems unterbleiben; auch das Verschwinden der Wurzeln bei gewissen Arten wird in diesem Zusammenhange verständlich.

Es ist zu erwarten, daß bei den submersen Gewächsen, welche ihr Leitungssystem bis auf einen einzigen Interzellularkanal zurückgebildet haben oder denen selbst dieser fehlt, ein Ersatz hierfür vorhanden sein wird. Als solcher ist die Protoplasmarotation zu betrachten. Ist aber andererseits bei derartig einfachem Bau der Leitungswege die Möglichkeit der Nahrungsaufnahme mit der ganzen Oberfläche in hinreichender Weise gewährleistet, so stellt sich im Notfall, d. h. wenn aus irgend einem Grunde ein größerer Stoffverbrauch erforderlich ist, zur Unterstützung der Stoffbeförderung die Protoplasmarotation ein.

Zur Ernährung der jugendlichen Teile bedienen sich die submersen Wasserpflanzen allerdings meist eines anderen Hilfsmittels als der Protoplasmarotation; sie legen nämlich in diesem Falle unter dem Vegetationspunkte im Procambialstrang Ring- und Spiralgefäße an, die sich aber später bei der Streckung der Internodien durch Resorption der Wände in einen Interzellularkanal verwandeln. Dies finden wir z. B. bei Elodea.

Auf einen Zusammenhang zwischen der Protoplasmarotation und dem Fehlen der Gefäßbündel ist meines Wissens bisher zweimal in der Literatur hingewiesen worden, und zwar beziehen sich diese beiden Angaben nur auf die Characeen.

---

1) Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, 1891, pag. 930.

Des großen Interesses wegen, welches diese Angaben für den Inhalt dieser Arbeit haben, wollen wir uns etwas genauer mit ihnen beschäftigen.

Zum ersten Male begegnen wir dieser Ansicht bei Carl Heinrich Schultz[1]) im Jahre 1823.

Nachdem er die „Betrachtungen über die Natur dieser Erscheinungen" bei den Charen zusammengestellt und auseinandergesetzt hat, daß diese „Saftbewegung" mit dem „Ernährungs- und Bildungsprozeß" der höheren Pflanzen auch nicht die entfernteste Ähnlichkeit hat, fährt er fort[2]):

„Es fragt sich also, welche Bedeutung dieser Kreislauf des Saftes in den Charen an und für sich hat und wie sich der Lebensprozeß derselben überhaupt zu dem in den höheren Pflanzen verhalte."

„Vergleicht man zunächst den Bau der Charen mit dem der höheren Pflanzen, so findet man, daß der größte Teil der Gebilde höherer Pflanzen und namentlich die Spiralgefäße und das Zellgewebe mit allen seinen Modifikationen den Charen durchaus fehlt. Bei den Charen finden sich in den Wurzeln nur die einfachen Saftschläuche, welche im Stamm mit einer, aus ebenso einfachen Röhren gebildeten Haut umkleidet sind, die indessen so unwesentlich ist, daß sie nach und nach naturgemäß abfault und wieder die einfachen Röhren zurückläßt. In diesen allein kann also eine Saftbewegung vor sich gehen . . . ."

„Alle Verrichtungen, welche in den höheren Pflanzen von verschiedenen Systemen vollbracht werden, finden sich hier einzig und allein auf eine höchst bewunderungswürdige Art in dem einen System des Kreislaufs vereinigt, und diese Vereinigung so vieler Verrichtungen machte die ebenso große als einfache Abänderung in dem Bau der Pflanze und der Natur ihrer Säftebewegung nötig . . . ."

In der folgenden Zeit scheint dieser Gedanke wieder vollständig verloren gegangen zu sein, wenigstens m. E. nach ist er in der Literatur bis auf Hörmann[3]) nicht wieder erwähnt. Dieser sagt:

„Es läßt sich vor allem leicht zeigen, daß Stofftransporte zwischen entlegenen Punkten überhaupt stattfinden müssen. Das erweist schon die Tatsache, daß die Characeen ein Wurzelsystem besitzen, dem man nicht bloß die Fixierung der Pflanze an einen Standpunkt, sondern auch

1) C. H. Schultz, Die Natur der lebendigen Pflanze, Berlin 1823.

2) Ders., l. c. pag. 374.

3) Hörmann, Die Kontinuität der Atomverkettung.

Ders., Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen, 1898, pag. 4 u. 5.

die spezifische Wurzelfunktion der Beschaffung gewisser für die Pflanze notwendiger Nährstoffe aus dem Boden zuschreiben muß.“ . . . .

„Ganz dieselbe Betrachtung gilt auch für die Stoffzufuhr zu den einzelnen Sproßgipfeln, und wir können in der Tat annehmen, daß, nachdem der Diffusionseffekt in der Zeiteinheit der Größe des diffundierenden Querschnitts proportional ist, bei der enormen Langsamkeit des Stofftransportes durch Diffusion, diese letztere in der Nitellazelle nur äußerst geringfügige Wirkungen hervorrufen kann. Das ist aber um so auffallender, als die Characeen eines spezifischen Leitungssystems gänzlich ermangeln. Wir dürfen daher wenigstens für die Characeen die de Vriessche Auffassung von der Bedeutung der Protoplasmaströmungen als eines vorzüglichen Mittels für Stoffmischung und Stofftransport beibehalten . . . .“

Daß das Rhizoidensystem der Charen nicht nur zur Befestigung der Pflanzen dient, sondern auch eine ganz erhebliche Rolle bei der Stoffaufnahme aus dem Substrat spielt, zeigten folgende Versuche.

Gleich große Pflanzen mit Rhizoidensystem und solche, die des Rhizoidensystems beraubt waren, wurden in eine 0,0008 %ige Methylenblaulösung gelegt. Bereits nach 2 Stunden war ein sehr großer Unterschied zu bemerken.

