Studien über die Chemotaxis der Isoetes-Spermatozoiden.

Von

K. Shibata.

I. Einleitung.

Die tropistischen Bewegungen durch chemische Reize gehören zu den wichtigsten Lebensfunktionen der lokomotorischen Organismen. Den Weg zur Erkenntnis dieser Erscheinung hat die Entdeckung Engelmanns[1]) angebahnt, nach welcher der Sauerstoff einen räumlich orientierenden Reiz auf gewisse Bakterien und Infusorien ausübt. Aber die Mannigfaltigkeit und die Gesetzmäßigkeit der chemotaktischen Reizbewegungen bei verschiedenen Organismen wurden erst durch die bekannten Untersuchungen von Pfeffer[2]), welche zugleich die methodische Grundlage zur weiteren Forschung in dieser Richtung verschafften, zutage gefördert. Im Anschluß daran entwickelte sich während der letzten zwei Dezennien eine ziemlich umfangreiche Literatur über die Chemotaxis der freibeweglichen Lebewesen. Es sei hier nur auf einige wichtigere Arbeiten kurz hingewiesen.

Nach Stahl[3]) werden die Plasmodien von Myxomyceten durch das Lohdekokt zu einer chemotaktischen Bewegung veranlaßt, während die Myxamöben, wie Stange[4]) nachwies, von einigen organischen Säuren angelockt werden. Bei den meisten Bakterien wurden Pepton und Kaliumsalze als die wirksamen Reizmittel erkannt[5]). Auf dieselben Stoffe reagieren auch verschiedene farb-

1) W. Engelmann, Botan. Zeitung 1881, p. 440; Pflügers Archiv f. Physiologie, Bd. 25 (1881), p. 285; Bd. 26, p. 541.

2) W. Pfeffer, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1 (1884), p. 363; Bd. 2 (1888), p. 582.

3) E. Stahl, Zur Biologie der Myxomyceten. Botan. Zeitung 1884, p. 163.

4) B. Stange, Über chemotaktische Reizbewegungen. Botan. Zeitung 1890, p. 155.

5) W. Pfeffer, a. a. O., Bd. 2, p. 607.

lose Flagellaten, während bei den Zoosporen von *Saprolegnia* den Phosphaten ein ungemein hoher Reizwert zukommt[1]). Interessant ist die Beobachtung von Miyoshi[2]), daß H_2S auf die roten Schwefelbakterien einen positiv chemotaktischen Reiz ausübt. Nachdem schon Pfeffer die abstoßende Wirkung konzentrierter Lösungen bemerkt hat, suchte Massart[3]) bei einigen Bakterien den Nachweis zu erbringen, daß die Repulsion hierbei auf der Tonotaxis oder Osmotaxis, d. h. der Reizbarkeit durch die osmotische Leistung der Lösung, beruht. Jennings[4]) studierte die Chemotaxis von *Paramaecium* und mehreren anderen Infusorien und stellte die interessante Tatsache fest, daß eine Ansammlung dieser Organismen in einem konzentrierteren Medium in der Tat dadurch zustande kommt, daß der Übergang aus der dichteren in die verdünntere Lösung stets ein Zurückprallen veranlaßt. Diese Reaktionsweise wurde neuerdings von Pfeffer[5]) als die „phobotaktische" bezeichnet und den „topotaktischen", d. h. typisch tropistischen Reizreaktionen, welche die Organismen durch eine bestimmte Orientierung der Körperachse zur Reizrichtung ausführen, gegenübergestellt. Die chemotaktische Reaktion bei den meisten Bakterien scheint nach Rothert[6]) auch phobotaktischer Natur zu sein.

Die von Pfeffer entdeckte Chemotaxis der Farnsamenfäden gegen die Äpfelsäure[7]) galt schon lange als das klassische Beispiel der topotaktischen Reizbewegung. Weiterhin wurde von Pfeffer festgestellt, daß die Äpfelsäure auch auf die Samenfäden von *Selaginella*[8]), und der Rohrzucker auf die Laubmoosspermatozoiden[9])

---

1) B. Stange, a. a. O., p. 125.

2) M. Miyoshi, Studien über die Schwefelrasenbildung und die Schwefelbakterien usw. Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, Vol. X (1897), p. 160.

3) J. Massart, Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines. Archives de Biologie, t. 9 (1889), p. 515.

4) H. S. Jennings, The mechanism of the motorreactions of *Paramaecium*. Amer. Journ. Physiol., Bd. 2 (1899), p. 311; On the movements and motorreflexes of the flagellata and ciliata. Daselbst Bd. 3 (1900), p. 229 usw.

5) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2 (1904), p, 755.

6) W. Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88 (1901), p. 388; H. S. Jennings and J. H. Crosby, Amer. Journ. Physiol., Bd. 6, p. 31.

7) W. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 367; daselbst Bd. 2, p. 654.

8) a. a. O., p. 422.

9) a. a. O., p. 430.

eine spezifisch anlockende Wirkung ausübt. Voegler[1]) ergänzte die Beobachtungen von Pfeffer in einigen Punkten. Die einzige neuere Arbeit auf diesem Gebiete rührt von Buller[2]) her. Nach diesem Forscher üben verschiedene Stoffe, wie zB. Kaliumsalze, Phosphate und einige organische Säuren, in relativ hohen Konzentrationen eine anlockende Wirkung auf die Farnsamenfäden aus.

Dagegen konnte man für die Samenfäden aller sonstigen Pflanzen bisher nicht einmal die chemische Natur der wirksamen Reizmittel präzisieren, obschon zB. die Spermatozoiden von Lebermoosen und *Marsilia* augenscheinlich von den schleimigen Sekretstoffen der Archegonien angelockt werden[3]). Ich möchte aus eigener Erfahrung hinzufügen, daß die Samenfäden von *Equisetum* sich ganz indifferent gegen die Äpfelsäure verhalten. Eine weitere Erforschung der Chemotaxis der Spermatozoiden ist, des hohen theoretischen Interesses halber, längst wünschenswert gewesen[4]). Mit der vorliegenden Arbeit beabsichtige ich diese Lücke einigermaßen auszufüllen.

II. Vorbemerkungen über das Versuchsmaterial und die Methoden.

Während meiner morphologisch-cytologischen Studien über die einheimische *Isoetes*-Art, *I. japonica* A. Br., hatte ich vielfach Gelegenheit, die Kultur- und Lebensbedingungen ihrer Sporen und Prothallien kennen zu lernen. Die Sporangien dieses submersen Gewächses reifen im Laufe des Herbstes. Man kann leicht die an den Blattbasen sitzenden Mikrosporangien herausfinden, die sich schon in ihrem Aussehen von den Makrosporangien deutlich unterscheiden lassen. Die Mikrosporen wurden mit Leitungswasser in Petri-Schalen ausgesät, die im Zimmer unter einer Glasglocke standen. Das Kulturwasser wurde oftmals durch vorsichtiges Abgießen gewechselt. Die reifen Mikrosporen machten unter diesen Umständen

1) C. Voegler, Beiträge zur Kenntnis der Reizerscheinungen. Botan. Zeitung 1891, p. 641.

2) R. Buller, Contributions to our knowledge of the physiology of the spermatozoa of ferns. Annals of Botany, Vol. XIV (1900), p. 543.

3) E. Strasburger, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. VII (1869—70), p. 418; H. Leitgeb, Flora, Bd. 43 (1885), p. 330; J. Hanstein, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. IV (1865—66), p. 219.

4) Die chemotaktische Reizbarkeit der tierischen Samenfäden wurde vielfach angedeutet, aber es fehlt dafür noch eine methodische Untersuchung.

eine ziemlich lange Ruheperiode durch, so daß an dem von Ende November bis Dezember ausgesäten Material kein Zeichen von Keimung bis Mitte Januar zu erkennen war. Die Mikrosporen sind oval (30 $\mu \times 20\ \mu$) und an einer Seite etwas abgeplattet. Die ruhenden Mikrosporen sind mit einem dichten, feinkörnigen Inhalt erfüllt, welcher einen rundlichen, durchscheinenden Zellkern einschließt. Die eintretende Keimung der Sporen macht sich durch das Auftreten von gröberen, stark lichtbrechenden Körner in ihrem Innern kenntlich, und die Aufeinanderfolge der Zellteilungen stimmt mit der Angabe von Belajeff[1]) überein. Ein Teil der Mikrosporen erzeugte bereits Ende Januar fertige Spermatozoiden, welche bekanntlich zu je vier in einem Antheridium entstehen. Die Dauerhaftigkeit der Mikroprothallien in der Kultur ist überraschend groß. Sie erhielten sich in den Petri-Schalen sehr lange in ausgezeichnet gutem Zustande, so daß mir während sechs voller Monate das Spermatozoiden-Material jederzeit reichlich zur Verfügung stand[2]). Die tunlichst häufige Erneuerung des Kulturwassers genügte, den störenden Einfluß des Wachstums fremder Organismen völlig zu beseitigen.

Die Samenfäden von *Isoetes japonica* besitzen einen etwa 20 μ langen, fadenförmigen Körper, welcher zwei lose Windungen nach der Art eines *Spirillum* beschreibt und an dem vorderen Ende mehrere lange Cilien trägt. Die Vorwärtsbewegung der Spermatozoiden ist stets mit einer Rotation um die Hauptachse des Körpers verbunden. Die Schwärmperiode der Samenfäden ist verhältnismäßig kurz; die von den Mikroprothallien entlassenen Samenfäden schießen im Leitungswasser nur etwa 5 Min. lang lebhaft umher, und bei den mit Deckgläsern bedeckten Präparaten stellen die Spermatozoiden ihre freie Ortsbewegung schon nach 10—15 Min. völlig ein. Dabei nähern sich die Windungen des Samenfadenkörpers, und dieser erhält folglich eine kreisförmige Gestalt. Die

1) W. Belajeff, Antheridien und Spermatozoiden der heterosporen Lycopodiaceen. Botan. Zeitung 1885, p. 790.

2) Indes steht unsere *Isoetes*-Art durch die lange Keimungsperiode und Lebensdauer der Mikroprothallien keineswegs einzig da. W. Hofmeister (Die Entwicklungsgeschichte der *Isoetes lacustris*, 1852, p. 130) schrieb: „Ende August ausgesäte Mikrosporen entließen die ersten Samenfäden Mitte September; die Erzeugung von Spermatozoiden dauerte bis in den Januar.“ A. Millardet (Le prothallium male des cryptogames vasculaires, 1869, p. 22) gab an, daß die am 7. Mai ausgesäten Mikrosporen von *Isoetes lacustris* schon am 30. Mai die ersten Antherozoiden erzeugten, und daß nach 5 Wochen die meisten Mikroprothallien fertige Samenfäden enthielten.

träge Schwingung der Cilien erlischt bei solchen Samenfäden erst nach weiteren 10—20 Min. gänzlich[1]). Die Spermatozoiden von *Isoetes* besitzen also eine wesentlich kürzere Lebensdauer als die der Farne[2]).

Bei meiner Untersuchung über die Chemotaxis der Samenfäden kam die bekannte Pfeffersche Kapillarmethode zur Anwendung. Die benutzten Glaskapillaren waren 10—15 mm lang, und ihr Kaliber variierte zwischen 50 μ und 100 μ. Die an einem Ende zugeschmolzenen Kapillaren wurden wie gewöhnlich durch Evakuation der Luft mit Lösungen beschickt.

Die Experimente werden in folgender Weise ausgeführt: Man nimmt mit einer Glaspipette eine kleine Menge von den Mikrosporen, welche gekeimt haben, auf einen gereinigten Objektträger und entfernt mit Fließpapierstückchen das anhaftende Kulturwasser. Darauf setzt man einen Tropfen reinen Wassers hinzu, welches nochmals abgesaugt wird. Die so ausgewaschene Masse von Mikroprothallien wird mit einem neuen Tropfen Wasser versetzt und mit einem Deckglas bedeckt. Durch den von letzterem ausgeübten Druck werden die Spermatozoiden aus den Mikroprothallien herausbefördert, und sie schwimmen im umgebenden Wasser in Scharen umher. Als Außenmedium wurden je nach den Umständen destilliertes Wasser, Regen- oder Leitungswasser benutzt. Die mit den Lösungen beschickten Kapillaren wurden dann nach schnellem Abschwenken in Wasser zu den schwärmenden Samenfäden geschoben; oder man legt zunächst die Kapillare im Wassertropfen neben die Mikroprothallienmasse und bedeckt sie dann schleunigst mit dem Deckglas. Die mikroskopische Beobachtung der Versuchspräparate wurde durch die Anwendung einer Welsbachschen Lampe als künstliche Lichtquelle wesentlich erleichtert.

Die molaren, d. h. ein Gramm-Molekül im Liter enthaltenden Lösungen[3]) wurden mit den chemisch reinen Substanzen hergestellt und unmittelbar vor Gebrauch in erforderlichem Maße verdünnt.

---

1) Nach A. Millardet (a. a. O., p. 24) dauert die Bewegung der Samenfäden von *Isoetes lacustris* nur 5 Minuten lang an, während die Schwärmperiode bei *Isoetes Malinverniana* 3—5 Min. beträgt (Belajeff, a. a. O., p. 790).

2) Buller (l. c., p. 576) fand, daß die Samenfäden von *Gymnogramme Martensii*, allerdings in offenen Hängetropfen, sogar zwei bis drei Stunden lang ihre Beweglichkeit behalten. Vergl. Pfeffer, a. a. O., p. 372, und Voegler, a. a. O., p. 643.

3) Solche Lösungen sind überall mit „Mol" bezeichnet.

Näheres über die Anstellung der Versuche und die Beurteilung der erhaltenen Resultate wird weiter unten an geeigneten Stellen angegeben.

III. Die positive Chemotaxis.

Auf die Spermatozoiden von *Isoetes* übt die Äpfelsäure eine hervorragende Reizwirkung aus. Wird eine Kapillare mit $^1/_{100}$ oder $^1/_{1000}$ Mol Lösung von neutralem äpfelsaurem Natron beschickt und zu den schwärmenden Samenfäden geschoben, so tritt alsbald die topochemotaktische Anlockung und Ansammlung der Samenfäden in ganz typischer Weise ein. Die ziellos umherschießenden Samenfäden reagieren auf die aus dem Kapillarmund hinausdiffundierende Äpfelsäure mit einer plötzlichen Wendung der Körperachse und steuern in die Kapillare anstandslos hinein. In dieser Weise sieht man gewöhnlich nach einigen Minuten mehrere Hunderte Samenfäden sich in der Kapillare ansammeln[1]). Das förmliche Einschwärmen dauert zumeist nur 3—5 Min. lang, und schon nach 10 Min. bleiben in der Nähe der Kapillare reaktionsfähige Samenschäden nicht mehr übrig. Zuweilen werden die Samenfäden von ihrer früheren Bewegungsrichtung nach dem Kapillarmund nicht geradlinig abgelenkt, sondern sie finden erst nach einigem Hin- und Herschießen den Weg in die Kapillare. In die Kapillare gelangt verteilen sich die Samenfäden ziemlich gleichmäßig in der Flüssigkeit, aber dort tritt die Sistierung der Ortsbewegung verhältnismäßig schnell ein, worauf ich noch unten zurückkommen werde. Für den Ausfall der Versuche ist die Dimension der Kapillaren nicht ohne Belang; ich habe bei Anwendung der Kapillaren von 50 μ bis 80 μ lichtem Durchmesser immer ein günstiges Resultat erzielt, während das Einschwärmen der Samenfäden in die allzu engen Kapillaren (20 μ bis 30 μ) durch deren haptotaktische Reizbarkeit wesentlich erschwert wurde. Die in der Literatur öfters angegebene individuelle Differenz der Sensibilität wurde auch in unserem Falle vielfach beobachtet, und es fehlte hier nicht an solchen unempfindlichen Samenfäden, welche am Kapillarmund ganz indifferent vorbeigingen.

Bei Anwendung anderer neutraler Salze der Äpfelsäure, d. h. des Kalium-, Ammonium- und Calciummalat, als Kapillar-

1) In den meisten Fällen treten mehr als 200 Stück schon innerhalb 3 Minuten in die Kapillare ein.

flüssigkeit spielt sich die Erscheinung der chemotaktischen Anlockung in ganz gleicher Weise wie in der oben beschriebenen ab.

Bei abnehmendem Gehalt der Kapillarflüssigkeit an Apfelsäuresalzen tritt freilich die anlockende Wirkung zurück. Eine schwache, aber sicher wahrnehmbare Reizwirkung auf die Samenfäden übt noch eine $^1/_{20000}$ Mol Lösung von neutralen Malaten[1]) aus, so daß man wohl diese Konzentration als den Schwellenwert, in dem von Pfeffer angewandten Sinne, betrachten kann.