Bei den Charen mit Rhizoidensystem waren bis auf die ganz nach der Spitze zu liegenden alle Internodien gefärbt, während bei den Charen ohne Rhizoidensystem dies nicht der Fall war.

In einem weiteren Versuche wurde in Charen mit Rhizoidensystem durch gleichzeitige Einwirkung von Dunkelheit und $^1/_2$ % Äther die Protoplasmarotation zum Stillstand gebracht.

Nachdem die Sistierung eingetreten war, kamen die Pflanzen in 0,0008 %ige Methylenblaulösung, der ebenfalls $^1/_2$ % Äther zugesetzt war, und es wurde wiederum verdunkelt, um ein Wiederbeginnen der Rotation zu verhindern.

Gleichzeitig brachte ich nicht narkotisierte Pflanzen ohne Wurzelsystem in Methylenblaulösung ohne Ätherzusatz und stellte sie dunkel.

Selbst nach zwei Stunden war bei dieser Versuchsanordnung kein Unterschied in der Färbung zwischen den Pflanzen mit und ohne Wurzelsystem zu erkennen.

Zu analogen Ergebnissen führten die auf ebendieselbe Weise angestellten Versuche mit 2 % Kalisalpeterlösung.

In den Charen mit Rhizoidensystem war bereits nach 80—100 Minuten in der ganzen Pflanze eine Speicherung von Salpeter nachzu-

weisen, während dies in denjenigen Pflanzen, welche keine Rhizoiden besaßen, nicht möglich war.

Waren aber die Pflanzen mit Rhizoidsystem narkotisiert, so war auch in ihnen nach 100 Minuten ein Nachweis von Salpeter kaum oder gar nicht möglich.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die Rhizoiden der Charen tatsächlich nicht nur die Funktion der Fixierung der Pflanze im Substrat, sondern auch ganz wesentlich die Funktion der Beschaffung gewisser für die Pflanze notwendiger Nährstoffe aus dem Boden zu erfüllen haben.

Ferner aber folgt hieraus, daß die Charen nach Beraubung ihres Rhizoidensystems nur sehr schwer imstande sind, Nahrungsstoffe aufzunehmen, weil eben die Hautschicht, wie auch schon aus früheren Versuchen hervorging, von den lebenskräftigsten Organen nur schwer permeabel ist.

Wie schon gesagt, beziehen sich diese Vermutungen eines Zusammenhanges zwischen der Ausbildung des Leitungssystems und der Protoplasmarotation nur auf die Characeen.

Durch vergleichende Untersuchungen mit zahlreichen Wasser- und Landpflanzen kommen wir aber zu dem Schluß, daß wir diese Betrachtungsweise über alle Pflanzen ausdehnen dürfen, d. h. daß die Protoplasmarotation den vollständigen Mangel der Gefäße und der Interzellularkanäle ersetzt und die Arbeit der Leitbahnen unterstützt, falls aus irgend einem Grunde ein größerer Stofftransport erforderlich ist, als die Leitbahnen normalerweise zu leisten brauchen.

Wir finden daher ausgeprägte Protoplasmarotation normalerweise z. B. bei Hydrocharis morsus ranae nur in den Wurzelhaaren, während Wurzel, Stengel und Blätter sie nicht besitzen. Erst durch eine Verletzung tritt auch hier die Rotation ein.

Dieselbe Erscheinung finden wir z. B. auch bei Limnobium spongia, Trianea bogotensis u. a. m.

Wir sehen also, daß die Rotation bei den meisten Pflanzen keine normale Erscheinung ist und wir müssen uns daher hüten, die Verhältnisse, welche wir bei gereizten Pflanzen finden, direkt auf die normale Pflanze zu übertragen.

Was das Wurzelsystem betrifft, so erlangt es „an[1]) den submersen Pflanzen keine bedeutende Entwicklung, am reichlichsten noch bei solchen Pflanzen, welche eine mehr amphibische Lebensweise führen, wohingegen bei ausschließlich submersen Pflanzen, welche nicht mehr imstande sind, Landformen zu bilden, die Wurzeln sogar völlig unter-

1) Schenck, Bibliotheca botanica 1886, Heft I, pag. 57.

drückt werden können, so bei Utricularia, Aldrovandia, Ceratophyllum".

Unter Umständen können allerdings nach den Untersuchungen von Glück[1]) Utricularia, Ceratophyllum u. a. m. Rhizoiden bilden.

Bei Utricularia sind diese Rhizoiden nur auf die Blütenstandsbasis beschränkt und haben offenbar die Aufgabe, dem Blütenstand eine senkrechte Haltung zu verleihen und an der Ernährung der Pflanze teilzunehmen. Beide Funktionen aber sind bei den vorliegenden Verhältnissen für die Pflanze ohne große Bedeutung und es sind „die Rhizoiden offenbar auch in Rückbildung begriffene Organe".

Bei Ceratophyllum demersum und C. submersum haben die Rhizoiden wohl die Funktionen, die Pflanze am Untergrunde zu verankern und die Nahrungsstoffe aufzunehmen. Sie entstehen meistens in den Blattachsen, und die ihnen zukommenden Blattorgane weichen von den gewöhnlichen Laubblättern durch äußerst zarte Beschaffenheit und weißliches Aussehen ab. Die Blattprotuberanzen können ebenfalls bis auf kleine isolierte Stacheln verschwinden und das mächtige Luftkammersystem der Wasserblätter wird bei den Rhizoidblättern bis auf kleine Interzellulare reduziert.

Bei Ceratophyllum sind also, ebenso wie bei Utricularia die sonst vorliegenden Verhältnisse vollständig ausreichend.