Die freie Äpfelsäure wirkt in niedrigeren Konzentrationen gleich gut anziehend wie die neutralen Malate, und die Reizschwelle wird ebenfalls bei einer $^1/_{20000}$ Mol Lösung erzielt. Daraus ergibt sich, daß die Samenfäden von *Isoetes* in ihrer chemotaktischen Sensibilität für Äpfelsäure keineswegs denen von Farnen und *Selaginella* nachstehen. Alle angeführten Tatsachen im Vereine mit dem Befund, daß der nicht dissoziierte Äpfelsäurediäthylester keine Anlockung der Samenfäden bewirkt, berechtigen uns auch hier zu einer schon bei den Farnen gezogenen Schlußfolgerung, daß das chemotaktisch wirksame Agens nichts anderes als das Apfelsäure-Anion $C_2H_3OH\langle^{COO^{=}}_{COO}$ ist[2]).

Eine Versuchsreihe mit saurem Calciummalat verdient eine besondere Erwähnung; bei dieser Verbindung wurde die Reizschwelle schon bei einer $^1/_{50000}$ Mol Lösung erreicht, was bei ihrem doppelt großen Gehalt an Malat-Ionen wohl verständlich ist. Bei zunehmenden Konzentrationen macht sich aber die repulsive Wirkung, wie bei der freien Säure, immer mehr geltend, und die Samenfäden dringen in eine $^1/_{1000}$ Mol Lösung dieses Salzes erst nach vielem Zögern ein. In dieser Lösung behalten aber die Spermatozoiden ihr Leben weitaus länger als in den schon erwähnten Alkalimalatlösungen.

Die in der Kapillare lebhaft schwimmenden Samenfäden eilen oft zur Mündung zurück, und einzelne gelangen sogar aus dieser in das Außenmedium. Dann werden aber die meisten Samenfäden dicht vor oder an dem Kapillarmund zu einer Schreckbewegung und Umkehr veranlaßt, um wieder in die Kapillare zurückzuwandern. Eine ähnliche Erscheinung wurde auch von Pfeffer

---

1) = ca. 0,00067% Äpfelsäure.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2, p. 807. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß das Anion $C_2H_3OH\langle^{COO^-}_{COOH}$ auch chemotaktisch wirksam ist.

bei den Farnsamenfäden beobachtet[1]). Diese Tatsache weist darauf hin, daß, wie wir auch noch später sehen werden, bei den Samenfäden eine phobotaktische Reaktionsfähigkeit neben der topotaktischen ausgebildet ist.

Die Crassulaceen-Äpfelsäure weicht, nach neueren Untersuchungen von Aberson[2]) und Walden[3]), im optischen und sonstigen Verhalten von der gewöhnlichen linksdrehenden Äpfelsäure ab; sie lenkt in verdünnter Lösung die Polarisationsebene nach rechts, gibt nur schwer Calcium- und Ammoniumsalze und kann nicht kristallinisch erhalten werden. Um das Verhalten der *Isoetes*-Samenfäden gegen die Crassulaceen-Säure näher zu studieren, habe ich zunächst einen wässerigen Auszug der Laubblätter von *Sedum kamtschaticum* hergestellt und durch Titration mit $^1/_{10}$ normal-NaOH-Lösung ihren Säuregehalt bestimmt, welcher fast ausschließlich auf die Äpfelsäure bezogen werden kann. Die Kapillaren wurden mit diesem neutralisierten und in entsprechendem Maße verdünnten Auszug beschickt und den Samenfäden zugeschoben. Die letzteren reagierten ganz prompt gegen diese Flüssigkeit, und selbst bei einem $^1/_{10000}$ Mol Gehalt an dieser Säure (als Natronsalz) fand noch ein deutliches Einschwärmen statt. Hieraus kann man mit Sicherheit folgern, daß diesem optischen Isomer der Äpfelsäure ein beinahe gleich hoher Reizwert wie der gewöhnlichen, linksdrehenden zukommt.

Nun will ich mich zu der Frage wenden, ob andere Stoffe als die Äpfelsäure auch einen ähnlichen chemotaktischen Reiz auf die *Isoetes*-Samenfäden ausüben können. Es wurden etwa 70 anorganische und organische Verbindungen aus verschiedenen Körperklassen einzeln in den molaren Lösungen[4]) von $^1/_{10}$, $^1/_{20}$, $^1/_{50}$ und $^1/_{100}$ auf ihre etwaige chemotaktische Reizwirkung geprüft. Einige Stoffe wurden ferner in noch stärkeren und schwächeren Konzentrationen angewandt. Bei dieser Abstufung der Konzentration dürfte kaum irgend eine Reizwirkung der angewandten Versuchslösungen unserer Beobachtung entgehen. Die einzelnen Versuche wurden wenigstens zweimal, in den meisten Fällen mehrere Male wiederholt.

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 376, 378.

2) J. H. Aberson, Ber. d. d. chem. Gesellsch., Bd. 31 (1898), p. 1432.

3) P. Walden, daselbst, Bd. 32 (1899), p. 2706.

4) Wo nicht anders bemerkt.

Verzeichnis der untersuchten Stoffe[1]).

KCl	Ameisensaures Natrium	Äther (gesättigte Lösung)
$NaCl$	Essigsaures Kalium	Äpfelsäurediäthylester
NH_4Cl	Buttersaures Natrium	Aceton (1 Mol)
$KClO_3$	Milchsaures Natrium	Chloroform (gesättigte Lösg.)
KBr	Oxalsaures Kalium	Chloralhydrat
KI	Oxalsaures Ammonium	Dextrose
$BaCl_2$	Bernsteinsaures Kalium	Lävulose
$CaCl_2$	Bernsteinsaures Natrium	Galaktose
$MgCl_2$	Weinsaures Kalium	Maltose
$CoCl_2$	Weinsaures Kalinatron	Saccharose
K_2SO_4	Weinsaures Ammonium	Laktose
Na_2SO_4	Saures zitronensaures	Raffinose
$MgSO_4$	Kalium	Dextrin (0,1 %)
$AlRb(SO_4)_2$	Zitronensaures Natrium	Inulin (0,1 %)
$ZnSO_4$	Malonsaures Natrium	Gallussäure (0,1 %)
KNO_3	Fumarsaures Kalium	Gerbsäure (0,1 %)
$NaNO_3$	Fumarsaures Natrium	Harnstoff
NH_4NO_3	Maleinsaures Kalium	Urethan
$LiNO_3$	Maleinsaures Natrium	Succinimid
$Sr(NO_3)_2$	Oxaminsaures Kalium	Benzamid
KH_2PO_4	Asparaginsaur. Natrium	Glykokoll
K_2HPO_4	———	Alanin
Na_2HPO_4	Methylalkohol (1 Mol)	Leucin
———	Äthylalkohol (1 Mol)	Asparagin
	Glyzerin	Tyrosin (gesättigte Lösung)
	Mannit	Pepton (0,5 %)

Unter den hier angeführten Stoffen konnte ich nur bei den Neutralsalzen von Bernsteinsäure, Weinsäure und Fumarsäure die chemotaktische Reizwirkung mit aller Sicherheit wahrnehmen. Bei der Beurteilung der positiven Versuchsresultate war stets eine topotaktische Reaktionsweise der Samenfäden maßgebend. Wir wollen nun die Reizwirkung der drei letztgenannten organischen Säuren etwas näher ins Auge fassen.

a) Bernsteinsäure.

Eine $^1/_{100}$ Mol Lösung von bernsteinsaurem Natron bewirkt sehr deutliche Anlockung der Samenfäden, sodaß gewöhnlich inner-

1) In den Formeln wurde das Kristallisationswasser weggelassen.

halb 5—10 Min. 100—200 Stück in der Kapillare vereint werden. Bei $^1/_{200}$ Mol ist die Reaktion erheblich geschwächt, aber noch deutlich erkennbar, womit also die Reizschwelle eben überschritten zu sein scheint. In konzentrierten Lösungen der Bernsteinsäuresalze ist die Repulsivwirkung immer mit im Spiel, und schon bei einem $^1/_{10}$ Mol Gehalt der Flüssigkeit an bernsteinsaurem Natron sammeln sich die Samenfäden nur um den Kapillarmund, welcher öfters erst später von hineinstrebenden Samenfäden vollgestopft wird.

b) Fumarsäure.

Kalium- und Natriumsalze dieser Säure gleichen in der Intensität der positiv chemotaktischen Reizwirkung denen der Bernsteinsäure, und derselbe Schwellenwert ($^1/_{200}$ Mol) wie bei den letzteren wurde überall gefunden.

c) Weinsäure.