Nun haben die Untersuchungen von Raymond Pond[2]) gezeigt, daß diejenigen Wasserpflanzen, welche regelmäßig ein Wurzelsystem besitzen, dieses zu einem normalen Fortbestehen nicht entbehren können.

Sie zeigen nämlich nur dann gutes Aussehen und Wachstum, wenn sie im Boden wurzeln, und hier bilden sie auch mit seltenen Ausnahmen Wurzelhaare.

Da es Pond außerdem gelungen ist, in den Wurzeln dieser Pflanzen einen Saftstrom nachzuweisen, der nach dem Stengel zu läuft, so bilden also diese Wurzeln nicht nur Befestigungs-, sondern auch Absorptionsorgane.

Wenn sie ohne Bodensubstrat wachsen müssen, so können sie Phosphor und Kalium nicht dem Boden entziehen, und es wird auch die Eiweißsynthese verhindert; infolgedessen kommen pathologische Erscheinungen zustande, welche eine Stärkeansammlung in der Pflanze bedingen.

---

1) Glück, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Teil II, Kap. III und VIII.

2) R. Pond, U. S. Fish. Commission Report for 1903. Washington 1905, pag. 483—528. Zitiert nach: Botanischer Jahresbericht 1907.

Werden nun derartige Pflanzen, z. B. Elodea, Vallisneria u. a. m., ihres Wurzelsystems beraubt, so tritt als Folge dieses Eingriffs in der ganzen Pflanze Protoplasmarotation ein.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn nur ein Teil von der Pflanze abgetrennt wird, denn, wie schon von Kretzschmar festgestellt wurde, richtet sich die Ausbreitung der Protoplasmarotation nach der Schwere der Verletzung.

In diesem Falle also tritt in dem ganzen abgetrennten Stück Protoplasmarotation ein, während in der Pflanze selbst die Reizausbreitung nur eine beschränkte ist. Dies hängt wohl damit zusammen, daß der ganze abgetrennte Teil nicht nur die Wunde zu verschließen, sondern auch möglichst schnell eine neue Wurzel zu bilden hat, um durch diese sich zu befestigen und wieder Nahrungsstoffe aufnehmen zu können. Dieser letzte Umstand fällt bei der Pflanze selbst fort, denn sie hat nur nötig, die Wunde zu verschließen.

Sehen wir jetzt, wie die Verhältnisse liegen bei wurzellosen, submersen Pflanzen, wie z. B. Ceratophyllum, Aldrovandia, Utricularia u. a. m.

Bei ihnen tritt die innere Leitung zurück, indem Ceratophyllum alle Nährsalze aus dem umgebenden Wasser aufnimmt, während bei Utricularia und Aldrovandia außerdem noch die Nahrung hinzukommt, die sie durch ihre Tierfangeinrichtungen erhalten. Bei allen diesen Pflanzen braucht also ein Wurzelersatz nie stattzufinden, sondern sie haben nur nötig, die entstandene Wunde wieder zu verschließen.

Die Ansprüche, die also an die einzelnen Zellen gestellt werden, sind in einem solchen Falle wesentlich geringer als bei Pflanzen mit ausgebildetem Wurzelsystem. Da außerdem die Blätter haarförmig zerschlitzt sind, so sind die meisten Zellen imstande, ihre Nahrung selbständig aus dem umgebenden Nährwasser zu beziehen, und so sehen wir bei diesen Pflanzen eine Protoplasmarotation höchstens in einigen Zellen eintreten, sich aber niemals durch die ganze Pflanze verbreiten.

## VI. Besprechung älterer biologischer Untersuchungen von dem neu gewonnenen Standpunkte aus.

Wir wollen nun versuchen, auf dem Wege vergleichend biologischer Betrachtung einige Ergebnisse früherer Untersuchungen über die Protoplasmarotation unter den Gesichtspunkt der Bedeutung der Rotation für den Stofftransport zu gruppieren.

### I. Mechanische Reize.

Wie schon gesagt, ist bei vielen Pflanzen Rotation des Protoplasmas keine primäre Erscheinung, sondern man hat von den Schnittpräparaten einen falschen Schluß auf die intakte Pflanze gezogen. Wenn Hauptfleisch[1]) behauptet, daß in vielen Zellen der Blätter von Elodea, im Blattparenchym von Sagittaria sagittaefolia usw. primäre Rotation stattfinde, so beruht dies auf einem Irrtum.

Legt man nämlich die Kulturen derart an, daß die Pflanzen im Kulturgefäß selbst unter dem Mikroskop beobachtet werden können, so findet man in gesunden Zellen niemals Rotation.

Zu beachten ist hierbei, daß submerse Wasserpflanzen vollständig mit Wasser bedeckt sein müssen und daß Biegen und Berühren der Pflanzen unbedingt vermieden wird. Ferner darf nur im diffusen Lichte beobachtet werden.

Ich muß hier auf einen Widerspruch in Hauptfleischs Arbeit hinweisen. Die fraglichen Stellen lauten:

„Die primäre Strömung[2]) findet sich . . . . in sehr vielen Zellen der Blätter von Elodea canadensis . . . .“.

„Auch diese in den hier angeführten Fällen normal und unter günstigen Bedingungen auftretende Bewegung soll nach Ida A. Keller keine normale Erscheinung sein. Als einziger Grund hierfür ist dabei nur der maßgebend, daß die Strömung erst mit dem Tode erlischt . . . .“.

Einige Seiten weiter heißt es:

„An dieser Stelle[3]) mag es gleich Erwähnung finden, daß auch primäre Rotation an normalen gesunden Blättern (gemeint sind Blätter von Elodea canadensis) beobachtet werden kann. Es findet sich dieselbe in absterbenden Zellen und deren allernächster Nachbarschaft. Hier beobachtet man auch nach der Abtrennung der Blätter vom Sproß die Rotation — abgesehen von den Zellen der Mittelrippe — am ehesten; gewöhnlich ist sie auch in diesen Zellen am schnellsten.“

Hieraus geht hervor, daß Rotation in vollständig „normalen, gesunden“ Blättern doch keine primäre Erscheinung ist, sondern erst durch absterbende Zellen bedingt wird. Allerdings braucht die Strömung in absterbenden Zellen und in ihrer Umgebung nicht immer einzutreten[4]), wenn sie sich aber findet, so ist sie als pathologische Erscheinung aufzufassen.

---

1) l. c. pag. 189.
2) l. c. pag. 189.
3) l. c. pag. 195.
4) Hauptfleisch l. c., pag. 195.

Unter normalen Verhältnissen finden wir also bei Elodea, Hydrilla, Vallisneria u. a. m. keine Rotation des Protoplasma vor; die Chlorophyllkörner befinden sich in Epistrophe. Trennen wir nun einige Blätter vom Sproß ab, so treten bald in den Zellen die Chlorophyllkörner an die Seitenwände, d. h. in Apostrophe, und langsam beginnt eine bis zu ihrem Maximum immer rascher werdende Rotation.

Die Reizfortpflanzung findet nicht in allen Teilen des Blattes gleichmäßig schnell statt, sondern am raschesten in der Mittelrippe und in unmittelbarer Umgebung der verletzten Stellen selbst.

Im übrigen haben die Untersuchungen Kretzschmars[1]) gezeigt, daß die Größe des Ausbreitungsgebietes und die Schnelligkeit der Reizfortpflanzung von der Schwere der Verletzung abhängt.

Wenn ein tierischer Organismus eine Verletzung sich zugezogen hat, so bedeutet dies für ihn einen Reiz. In jedem tierischen Organismus findet daher nach der Metschnikoffschen Phagocytentheorie in der Richtung nach der Wundstelle ein Zuströmen von farblosen Blutkörperchen statt, die die Aufgabe haben, die Wunde zu verschließen und dadurch das Eindringen gefährlicher Bakterien zu verhindern.

Mutatis mutandis finden wir analoge Verhältnisse bei den Pflanzen wieder. Auch für sie bedeutet, wie wir gesehen haben, jede Verletzung einen Reiz. Auch sie sind bestrebt, diesen Reiz möglichst schnell zu überwinden und müssen daher bemüht sein, in möglichst kurzer Zeit diejenigen Stoffe nach der Wundstelle zu transportieren, welche zum Verschluß der Wunde und eventuell zur Neubildung einer Wurzel notwendig sind.

Sind einzelne Teile der Pflanze zu alt oder zu klein oder haben sie, durch ungünstige Verhältnisse gezwungen, den größeren Teil ihrer Reservestoffe aufgebraucht, so sind sie nicht imstande, den Reiz, welchen sie durch die Verletzung empfangen haben, zu überwinden und die Rotation dauert dann in ihrem fruchtlosen Bemühen bei ihnen bis zum Tode.

Haben sie aber genügend Reservestoffe aufgespeichert, so schaffen sie durch das Leitungssystem und die Rotation so viel Stoffe nach der Wunde, wie erforderlich sind, und sodann hört die Rotation allmählich wieder auf.

Aus den früher angegebenen Gründen muß naturgemäß auch die Reizdauer in der Pflanze und in dem abgetrennten Stück eine verschiedene sein. Dies ist auch in Wirklichkeit der Fall, denn nach

---

1) Kretzschmar l. c., pag. 296.

Kretzschmar ist die Reizwirkung in den verletzten Pflanzen etwa 1—2 Tage und im abgetrennten Stücke selbst oftmals noch nach 3 bis 6 Tagen zu beobachten.

Alle diese Resultate sind aber individuell verschieden, vor allem ist das Alter der Versuchsobjekte von großer Bedeutung. Junge, lebenskräftige Pflanzen setzen den verletzenden Einflüssen eine viel größere Widerstandskraft entgegen als dies bei älteren Objekten der Fall ist und letztere reagieren daher bedeutend schneller.

### 2. Abhängigkeit von der Temperatur.

Was den Einfluß der Temperatur auf die Protoplasmabewegung anbetrifft, so ist es noch ungewiß, ob die Pflanzen überhaupt noch in Temperaturen wachsen können, in welchen Bewegungserscheinungen des Protoplasma nicht mehr zustande kommen. Die Grenzwerte liegen noch nicht fest; das ist aber sicher, daß sowohl Wachstums- wie Protoplasmabewegungen eine gewisse Zeit lang in supramaximaler und inframinimaler Temperatur fortbestehen können. Im allgemeinen scheint das Maximum der Bewegung höher zu liegen als das des Wachstums[1]), aber es ist dabei zu bemerken, daß die 3 Kardinalpunkte: Minimum, Optimum, Maximum überhaupt nicht ganz festgelegt werden können, da sie selbst innerhalb derselben Spezies schwanken, und zwar je nach den Bedingungen, unter welchen die Pflanzen aufgewachsen sind[2]).

Sehen wir von diesen Unterschieden ab, so liegen z. B.

| | Minimum | Optimum | Maximum |
|---|---|---|---|
| bei Chara foetida | 0° C | 38,1° C | 42,8° C |
| „ Vallisn. spiralis | 0—1° „ | 38,7° „ | 45,0° „ |
| „ Elodea canadensis | 0° „ | 36,2° „ | 38,7° „ |

Die Empfindlichkeit gegen Temperatureinflüsse wird durch die Einwirkung von Äther oder Chloroform herabgesetzt.