Bei $^1/_{10}$ und $^1/_{20}$ Mol Lösungen der neutralen Tartrate halten die Attraktion und Repulsion nahezu gleichen Schritt, so daß die angelockten Samenfäden um die Mündung der Kapillare ein lebhaftes Getümmel bilden, aber gar nicht oder nur wenig in diese eindringen. Die Reizschwelle ist durch eine $^1/_{50}$—$^1/_{100}$ Mol Lösung erzielt. Übrigens machte sich bei K-, Na-, KNa- und NH_4-Salzen kein Unterschied in der Reizwirkung geltend.

Aus dem gesagten geht klar hervor, daß die neutralen Salze derjenigen organischen Säuren, welche in der molekularen Struktur der Äpfelsäure nahe verwandt sind, auch eine ähnliche Reizwirkung wie letztere auslösen, so daß die *Isoetes*-Samenfäden auf diese immer in topotaktischer Weise reagieren. Die Reizwerte der drei erwähnten Säuren sind aber weitaus niedriger als der der Äpfelsäure, wie aus dem Vergleich der Reizschwelle sofort ersichtlich ist. Es ist noch darauf aufmerksam zu machen, daß den Amid- und Imidderivaten der Bernsteinsäure, Asparaginsäure (als Natronsalz), Asparagin und Succinimid, die in Rede stehende Reizwirkung gänzlich abgeht. Die Versuche mit malonsaurem Natrium zeigten, daß es in $^1/_{10}$—$^1/_{20}$ Mol Lösungen eine ganz schwache Anlockung der Samenfäden bewirkt, während schon bei $^1/_{50}$ Mol die Reaktion nicht mehr wahrnehmbar ist.

Sehr beachtenswert ist das Verhalten der Maleinsäure, dem allbekannten Stereoisomer der Fumarsäure. Bei wiederholten Versuchen mit maleinsaurem Natron in den Konzentrationen von $^1/_{10}$—$^1/_{100}$ Mol konnte ich in keinem Falle eine positiv chemotaktische Reaktion der Samenfäden beobachten; die letzteren schießen in der Umgebung der Kapillare, die mit den genannten Lösungen beschickt sind, ganz indifferent umher. Nur einige Male glaubte ich eine vorübergehende schwache Ansammlung vor der Mündung der Kapillare, welche $^1/_{10}$—$^1/_{20}$ Mol Lösung von Kaliummaleinat enthielt, wahrgenommen zu haben. Bekanntlich hat Pfeffer[1]) seinerzeit festgestellt, daß die Farnsamenfäden auf die Maleinsäure positiv chemotaktisch reagieren, während die Fumarsäure dabei ganz wirkungslos bleibt. Die Samenfäden aus zwei verschiedenen Pflanzengruppen weisen also einen höchst merkwürdigen Gegensatz auf, hinsichtlich der Reizreaktion gegen die beiden genannten stereoisomeren Körper[2]). Auf die theoretische Verwertung der hier angeführten Tatsachen wollen wir später nochmals zurückkommen.

Durch die übrigen, in obigem Verzeichnis angeführten Stoffe wurde, wie schon gesagt, in keinem Falle eine topochemotaktische Anlockung der Samenfäden erzielt. Hierher gehören die sämtlichen untersuchten anorganischen Salze, mono- und tribasischen organischen Säuren (als Neutralsalze) und die übrigen organischen Verbindungen aus verschiedenen Körperklassen. Von den dibasischen organischen Säuren ist auch die Oxalsäure unwirksam. Es ist freilich nicht ausgeschlossen, daß unter Umständen eine kleine Anzahl von Samenfäden sich mit der Zeit in der Kapillare ansammelt, welche einen solchen indifferenten Stoff enthält. Das kommt dadurch zustande, daß einzelne herumschießende Samenfäden, deren Weg zufällig in die Kapillarmündung führt, unbehindert darin fortrücken, falls die Kapillarflüssigkeit keine besondere abstoßende Wirkung ausübt. Ein solches ist der Fall zB. bei den $^1/_{10}$—$^1/_{100}$ Mol Lösungen von KNO_3, NH_4NO_3, $NaCl$ usw. und $^1/_{20}$—$^1/_{100}$ Mol Lösungen von K_2SO_6, $MgCl_2$, $CaCl_2$ usw.; aber in diesen Lösungen wird die Bewegungstätigkeit der Samenfäden sehr bald aufgehoben, und sie

1) Pfeffer, a. a. O., p. 382.

2) Die Ernährungsphysiologie der Pilze zeigt vielfach, daß die Organismen zwischen den stereoisomeren Körpern eine Wahl treffen können.

können die Kapillare nicht mehr verlassen. Die Zahl solcher zufällig eindringender Samenfäden bleibt gewöhnlich nur gering, weil die Schwärmperiode der *Isoetes*-Samenfäden von kurzer Dauer ist. Es überrascht uns nicht, daß in extremen Fällen schließlich einige Dutzend Samenfäden in dieser Weise in der Kapillare eingefangen wurden, besonders dann, wenn die Samenfäden sich in der Nähe der Kapillare massenhaft vorfanden.

Die exzeptionell starke Reizwirkung der Apfelsäure berechtigt uns zu der Annahme, daß dieser Substanz die wichtige Rolle zufällt, die Samenfäden in die Archegonien hineinzulocken, wie es von Pfeffer bei den Farnen wahrscheinlich gemacht wurde. Man kann nur mit ziemlich großer Mühe das Einschwärmen der Samenfäden ins Archegonium unter dem Mikroskop verfolgen[1]), da in unserem Fall die soeben geöffneten Archegonien auf den undurchsichtigen, kugeligen Makroprothallien verhältnismäßig selten anzutreffen sind. Auf den direkten makrochemischen Nachweis der Äpfelsäure in den Prothallien mußte ich einstweilen verzichten, weil mir zu diesem Zweck genügend reichliches Material nicht zur Verfügung stand. Es fragt sich nun, ob vielleicht die anderen, gleichfalls chemotaktisch wirksamen organischen Säuren bei der Anlockung der Samenfäden ins Archegonium mitwirken. Das dünkt mich jedoch nicht sehr plausibel, weil die Reizwirkung dieser Säuren etwa 100—200mal geringer ist als die der Äpfelsäure, und folglich ihre Konzentration in den Archegonien sehr beträchtlich sein müßte, um einen nennenswerten Reizerfolg erzielen zu können.

IV. Verhältnis zwischen Reizintensität und Reaktionsgröße.

Pfeffer hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß die chemotaktische Empfindlichkeit der Farnsamenfäden durch die vorhergehende Reizung mit Äpfelsäure abgestumpft wird, und daß das Webersche Gesetz auch hier seine Gültigkeit bewährt[2]). Man

---

1) Vor längerer Zeit sagte hierüber W. Hofmeister (Die Entwicklungsgeschichte der *Isoetes lacustris*, Abhandl. d. K. S. Ges. d. Wissensch., Bd. 4 (1852), p. 131): „Der dünnflüssige Schleim, welcher den Mündungskanal reifer Archegonien ausfüllt, umschloß zu dieser Zeit öfters fädliche Körper festen, schleimigen Stoffes, welche füglich die Reste bewegungslos gewordener Spermatozoiden sein konnten.“

2) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 395.

kann dieses Gesetz in folgender Weise aussprechen, wenn man die Reaktion der Empfindung substituiert: Befindet sich ein Organismus bereits in einem Reizzustand, so ist ein nach der Intensität des schon vorhandenen Reizes verschiedener absoluter Reizzuwachs nötig, um eine eben merkliche neue Reaktion, d. h. die Erreichung der Unterschiedsschwelle, zu erzielen. Oder mit anderen Worten: Zur Erzielung der Schwellenreaktion muß der schon wirksame Reiz und der Reizzuwachs stets in demselben Verhältnis stehen. Die Methode der Unterschiedsschwelle hat Pfeffer in seinen Studien in Anwendung gebracht. Es wurde von ihm festgestellt, daß innerhalb gewisser Grenzen die Schwellenreaktion der Farnsamenfäden erst dann eintritt, wenn die Äpfelsäurelösung in der Kapillare 30mal stärker konzentriert ist als die Außenflüssigkeit. Ähnliches wurde später auch bei der positiven Chemotaxis des *Bacterium termo* gegen Fleischextrakt konstatiert, wobei aber schon etwa vierfache Steigerung des Reizes zur Erzielung der Unterschiedsschwelle ausreichte[1]). Die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes wurde weiterhin bei einigen anderen Reizerscheinungen der pflanzlichen Lebewesen nachgewiesen; so zB. von Miyoshi[2]) beim Chemotropismus der Pilzfäden und Pollenschläuche und von Massart[3]) beim Phototropismus der Sporangienträger von *Phycomyces*.