Werden diese Narkotisierungsmittel nicht angewandt, so sind auf schon vorhandene Protoplasmaströmungen plötzliche Temperaturschwankungen allerdings fast ohne Bedeutung, wohl aber sind diese Schwankungen für normale Objekte Reize[3]). Wenn also überhaupt in der Versuchspflanze durch einen Reiz Protoplasmaströmung hervorgerufen werden kann, so geschieht es auch durch Temperaturschwankungen. Er ruft z. B. eine plötzliche Temperaturerhöhung oder -erniedrigung um 10—20° C vorher nicht vorhandene Rotation in den Blattzellen

1) Pfeffer, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, 1904, Bd. II, pag. 764.
2) Clark, Botanischer Jahresbericht 1892, pag. 522.
3) Hauptfleisch l. c., pag. 209.

von Elodea, Hydrilla, Vallisneria u. a. m. hervor, und zwar tritt sie um so schneller auf, je größer die Temperaturdifferenz ist[1]).

Ganz anders liegen die Verhältnisse, wenn die Temperatur langsam steigt. Dann kann man die Erhöhung resp. Erniedrigung bis zu Temperaturen steigern, bei deren plötzlicher Einwirkung momentan der Tod eintreten würde[2]).

Im allgemeinen kann man sagen, daß die Rotation um so schneller wird, je höher die Temperatur des umgebenden Mediums steigt, und je mehr die Temperatur sinkt, um so langsamer reagiert das Plasma auf jeden Reiz[3]).

Wenn aber der Reiz erst einmal vom Organismus perzipiert ist, d. h. wenn die Protoplasmarotation ihr Maximum erreicht hat, so sind plötzliche Temperaturschwankungen um einige Grade fast ohne jeden Einfluß auf die Rotation, denn dann ist der perzipierte Reiz kräftiger als der Reiz, welcher durch die plötzliche Temperaturschwankung auf den Organismus ausgeübt wird.

### 3. Optische Einflüsse.

Abgesehen von intensivem Lichte, durch welches die Pflanze im allgemeinen stark geschädigt wird[4]), glaubte Hauptfleisch[5]), daß Licht überhaupt ohne jede Bedeutung für die Geschwindigkeit der Rotation sei. Dies trifft jedoch nicht genau zu.

Die Josingschen Versuche[6]) haben nämlich gezeigt, daß der Wechsel von Licht und Dunkelheit doch einen Einfluß auf die Schnelligkeit der Protoplasmarotation hat, wenn er auch nur von geringer Bedeutung ist. Verdunkelung ruft nämlich eine ganz geringe Verlangsamung der Strömung hervor.

Josing fand z. B.[7]), daß eine gewisse Strecke von einem bestimmten Chlorophyllkorn durchlaufen war bei:

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Elodea | im | Licht | nach | 14", | im | Dunkeln | nach | 15" |
| Vallisneria | „ | „ | „ | 10", | „ | „ | „ | 10,5" |
| Chara | „ | „ | „ | 7,5", | „ | „ | „ | 7.5" |

1) Hauptfleisch, l. c. pag. 210.

2) Klemm, Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1895, Bd. XXVIII, pag. 636.

3) Kretzschmar l. c., pag. 286.

4) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Aufl. I, Bd. II, pag. 387.

5) Hauptfleisch l. c., pag. 226.

6) Josing, Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1901, Bd. XXXVI, pag. 197 ff.

7) Josing, l. c., pag. 199.

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Tradescantia | im Licht | nach | 15", | im Dunkeln | nach | 16" |
| Heracleum | „ | „ | „ 15", | „ | „ | „ 16" |
| Alisma | „ | „ | „ 14", | „ | „ | „ 15" |

Auch hier ist also der perzipierte Reiz stärker als der Einfluß der Dunkelheit auf die Lebensenergie.

Ein anderes Beispiel für die Kraft und Ausdauer des Reizes können wir darin erblicken, daß z. B. Äther oder Chloroform in $^1/_4$ %iger bis 2 %iger Lösung nicht imstande sind, im Lichte die Rotation zu sistieren.

Anders aber liegen hier die Verhältnisse bei Verdunkelung. An und für sich verlangsamt schon Verdunkelung allein die Rotation, und nun ist die Äther- oder Chloroformlösung imstande, sie ganz zu sistieren.

Nach der Konzentration der Lösung richtet sich natürlich die Zeit, welche bis zur völligen Sistierung erforderlich ist. Josing[1]) fand z. B., daß die Rotation im Dunkeln stillstand

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| in | $^1/_4$ % | Ätherwasser | nach | 31 | Minuten |
| „ | $^1/_2$ % | „ | „ | 22 | „ |
| „ | 1 % | „ | „ | 10 | „ |
| „ | 2 % | „ | „ | 7 | „ |

Je konzentrierter die Narkotisierungsflüssigkeiten sind, um so längere Zeit ist auch erforderlich, bis Belichtung die Reizbewegung wieder hervorruft. Die Rotation tritt z. B. wieder ein:

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| in | $^1/_4$ % | Ätherwasser | nach | $^1/_2$ | Minuten | Belichtung |
| „ | $^1/_2$ % | „ | „ | 3 | „ | „ |
| „ | 1 % | „ | „ | 5 | „ | „ |
| „ | 2 % | „ | „ | 10 | „ | „ |

### 4. Giftwirkungen.

Bokorny hat in seinen „Vergleichenden Studien über die Giftwirkungen verschiedener chemischer Substanzen bei Algen und Infusorien"[2]) genau festgestellt, in welcher Verdünnung und wie schnell eine große Anzahl von Giften auf die Versuchsobjekte ihren schädigenden Einfluß bemerkbar machen. Es wird für unsere Zwecke genügen, nur die Wirkung einiger Giftstoffe auf die Rotation zu prüfen, Bokorny fand z. B.

Kupfervitriol:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1 : 20 000 | Schädigung | nach | 6 | Stunden |
| 1 : 20 000 | Tod | „ | 24 | „ |
| 1 : 50 000 | „ | „ | 48 | „ |

1) l. c. pag. 204—207.

2) Archiv für die gesamte Physiologie, 1896, Bd. LXIV, pag. 263—306.

Sublimat:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1 : 20 000 | Schädigung | nach | 6 | Stunden |
| 1 : 50 000 | Tod | „ | 48 | „ |

Silbernitrat:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 0,01 % | Tod | nach | 18 | Stunden |
| 1 : 50 000 | „ | „ | 48 | „ |

Ähnliche Wirkungen besitzen Jod und Kaliumpermanganat. In einer Jodlösung von 1 : 50 000 bis 1 : 100 000 war nach 24 Stunden bereits ein stark schädigender Einfluß auf die Versuchsobjekte zu erkennen, dünnere und schwächere Fäden waren z. T. sogar schon abgestorben. Eine Lösung von 1 : 20 000 bis 1 : 10 000 war unbedingt nach 24 Stunden tödlich.

Kaliumpermanganat tötet in 0,01 %igen Lösung binnen 1 Stunde unbedingt und erst bei einer Verdünnung von 1 : 100 000 scheint hier die Giftwirkung aufzuhören.

Die Wirkung dieser und noch anderer Gifte, z. B. Morphiumacetat 0,1 % und Digitalin 0,02 %, auf die Protoplasmarotation war sehr schnell zu beobachten.

Schon nach wenigen Minuten trat in jedem Falle Stillstand der Bewegung ein. Die Hautschicht der Charen und Nitellen war auch nicht imstande, die Gifte zurückzuhalten und es hörte auch bei ihnen daher die Rotation sehr schnell und plötzlich auf.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Haaren der Landpflanzen. Sie besitzen eine Membran, die auch für Giftlösungen undurchlässig ist.

Legt man z. B. eine Anzahl Haare, die gute Zirkulation zeigen, direkt in diese Giftlösungen hinein, so kann man beobachten, wie die Giftwirkung sich zuerst in der Basalzelle dadurch bemerkbar macht, daß in ihr die Protoplasmazirkulation aufhört. Nach einiger Zeit ist dies auch in der folgenden Zelle der Fall und so stirbt das Haar langsam nach der Spitze zu ab.

Zu ganz anderen Resultaten gelangen wir, wenn wir Gifte verwenden, die in der Natur häufig vorkommen, z. B. Schwefelwasserstoff.

Zwar bringt auch der Schwefelwasserstoff nach einiger Zeit die Rotation zum Stillstand, aber er tötet die Zelle erst nach verhältnismäßig sehr langer Zeit.

Dies ist in besonders hohem Grade der Fall bei Chara und Nitella, für welche es auch von besonderer Wichtigkeit ist. Denn diese Pflanzen leben oft in Tümpeln, in denen die Entstehung von

Schwefelwasserstoff nicht zu den Seltenheiten gehört und in denen daher keine anderen Pflanzen mehr gedeihen können.

### 5. Abhängigkeit von Sauerstoff.

Zur Prüfung der Abhängigkeit der Protoplasmarotation von Sauerstoff bringen wir Nitellen und Charen in einen vollständig sauerstoffreien Raum.

Die Resultate schwanken hier infolge individueller Unterschiede besonders, doch ist das Allgemeinergebnis immer das gleiche.

So hört z. B. erst nach 24—26 Stunden bei den Charen die Protoplasmarotation auf, bei einigen Spezies sogar erst nach 72—80 Stunden. Doch der Tod tritt noch nicht ein. denn wird nach dem Aufhören der Rotation wieder Luft zugeführt, so tritt die Bewegung wieder ein und zwar plötzlich.

Im allgemeinen ist die Ausbildung der Fähigkeit zu temporärer Anaerobiose bei den verschiedenen Pflanzen sehr verschieden. Einige Beispiele mögen hier angeführt werden [1]).

1. In Längsschnitten und Haaren hört die Protoplasmabewegung gewöhnlich nach $^1/_4$—1 Stunde im Wasserstoffstrome auf; höchstens dauert sie 4 Stunden.

2. Nach Farmer [2]) wird in einer nicht näher bezeichneten Nitella die Strömung schon nach 20 Minuten langem Wasserstoffdurchleiten aufgehoben.

3. Bei Nitella syncarpa dauert sie höchstens $2^1/_2$ Stunden.

Wunderbar ist es, daß die Charceen im Dunkeln ihre Reservestoffe fast gar nicht aufbrauchen. Kulturen, die wochen- und monatelang im Dunkeln gehalten werden, vertragen den Sauerstoffabschluß noch fast ebenso gut, wie stets belichtete Exemplare.

Man kann wohl daraus schließen, daß der der Verdunkelung entspringende Hungerzustand sie nur sehr langsam erschöpft. Denn untersucht man lange verdunkelte Exemplare auf Stärke, so findet man selbst nach Monaten noch große Mengen davon gespeichert.

Anders aber gestalten sich die Verhältnisse, wenn die Versuchsobjekte erhöhten Temperaturen ausgesetzt werden. Bringt man z. B. sauerstoffreie Kulturen von Nitella auf eine Temperatur von 32° C, die also unter dem Temperaturmaximum liegt, so ist nach 6 Stunden bereits die Rotation sistiert und nach 12 Stunden der Tod eingetreten.

---

1) Ritter, Flora 1899, pag. 347.

2) Farmer, zitiert nach Ritter.

Noch größer ist der Unterschied bei Chara stelligera. Bei gewöhnlicher Temperatur wird selbst nach 72 Stunden die Rotation noch nicht sistiert, während dies bei einer Temperatur von 32° bereits nach 24 Stunden eingetreten ist.