Um zu erfahren, wie sich das Verhältnis zwischen Reiz- und Reaktionsgröße bei unserem Falle gestaltet, habe auch ich eine Reihe von Versuchen angestellt. Zu diesem Zweck wurden die auf den Objektträger gebrachten Mikroprothallien, nach Entfernen des Kulturwassers, mit einer Lösung von äpfelsaurem Natron versetzt, welche noch einige Mal durch Absaugen erneuert wurde. Beim Auflegen des Deckglases schwärmten die Samenfäden in diese Lösung reichlich heraus, worauf eine Kapillare mit den konzentrierteren Malatlösungen hinzugeschoben wurde. Die einzelnen Versuchsreihen wurden mehrmals unter möglichst gleichen Außenbedingungen wiederholt. Mit Rücksicht auf die Diffusion des Äpfelsäuresalzes ist es oft ratsam, die Feststellung der Resultate möglichst bald nach Zuschiebung der Kapillare zu erledigen.

Bei der Ausführung der Versuche war ich zunächst durch die Beobachtung überrascht, daß die Kapillarflüssigkeiten, welche 30-, 40-, 50- usw. mal mehr Äpfelsäure als die Außenflüssigkeit ent-

1) Pfeffer, daselbst Bd. 2, p. 634.

2) Miyoshi, Botan. Zeitung 1894, p. 21; Flora, Bd. 78 (1894), p. 81.

3) Massart, Bull. d. l'Acad. royale de Belgique, 3 sér., Bd. 16 (1888), No. 12.

hielten, auf die Samenfäden gar nicht chemotaktisch wirkten. Alsdann ging ich zu größeren Konzentrationsdifferenzen über, worauf sich bald herausstellte, daß die chemotaktische Anlockung dann eben bemerklich wird, wenn der Äpfelsäuregehalt der Kapillarflüssigkeit 400mal größer ist als die Außenflüssigkeit. Die Versuche wurden mit den folgenden Kombinationen ausgeführt:

Tabelle I.

Die Außenflüssigkeit enthält Äpfelsäure in Mol	Die Kapillarflüssigkeit besitzt die				
	100-	200-	300-	400-	500fache
	Konzentration und enthält an Äpfelsäure in Mol				
$^1/_{1000000}$	$^1/_{10000}$ (0)	$^2/_{10000}$ (?)	$^3/_{10000}$ (A_1)	$^4/_{10000}$ (A_2)	$^5/_{10000}$ (A_2)
$^1/_{100000}$	$^1/_{1000}$ (0)	$^2/_{1000}$ (0)	$^3/_{1000}$ (?)	$^4/_{1000}$ (A_1)	$^5/_{1000}$ (A_2)
$^1/_{10000}$	$^1/_{100}$ (0)	$^2/_{100}$ (0)	$^3/_{100}$ (0)	$^4/_{100}$ (A_1)	$^5/_{100}$ (A_2)[1]
$^1/_{1000}$	$^1/_{10}$ (0)	—	—	—	—
0 (Kontrolle)	$^1/_{20000}$ (A_1) $^1/_{10000}$ (A_2) usw.				

Die Zahlen in den sechs Vertikalspalten der obigen Tabelle bezeichnen den Gehalt an äpfelsaurem Natron der Außen- und der Kapillarflüssigkeit. Die Reaktionsgrade der Samenfäden sind durch die Zeichen 0, ?, A_1 und A_2 bezeichnet, wobei A_1 eine eben merkliche Reaktion und A_2 ein promptes Einschwärmen in die Kapillare darstellt. Wie aus obiger Tabelle ersichtlich, tritt die chemotaktische Schwellenreaktion stets dann ein, wenn die Kapillarflüssigkeit 400mal so konzentriert ist als die Außenflüssigkeit, welche $^1/_{100000}$—$^1/_{10000}$ Mol Äpfelsäure im Liter enthält[2]). Dasselbe Verhältnis hält bei der noch größeren Verdünnung der Außenflüssigkeit ($^1/_{1000000}$ Mol) nicht mehr an, da hierbei die Unterschiedsschwelle schon durch die 200—300fache Steigerung des Reizes überschritten wird. Immerhin bleibt es sehr beachtenswert, daß solch eine enorm verdünnte Äpfelsäurelösung noch eine gewisse Reizwirkung auf die Samenfäden ausübt, was aus der Abstumpfung der Sensibilität der letzteren hervorgeht. Bei einem $^1/_{1000}$ Mol Gehalt der Außenflüssigkeit an Äpfelsäure reagieren die Samenfäden gar nicht gegen die Kapillare, die $^1/_{10}$ Mol Natrium-

1) Hier ist schon eine schwache Repulsion bemerklich.

2) Da bei den angewandten verdünnten Lösungen äpfelsaures Natron beinahe vollständig dissoziiert ist, so ändern sich die hier erwähnten Verhältnisse in keiner Beziehung, wenn man die Äpfelsäure-Ionen als das chemotaktisch wirksame Agens betrachtet.

malat enthält; die noch höheren Konzentrationen waren, der starken Repulsivwirkung halber, nicht mehr anwendbar.

Es sei beiläufig bemerkt, daß auch die Crassulaceen-Äpfelsäure die Sensibilität der Samenfäden für gewöhnliche Äpfelsäure in demselben Verhältnis in Anspruch nimmt. Wenn also $^1/_{100000}$ Mol Crassulaceen-Säure (als Natronsalz) im Außenmedium vorhanden ist, so wird das Einschwärmen der Samenfäden in die Kapillare erst bei einem $^1/_{1000}$ Mol Gehalt der letzteren an Äpfelsäure veranlaßt.

Aus alledem geht klar hervor, daß sich auch in unserem Falle das Webersche Gesetz als gültig erweist. Bemerkenswert ist aber die Tatsache, daß hierbei die Unterschiedsschwelle erst durch einen erheblich großen Reizzuwachs erreicht wird; dieser Wert ist in der Tat etwa zehnmal größer als bei den Farnsamenfäden. Man kann wohl auf den Gedanken kommen, daß eine so grobe Unterschiedsempfindung sehr leicht eine Unsicherheit der Anlockung der Samenfäden ins Archegonium zur Folge haben könnte. Dieser Übelstand ist jedoch für unseren Fall gewiß ohne Belang, da außerhalb eines submers sich entwickelnden, winzigen Makroprothalliums eine nennenswerte homogene Lösung der Äpfelsäure niemals zustande kommen kann.

Nun wende ich mich zu der Frage, ob sich das besprochene Verhältnis zwischen Reiz- und Reaktionsgröße auch bei der Chemotaxis gegen die schwächer anlockend wirkenden Stoffe konstatieren ließe. Es seien zunächst einige diesbezügliche Versuchsresultate mitgeteilt.

Tabelle II.

	Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)	Die Kapillarflüssigkeit besitzt die		
		100-	200-	400fache
		Konzentration und enthält		
Fumarsaures Kalium	$^1/_{2000}$	$^1/_{20}$ (0)	$^1/_{10}$ (?)	—
„	$^1/_{4000}$	—	$^1/_{20}$ (?)	$^1/_{10}$ (A_1)
„	$^1/_{8000}$	—	—	$^1/_{20}$ (A_1)
Bernsteinsaures Kalium	$^1/_{2000}$	$^1/_{20}$ (0)	$^1/_{10}$ (?)	—
„	$^1/_{4000}$	—	$^1/_{20}$ (?)	$^1/_{10}$ (A_1)
„	$^1/_{8000}$	—	—	$^1/_{20}$ (A_1)
Weinsaures Kalium	$^1/_{2000}$	$^1/_{20}$ (0)	—	—
„	$^1/_{4000}$	—	$^1/_{20}$ (?)	—
„	$^1/_{8000}$	—	—	$^1/_{20}$ (A_1)

Wie aus obigen Resultaten ersichtlich, gilt das Webersche Gesetz auch für die schwächere Reizwirkung von Bernstein-, Wein- und Fumarsäure, und in allen Fällen wird die Unterschiedsschwelle stets erreicht, wenn die Kapillarflüssigkeit 200—400fach größere Konzentration als die Außenlösung besitzt. Eine nähere Präzision des Wertes der Unterschiedsschwelle wurde hierbei dadurch erschwert, daß die Kapillarflüssigkeit schon in den angewandten Konzentrationen mehr oder minder abstoßend wirkt.