Aus allen diesen Beispielen geht hervor, daß auch im Bereich der grünen Pflanzen die Fähigkeit zu temporärer Anaerobiose wenigstens in bezug auf eine Partialfunktion ausgebildet ist, wenn auch die Fähigkeit in sehr weiten Grenzen variiert. „Zweifellos[1]) ist es die Anpassung an spezifische Lebensbedingungen, welche auch hier auf die Entwicklung dieser Fähigkeit eingewirkt hat. Die Characeen leben in schlammigen Tümpeln und Gräben, wo intensive Fäulnisprozesse keine Seltenheit sind und sogar die Entstehung von Schwefelwasserstoff zu den ganz gewöhnlichen Erscheinungen gehört. Unter diesen Bedingungen mag es oft vorkommen, daß die Sauerstoffversorgung zeitweilig nur eine höchst mangelhafte ist, und deshalb kann es für die uns interessierenden Pflanzen nur von Nutzen sein, wenn sie längere Zeit den Sauerstoff entbehren und aus intramolekularer Atmung die für ihre vitalen Funktionen notwendige Energie gewinnen können."

## VII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Fassen wir die Ergebnisse der Untersuchungen noch einmal kurz zusammen, so finden wir, daß 1. die Protoplasmarotation als normale Erscheinung doch nicht die große Verbreitung besitzt, welche ihr de Vries, Kienitz-Gerloff u. a. m. zuschreiben. Ausgehend von Untersuchungen an Schnittpräparaten haben sie die Verhältnisse von diesen auf die intakten Pflanzen übertragen.

Man kann in gewisser Beziehung Ida A. Keller beistimmen, wenn sie behauptet, 2. daß die im Pflanzenreich vorkommende Protoplasmaströmung meist keine normale Erscheinung sei. Doch bestimmt nicht in jedem Falle, denn die Strömung bei Chara, Phycomyces u. a. m. darf nicht als pathologisch aufgefaßt werden.

3. Die Folgerung aber, die Ida A. Keller hieraus zieht, daß die Strömung ein Symptom des Absterbens sei, ist unzutreffend. Auch bei denjenigen Pflanzen, bei welchen die Protoplasmarotation eine pathologische Erscheinung ist, darf sie nicht als Symptom des Absterbens gelten, falls man nicht jede Reizerscheinung dafür halten will.

4. Sie dient im Gegenteil zur Beschleunigung des Stofftransportes und zwar werden unter anderem Nährsalze oder sonstige niedrig mole-

1) Ritter l. c. pag. 359.

kular gebauten Stoffe weitergeführt, während Farbstoffe selbst in für Pflanzen ganz unschädlichen Verdünnungen nicht mitgenommen werden.

5. Durch die Rotation findet im Gegensatz zur alleinigen Diffusion eine Beschleunigung des Stofftransportes um 3,15 bis 3,63 statt.

6. Im normalen Zustande finden wir die Protoplasmarotation nur in denjenigen Pflanzen resp. Pflanzenteilen, die keine Gefäße besitzen (z. B. Chara, Nitella, Hydrocharis morsus ranae), oder bei denen sie nur sehr unvollkommen ausgebildet sind (z. B. Blütenstiel von Vallisneria spiralis).

7. Die meisten submersen Pflanzen zeigen trotz des fast gänzlichen Mangels an Gefäßen keine Protoplasmarotation, weil sie rings von ihrem Nährwasser umspült sind und daher Stofftransporte auf größere Strecken entbehren können (z. B. Elodea, Vallisneria, Hydrilla u. a. m.).

8. In diesen Pflanzen stellt sich Rotation nur dann ein, wenn aus irgend einem Grunde ein größerer oder schnellerer Stofftransport erforderlich ist. Die Größe der Reizausbreitung richtet sich nach der Schwere des Eingriffes.

9. Wenn wir trotzdem bei einigen submersen Pflanzen normaliter Rotation vorfinden, so wird dies verständlich, wenn man bedenkt, daß bei Chara und Nitella in den lebenskräftigsten Internodien die Hautschicht des Protoplasma nur wenig permeabel ist. Die Stoffzufuhr wird durch das Rhizoidensystem vermittelt und der Stofftransport durch Rotation beschleunigt. Dasselbe gilt von dem Blütenstiel von Vallisneria, der nur sehr schwach ausgebildete Gefäße besitzt und nur wenig Chlorophyll führt.

---

Die Arbeit wurde ausgeführt im botanischen Institut der Universität Jena. Ich möchte es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. E. Stahl für die freundliche Unterstützung durch Rat und Tat meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

---

## Literaturverzeichnis.

1) Agardh, Über die Anatomie und den Kreislauf der Charen. Nova acta phys.-med. Acad. C. L. C. n. c. Bonn 1826, Tom. XIII, P. I.

2) Amici, Mem. di mat. et fisic. delle Società Italiana, Tom. XIX, 1823.

3) Benecke, Giftwirkungen. Handb. d. techn. Mykologie, 1904, Bd. I.

4) Bokorny, Vergleichende Studien über die Giftwirkungen verschiedener chemischer Substanzen bei Algen und Infusorien. Arch. für d. ges. Physiol., 1896, Bd. LXIV.

5) Ders., Toxikologische Notizen über Ortho- und Paraverbindungen. Archiv für d. ges. Physiol., 1896, Bd. LXIV.

6) Brown, zit. nach Ewart.

7) Celakowsky, Über den Einfluß des Sauerstoffmangels auf die Bewegung einiger anaerober Organismen. Bot. Jahrb., 1899.

8) Clark, Natural relations between temperature and protoplasmic movements. Bot. Jahrb. 1892.

9) Ders., Über den Einfluß niederer Sauerstoffpressungen auf die Bewegungen des Protoplasmas. Deutsche Bot. Ges., 1888.

10) Corti, Osservazioni microscopiche sulla Tremella et sulla circulatione del fluido in una pianta acquajuola. Lucca 1774.

11) Dehnecke, Einfluß der Präparationsmethode auf die Bewegung des Protoplasmas. Flora 1881.

12) Dutrochet, Ann. sci. nat. 1838, II. sér., T. IX.

13) Ewart, On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants, 1903.

14) Farmer and Waller, Observations on the action of anaesthetics on vegetable and animal protoplasm. Bot. Zentralbl., 1898, Bd. LXXIV.

15) Fontana, zit. nach Treviranus.

16) Frank, Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äußere Ursachen. Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot., 1872, Bd. VIII.

17) Glück, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse.

18) Göppert und Cohn, Über die Rotation des Zellinhaltes in Nitella flexilis. Bot. Ztg., 1849.

19) Haidenhein, Notizen über die Bewegungserscheinungen, welche das Protoplasma der Pflanzenzelle zeigt. Stud. d. physiol. Inst. zu Breslau, 1863.

20) Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömungen des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1892, Bd. XXIV.

21) Hofmeister, Die Pflanzenzelle.

22) Ders., Über den Mechanismus der Protoplasmabewegung. Flora, 1865.

23) Hörmann, Die Kontinuität der Atomverkettung.

24) Ders., Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen.

25) Janse, Die Bewegungen des Protoplasma von Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1890, Bd. XXI.

26) Josing, Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung von Licht. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1901, Bd. XXXVI.

27) Jürgensen, Über die in den Zellen von Vallisneria spiralis stattfindenden Bewegungserscheinungen. Stud. des physiol. Inst. zu Breslau, 1861.

28) Ida A. Keller, Über Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. Inaug.-Diss., Zürich 1890.

29) Kienitz-Gerloff, Protoplasmaströmungen und Stofftransport in der Pflanze. Bot. Zeit. 1893.

30) Klebs, Über Form und Wesen der pflanzlichen Protoplasmabewegung. Biol. Zentralbl., I. Jahrg.

31) Klemm, Desorganisationserscheinungen der Zelle. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1895, Bd. XXVIII.

32) Kühne, Über die Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. Zeitschrift f. Biologie, 1897, Bd. XXXVI, N. F. Bd. XVIII.

33) Kretzschmar, Über Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmabewegung infolge von Wundreiz. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XXXIX.

34) Lopriore, Azione dell' idrogeno sul movimento del protoplasma in cellule vegetali viventi. Zitiert nach Bot. Jahrb., 1902, 2.

35) Meyen, Über die Saftbewegung in den Zellen der Pflanzen. Nova acta phys.-med. Acad. C. L. C. n. c., Bonn 1826, Tome XIII, P. 1.

36) Ders., Phytotomie, Berlin 1830.

37) Ders., Neues System der Pflanzenphysiologie, 1838.

38) Nägeli, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1860, Heft II.
39) Němec, Die Reizleitung und die Reiz leitenden Strukturen bei den Pflanzen.
40) Pfeffer, Pflanzenphysiologie.
41) Ders., Aufnahme von Anilinfarben. Untersuchungen aus dem Tübinger Institut, Bd. II.
42) Pond, The biological relation of aquatic plants to the substratum. Zitiert nach Bot. Jahrb., 1905, Bd. XXX.
43) Prillieux, Sur les conditions, qui déterminent le mouvement des grains de chlorophylle dans les cellules de l'Elodea canadensis. Compt. rend., 1874, Tome LXXVIII.
44) Pringsheim, Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot, 1879—81, Bd. XII.
45) Ders., Über die Vorkeime und die nacktfüßigen Zweige der Chara. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1863, Bd. III.
46) Prowazek, Transplantations- und Protoplasmastudien an Bryopsis plumosa. Bot. Zentralbl., 1901, Bd. XXI.
47) Reinke, Über den Einfluß farbigen Lichtes auf lebende Pflanzenzellen. Bot. Zeitung 1871.
48) Ritter, Die Abhängigkeit der Protoplasmabewegung und der Geißelbewegung vom freien Sauerstoff. Flora 1899.
49) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl., 1873.
50) Ders., Über die Bedeutung der oberen Temperaturgrenze der Vegetation. Flora 1864.
51) Ders., Über die Leitung der plastischen Stoffe durch verschiedene Gewebeformen. Flora 1863.
52) Schäfer, Die Lehre von der Reaktion des Protoplasmas auf thermische Reize. Flora 1898, Bd. LXXXV.
53) Schenck, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibl. bot. 1886, Heft I.
54) Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, Teil I, 1842.
55) Schnetzler, Sur le mouvement de rotation du protoplasma végétal. Bibl. univers. et Rev. Suisse. Archives de sc. phys. et nat. 3e période, T. XXI. Genève 1889.
56) Schröter, Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen. Flora 1905, Ergbd.
57) C. H. Schultz, Die Natur der lebendigen Pflanze. Berlin 1823.
58) Slack, Ann. sc. nat. 1834, II. sér., Tome I, pag. 193.
59) Stephan, Sitzungsber. d. K. Wiener Akad., 1879, Bd. LXXIX, II. Abt.
60) Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, 1891.
61) Strasburger, Bau und Wachstum der Zellhäute.
62) Ders., Studien über das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 1876, Bd. X, Heft IV.
63) Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiologie.
64) Ders., Physiologie der Gewächse. 1835.
65) Velten, Die Verbreitung der Protoplasmaströmung im Pflanzenreiche. Bot. Zeitung 1872.
66) Verworn, Die Bewegung der lebendigen Substanz.
67) de Vries, Über die Bedeutung der Zirkulation und Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze. Bot. Zeitung 1885.
68) Ders., Studien over zuigwortels. Bot. Zentralbl., 1882, Bd. XXXV.
69) Wortmann, Zur Kenntnis der Reizbewegung. Bot. Zeitung 1887.
70) Zimmermann, Botanische Mikroskopie.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 99

Autor(en)/Author(s): Bierberg W.

Artikel/Article: Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stofftransport in den Pflanzen 52-80