Die Frage ist nun aufzuwerfen, ob die Sensibilität der Samenfäden für die Äpfelsäure auch durch die Reizung durch andere chemotaktisch wirksame Stoffe beeinflußt wird. Ein Versuch in dieser Richtung wurde von Pfeffer[1]) angestellt. Er hat nämlich konstatiert, daß 0,05 % Maleinsäure in der Außenflüssigkeit das Einschwärmen der Farnspermatozoiden in eine mit 0,04 % Äpfelsäure gefüllte Kapillare verhindert. Meine diesbezüglichen Versuchsergebnisse habe ich in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle III.

	Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)	Die Kapillarflüssigkeit enthält an äpfelsaurem Natrium (Mol)			
		$^1/_{1000}$	$^1/_{500}$	$^1/_{200}$	$^1/_{100}$
Fumarsaures Natrium	$^1/_{1000}$	0	A_1	A_2	A_2
„	$^1/_{100}$	0	0	0	0
Bernsteinsaures Natrium	$^1/_{1000}$	0	A_1	A_2	A_2
„	$^1/_{100}$	0	0	0	0
Weinsaures Natrium	$^1/_{1000}$	?	A_1	A_2	A_2
„	$^1/_{100}$	0	0	0	?

Hieraus sieht man sofort, daß die Empfindlichkeit der Samenfäden für die Äpfelsäure auch durch die Reizwirkung anderer chemotaktisch wirksamer Stoffe im bestimmten Verhältnis herabgesetzt wird. Ferner ist klar, daß hierbei der Unterschiedsschwelle derselbe Wert zukommt, wie in den bereits erwähnten Versuchsreihen überall aufgefunden wurde. Da nämlich eine $^1/_{1000}$ Mol Lösung von Bernsteinsäure, Fumarsäure oder Weinsäure in ihrer Reizwirkung ungefähr einer $^1/_{100\,000}$—$^1/_{200\,000}$ Mol Äpfelsäurelösung entspricht, so sieht man, daß die Schwellenreaktion

1) Pfeffer, a. a. O., Bd. 1, p. 399.

hier auch erst durch 200—400fache Steigerung des Reizes erzielt wird. Aus den hier angeführten Tatsachen kann man weiter den Schluß ziehen, daß die chemotaktische Reizwirkung der Äpfelsäure und der ihr nahe verwandten Körper auf einem und demselben Perzeptionsvorgang beruht. Die wechselseitige Herabdrückung der Sensibilität durch die genannten Substanzen kommt also sehr wahrscheinlich dadurch zustande, daß ein schon wirksames Reizmittel den Perzeptionsapparat der Samenfäden in Anspruch nimmt und diesen für einen anderen in gleicher Richtung wirkenden Reizstoff im bestimmten Grade unempfänglich macht[1]). Auf die weitere theoretische Erörterung soll später eingegangen werden.

Das Vorhandensein der indifferenten Substanzen in der Außenflüssigkeit beeinflußt freilich nicht die Sensibilität der Samenfäden in besagter Weise. Die Experimente haben gezeigt, daß die chemotaktische Reaktion der Samenfäden gegen eine $^1/_{100}$—$^1/_{1000}$ Mol Äpfelsäuresalzlösung gar nicht beeinträchtigt wurde, als die Außenflüssigkeit einen der folgenden Stoffe enthielt:

$^1/_{1000}$ Mol maleinsaures Natrium, asparaginsauses Natrium, oxalsaures Natrium, zitronensaures Natrium, essigsaures Natrium, buttersaures Natrium, milchsaures Natrium.

$^1/_{100}$ Mol Asparagin, Rohrzucker, Kaliumnitrat, Natriumchlorid.

V. Die Repulsion durch die freien Säuren und die Alkalien.

Über die negativ chemotaktische Reizbewegung der Samenfäden sind wir bisher sehr wenig unterrichtet. Ich will mich in den folgenden Kapiteln mit dieser Frage etwas eingehender beschäftigen und hier zunächst die Wirkung der freien Säuren ins Auge fassen.

Wie oben angedeutet, wird die freie Äpfelsäure schon in mäßiger Konzentration von den Samenfäden gemieden. Bei einer $^1/_{1000}$ Mol Lösung freier Äpfelsäure macht sich die Repulsivwirkung dadurch bemerklich, daß die angelockten Samenfäden plötzlich vom Kapillarmund zurückprallen und erst nach vielem Zögern in die Kapillare hineingehen. Mit zunehmender Konzen-

---

1) Daß es sich nicht um eine gegenseitige Kompensation der anlockenden Wirkung der Außen- und Kapillarlösung handelt, braucht hier kaum betont zu werden. Vgl. Rothert, Flora, Bd. 88, p. 386.

tration tritt die Abstoßung immer stärker ein, und bei $^1/_{500}$ Mol wird diejenige Konzentration erreicht, bei welcher die Samenfäden dicht am Kapillarmund ein lebhaftes Getümmel bilden, aber zumeist nicht tiefer in die Kapillare eindringen können, so lange sie noch beweglich bleiben. Diese letztere kritische Konzentration kann man immer mit hinreichender Genauigkeit feststellen und wohl als ein vergleichbares Maß für die Repulsivwirkung verschiedener Stoffe benutzen. Bei noch stärkeren Konzentrationen werden die Samenfäden schon in gewisser Entfernung vom Kapillarmund zum Zurückweichen veranlaßt, so daß eine ansehnliche Ansammlung der Samenfäden nirgends zustande kommt. Nach der Feststellung von Buller[1]) scheint die erwähnte kritische Konzentration für freie Äpfelsäure bei den Samenfäden von Farnen etwa zwischen 0,03 % und 0,04 % (= ca. $^1/_{400}$ Mol) zu liegen, also kaum merklich höher als in unserem Falle.

Die Vermutung, daß die repulsive Wirkung der freien Äpfelsäure eigentlich den H-Ionen in der Lösung zufällt, wurde schon vielfach geäußert[2]). Jedoch darf man das nicht ohne weiteres behaupten, weil in der wässerigen Lösung ein erheblicher Teil der Äpfelsäure in undissoziiertem Zustand existiert[3]). Pfeffer[4]) hat zwar seinerzeit gefunden, daß die Repulsivwirkung von 0,01 % freier Äpfelsäure durch den Zusatz von 0,2 % Zitronensäure stark gesteigert wurde. Es bedarf allerdings noch eines strengeren Beweises, um die negativ chemotaktische Wirkung der H-Ionen sicherzustellen.

Das Prinzip der von mir zu diesem Zweck angewandten Versuchsmethode besteht darin, daß eine bestimmte Menge einer

---

1) Buller, Annals of Botany, Vol. 14, p. 561.

2) Buller, a. a. O., p. 567; Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2, p. 801.

3) Wir zitieren nach W. Ostwald (Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 3 (1899), p. 370) folgende Zahlen, die den Dissoziationsgrad der Äpfelsäure in verschiedenen Konzentrationen zum Ausdruck bringen.

Konzentration (Mol)	Dissoziierter Anteil (%)
$^1/_{32}$	10,64
$^1/_{64}$	14,64
$^1/_{128}$	20,10
$^1/_{256}$	27,10
$^1/_{512}$	36,0
$^1/_{1024}$	46,8
$^1/_{2048}$	59,8.

4) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 387.

fremden Säure der Kapillarflüssigkeit beigegeben und dann untersucht wird, ob sich die Stärke der Repulsion wirklich wie die Konzentration der freien H-Ionen verhält. Die Kapillaren wurden mit der $^1/_{1000}$ Mol Natriummalatlösung beschickt, welcher verschiedene anorganische und organische Säuren in wechselnden Mengen hinzugegeben waren. Von jeder dieser Säuren wurde dann durch vergleichende Versuche diejenige kritische Konzentration ermittelt, bei welcher sich ein dichtes Getümmel der Samenfäden, der Repulsivwirkung halber, eben an der Mündung der Kapillare entwickelt, wie wir oben bei der $^1/_{500}$ Mol freien Äpfelsäure bemerkt hatten. Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle IV.

Säure		Affinitätskoeffizient[1])	Gefundene kritische Konzentration in Mol
Salzsäure	HCl		$^1/_{600}$
Salpetersäure	HNO_3		$^1/_{600}$
Schwefelsäure	H_2SO_4		$^1/_{1200}$
Phosphorsäure	H_3PO_4		$^1/_{600}$
Borsäure	H_2BO_3		$+ ^1/_5$
Ameisensäure	$H \cdot COOH$	0,0214	$^1/_{400}$
Essigsäure	$CH_2 \cdot COOH$	0,0018	$+ ^1/_{50}$ [2])
Buttersäure	$C_3H_7 \cdot COOH$	0,00149	$+ ^1/_{50}$
Milchsäure	$C_2H_4 \cdot OH \cdot COOH$	0,0138	$^1/_{200}$
Oxalsäure	$(COOH)_2$	10,0 (?)	$^1/_{1000}$
Bernsteinsäure	$C_2H_4 \cdot (COOH)_2$	0,00665	$^1/_{125}$
Weinsäure	$C_2H_2 \cdot (OH)_2 \cdot (COOH)_2$	0,097	$^1/_{400}$
Fumarsäure	$C_2H_2 \cdot (COOH)_2$	0,093	$^1/_{800}$
Maleinsäure	$C_2H_2 \cdot (COOH)_2$	1,17	$^1/_{600}$
Asparaginsäure	$C_2H_3 \cdot NH_2 \cdot (COOH)_2$	—	$^1/_{400}$
Zitronensäure	$C_3H_4 \cdot OH \cdot (COOH)_3$	—	$^1/_{200}$

Aus obigen Resultaten geht zunächst hervor, daß die gefundenen kritischen Konzentrationen für alle starken Mineralsäuren, d. h. HCl, HNO_3, H_2SO_4 und H_3PO_4[3]), einander genau äquivalent sind; sie betragen nämlich $^1/_{600}$ Norm.

1) Ostwald, a. a. O., p. 174 ff.

2) Die kritische Konzentration ist etwas höher als $^1/_{50}$ Mol, ist aber nicht näher bestimmbar.

3) H_3PO_4 verhält sich bekanntlich wie eine monobasische Säure.

In den Kapillarflüssigkeiten, welche eine gleich starke Repulsivwirkung ausüben, mußten also die H-Ionen immer in derselben Konzentration enthalten sein.

Da indes jede dieser Flüssigkeiten ein Gemisch von einer starken Mineralsäure und einem Salz der schwach dissoziierenden Säure, äpfelsaurem Natron, darstellt, so muß sich das Gleichgewicht zwischen den Ionen in der Weise einstellen, daß die H der starken Säuren, zB. HCl, und das Äpfelsäureradikal in Wechselwirkung treten, um schwach dissoziierende Äpfelsäuremoleküle zu bilden, bis die übrig bleibende HCl mit der entstandenen Äpfelsäure isohydrisch geworden ist. Nach dieser Erwägung kann man die Konzentration der H-Ionen in der benutzten Kapillarflüssigkeit annähernd wie folgt berechnen: nimmt man zunächst an, daß von $^1/_{600}$ Mol HCl in der Lösung etwa $^1/_{760}$ Mol zur Bildung der Äpfelsäure verbraucht wird, so beträgt die Konzentration der übrigbleibenden HCl, welche total dissoziiert ist, $^1/_{2850}$ Mol. Da nun anderseits die hierbei gebildete Äpfelsäure mit der Konzentration von $^1/_{760} \times {}^1/_2 = {}^1/_{1520}$ Mol zu ca. 53,3 % dissoziiert ist[1], so beträgt die Konzentration der von dieser abdissoziierten H-Ionen ebenfalls $^1/_{2850}$ Norm[2]). Damit wird also das erforderliche Dissoziationsgleichgewicht erreicht. Hieraus ergibt sich, daß die Konzentration der gesamten H-Ionen in dem oben erwähnten Kapillargemisch von einer Mineralsäure und Natriummalat immer $^1/_{2850} \times 2 = {}^1/_{1425}$ Norm ist. Beiläufig sei hier bemerkt, daß die ganz wenig dissoziierte Borsäure in einer sehr hohen Konzentration noch nicht hinreichend stark repulsiv wirkte, um das Einschwärmen der Samenfäden in die Kapillare zu verhindern.

Bei den Versuchen mit den organischen Säuren läßt sich die Konzentration der H-Ionen im Kapillargemisch wegen der komplizierteren Gleichgewichtsverhältnisse nicht leicht ausrechnen. Nur in den einfacheren Fällen, zB. bei sehr schwachen Säuren, Buttersäure und Essigsäure, kann man die Konzentration der H-Ionen annähernd berechnen nach der Annahme, daß die Säure und äpfelsaures Natron gar nicht aufeinander wirken; da nun $^1/_{50}$ Mol Essigsäure zu ca. 30 % dissoziiert ist[3]), so muß die hierbei gefundene kritische Konzentration der H-Ionen noch etwas größer

1) Bis zu dieser Konzentration verhält sich die Äpfelsäure praktisch wie eine monobasische Säure und dissoziiert nur ein H-Ion ab.

2) Gramm pro Liter.

3) Ostwald, l. c., p. 174.

als $^1/_{1600}$ Norm. sein, also ungefähr gleich wie bei den oben erwähnten Mineralsäuren. Für die übrigen organischen Säuren kann man nur ersehen, daß die Werte der gefundenen kritischen Konzentrationen der Hauptsache nach dieselbe Reihenfolge wie die der Dissoziationskonstanten aufweisen.

Aus alledem geht bestimmt hervor, daß die abstoßende Wirkung der freien Säuren in erster Linie den H-Ionen in den Lösungen zufällt.

Es sei nochmals betont, daß mit der oben erwähnten kritischen Konzentration der H-Ionen nur derjenige Grad der Repulsion gekennzeichnet ist, welcher mit der anziehenden Wirkung der im betreffenden Kapillargemisch vorhandenen Äpfelsäure-Anionen eben im Gleichgewicht steht. Wenn daher die Konzentration des äpfelsauren Salzes im Kapillargemisch hinreichend erniedrigt ist, so sieht man, daß die besagte Repulsivwirkung schon durch eine sehr kleine Menge von H-Ionen hervorgerufen wird, und man kann in dieser Weise den Schwellenwert für die negativ chemotaktische Reizwirkung der H-Ionen approximativ bestimmen. In der Tat konnte ich bei Anwendung des Gemisches von $^1/_{20\,000}$ Mol Natriummalat und $^1/_{2000}$ Mol Milchsäure, resp. $^1/_{6000}$ Mol HCl, noch eine deutliche Repulsiverscheinung wahrnehmen, was darauf hinweist, daß das Empfindungsvermögen der Samenfäden für die H-Ionen sehr fein ausgebildet ist.

Zwischen der Reiz- und Reaktionsgröße bei der negativen Chemotaxis besteht ein ganz anderes Verhältnis als jenes, das oben bei der positiven Chemotaxis gegen Apfelsäure beobachtet wurde. Ich habe eine Versuchsreihe mit folgenden Kombinationen der Außen- und Kapillarflüssigkeit angestellt.

Tabelle V.

Die Kapillarflüssigkeit enthält	Die Außenflüssigkeit enthält an HCl Mol			
$^1/_{1000}$ Mol Natriummalat + $^1/_{500}$ Mol HCl	0	$^1/_{10\,000}$	$^1/_{5000}$	$^1/_{2000}$

In allen obigen Versuchen wurde immer ganz dieselbe Repulsiverscheinung beobachtet; die in $^1/_{2000}$ Mol HCl-Lösung befindlichen Samenfäden wurden gleich stark vom Kapillarmund abgestoßen wie die im Wasser schwimmenden. Da aber die Konzentration der freien H-Ionen im angewandten Kapillargemisch sicher noch etwas

niedriger als $^1/_{1000}$ Norm ist, so ist ersichtlich, daß die Samenfäden einen verhältnismäßig kleinen Konzentrationsunterschied der H-Ionen wahrzunehmen vermögen. Bei der freien Äpfelsäure wächst also die abstoßende Wirkung der H-Ionen beinahe in gleichem Grade mit der zunehmenden Konzentration, während die Anziehung durch die Anionen, dem Weberschen Gesetz gemäß, dabei nur äußerst langsam steigt[1]). Daraus ist leicht erklärlich, daß bei konzentrierteren Lösungen der freien Äpfelsäure die Repulsivwirkung allein immer stärker hervortritt. Die genannten Sachverhältnisse kann man ferner in folgender Weise direkt beweisen: Die vergleichenden Versuche wurden mit den Kapillaren angestellt, deren Flüssigkeiten neben $^1/_{600}$ Mol KCl Natriummalat in den molaren Konzentrationen von $^1/_{1000}$, $^1/_{400}$, $^1/_{200}$, $^1/_{100}$ und $^1/_{50}$ enthielten. Es wurde dabei gefunden, daß sich die Repulsivwirkung der H-Ionen auf die Samenfäden bei den Kapillaren mit $^1/_{1000}$—$^1/_{200}$ Mol Natriummalat praktisch in gleichem Grade abspielt, und daß die Abstoßung durch die H-Ionen erst bei der Kapillare mit $^1/_{50}$ Mol Natriummalat der anziehenden Wirkung weicht.

Ähnlich wie freie Säuren wirken alkalische Lösungen abstoßend auf die Samenfäden. Pfeffer hat einige Versuche mit Lösungen angestellt, welche neben 0,01 % Äpfelsäure 0,5 % resp. 0,1 % Na_2CO_3 enthielten. In beiden Fällen hat er gesehen, daß die durch Äpfelsäure angelockten Samenfäden vor der Mündung der Kapillare zurückprallten. Die naheliegende Vermutung, daß wir es hierbei mit der negativ chemotaktischen Wirkung der OH-Ionen zu tun haben, konnte ich durch folgende Experimente bestätigen, welche in derselben Weise wie bei freien Säuren angestellt wurden. Die Kapillaren wurden mit den Gemischen von $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat und verschiedenen Laugen beschickt. Für die letzteren wurden folgende kritische Konzentrationen gefunden:

Natriumhydroxyd	$NaOH$	$^1/_{700}$ Mol
Kaliumhydroxyd	KOH	$^1/_{700}$ „
Bariumhydroxyd	$Ba(OH)_2$ . . .	$^1/_{1400}$ „
Ammoniumhydroxyd	NH_4OH . .	$+$ $^1/_{200}$ „

---

1) „Während der Reiz in geometrischer Progression zunimmt, wächst die Empfindung (die Reaktion) in arithmetischer Progression“ (Pfeffer, a. a. O., p. 401).

Die Lösungen der drei ersten, stark dissoziierten Hydroxyde üben also in äquivalenten Konzentrationen gleich starke Repulsivwirkung aus, was bestimmt darauf hinweist, daß das chemotaktisch wirksame Agens nichts anderes als die OH-Ionen sein kann. Die Beurteilung der Versuchsresultate ist hier oft dadurch erschwert, daß die alkalische Lösung stark schädigend[1]) auf die Samenfäden wirkt, und diese in der Nähe des Kapillarmundes häufig ihre Bewegung einstellen. Darum ist auch eine nähere Präzision der kritischen Konzentration beim schwach dissoziierten NH_4OH leider unmöglich gewesen.

Wie im obigen näher dargetan wurde, üben die H- und OH-Ionen auf die Samenfäden spezifische chemotaktische Reize aus, auf welche von diesen stets mit Fliehen von der Reizquelle geantwortet wird. Die vielfach beobachtete negative Chemotaxis der Bakterien und Flagellaten gegen freie Säuren und Alkalien beruht ohne Zweifel auf der Ausbildung der Perzeptionsfähigkeit für H- resp. OH-Ionen. Garrey[2]) hat nachgewiesen, daß die starken Mineralsäuren und die Laugen in der Konzentration $^1/_{1000}$ bezw. $^1/_{500}$ Äquiv. gleich starke Repulsivwirkung auf das Infusor *Chilomonas* hervorrufen. Die chemotaktischen Wirkungen der H- und OH-Ionen verhalten sich also zueinander wie 2 : 1. Es ist interessant festzustellen, daß die relative Wirksamkeit der beiden genannten Ionen auch in unserem Fall nahezu in demselben Verhältnis steht. Die chemotaktische Empfindlichkeit der Samenfäden für H- und OH-Ionen läßt sich gewissermaßen mit unserer Geschmacksempfindung vergleichen. Die Schwellenkonzentration der H-Ionen für unseren sauren Geschmack beträgt nach Richards[3]) und Kahlenberg[4]) $^1/_{800}$ Äquiv., und jene der OH-Ionen für den Süßgeschmack nach Höber und Kiessow 0,009—0,012 Äquiv.[5]).

Die Giftwirkung der freien Säuren und der Alkalien auf gewisse Pflanzen wurde von True und Kahlenberg[6]) auf ihren Gehalt an H- resp. OH-Ionen zurückgeführt. Es ist nun aus

1) Die *Isoetes*-Samenfäden sind widerstandsfähiger gegen die H-Ionen, und sie können ihre Beweglichkeit in der $^1/_{1000}$ Mol HCl-Lösung mehrere Minuten lang beibehalten.

2) W. F. Garrey, The effects of ions upon the aggregation of flagellated Infusoria. Amer. Journ. Physiol., Bd. 3 (1900), p. 299.

3) Amer. chem. Journ., Bd. 20 (1898), p. 121.

4) Journ. of physical Chemistry, Bd. 4 (1899), p. 33.

5) R. Höber, Physikal. Chemie d. Zelle u. der Gewebe. Leipzig 1902, p. 183.

6) L. Kahlenberg and R. H. True, On the toxic action of dissolved salts and their electrolytic dissociation. Botanical Gazette, Vol. 22 (1896), p. 91.

unseren Versuchsresultaten ersichtlich, daß die Giftigkeit und Reizwirkung dieser beiden Ionen auf die Samenfäden nicht immer Hand in Hand gehen. Die H-Ionen wirken abstoßend auf die Samenfäden schon in einer Konzentration, welche viel niedriger als die letale Grenze ist, während die Samenfäden, unter der Anlockung durch die Äpfelsäuresalze, oft in eine die OH-Ionen enthaltende Kapillarflüssigkeit einschwärmen, obgleich sie darin bald ihren Tod finden.

VI. Die negative Chemotaxis gegen die Schwermetall-Ionen.

Was man bis heute über die Wirkung der Schwermetallsalze auf die Samenfäden kennt, beschränkt sich auf die folgende Beobachtung Pfeffers[1]: „Ebenso schwärmten die (Farn-) Samenfäden massenhaft in eine Kapillare, in welcher eine Flüssigkeit mit 0,01% Äpfelsäure und 0,01% Quecksilberchlorid sich befand, in der sie sofort ihren Tod fanden . . . . . Ob diese Flüssigkeit vielleicht eine ganz geringe abstoßende Wirkung ausübt, wie es mir fast schien, habe ich nicht näher zu entscheiden versucht. Immerhin muß nach obigen Erfahrungen als möglich erscheinen, daß nähere Prüfung noch andere Stoffe kennen lehrt, welche eine spezifische abstoßende Reizwirkung auf die Samenfäden der Farne ausüben.“ In der Tat konnte ich bei den *Isoetes*-Samenfäden diese letztere Vermutung Pfeffers in weitem Umfang bestätigen.

Die Versuche wurden, wie die vorhergehenden, mit den Kapillaren angestellt, welche jeweils eine Mischung von $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat und einem Schwermetallsalze enthielten. Um eine etwaige Präzipitation der zugesetzten Metalle zu vermeiden, kam bei diesen Versuchen stets destilliertes Wasser als Lösungsmittel und Außenmedium zur Anwendung. In der nächsten und allen nachfolgenden Tabellen ist die jeweilige Intensität der Repulsivwirkung mit folgenden Buchstaben bezeichnet:

RR Repulsion überwiegt stark; die Samenfäden prallen schon in einiger Entfernung vom Kapillarmund zurück.

R Die Samenfäden bilden ein dichtes Getümmel eben am Kapillarmund, wo sich Anziehung und Abstoßung das Gleichgewicht halten. Später dringen einzelne tiefer in die Kapillare ein.

1) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 388.

RA Schwache Repulsion findet statt; ein Getümmel der Samenfäden entwickelt sich vorübergehend am Kapillarmund, und zahlreiche Samenfäden geraten dann in die Kapillare.

A Promptes Einschwärmen. Repulsion ist nicht mehr wahrnehmbar.

Tabelle VI.

Stoff[1])		Konzentration d. Kapillarflüssigkeit in Mol		
		RR	R	RA—A
Silbernitrat	$AgNO_3$	$^1/_{10\,000}$	$^1/_{100\,000}$	$^1/_{1\,000\,000}$
Quecksilbernitrat	$Hg(NO_3)_2$	$^1/_{20\,000}$	$^1/_{50\,000}$	$^1/_{100\,000}$
Quecksilberchlorid	$HgCl_2$	$^1/_{5000}$	$^1/_{10\,000}$	$^1/_{50\,000}$—$^1/_{100\,000}$
Kupfersulfat	$CuSO_4$	$^1/_{1000}$	$^1/_{2000}$	$^1/_{5000}$—$^1/_{10\,000}$
Kupferacetat	$Cu(CH_3 \cdot COO)_2$	$^1/_{1000}$	$^1/_{2000}$	$^1/_{5000}$—$^1/_{10\,000}$
Zinksulfat	$ZnSO_4$	$^1/_{100}$	$^1/_{500}$	$^1/_{1000}$—$^1/_{2000}$
Nickelsulfat	$NiSO_4$	$^1/_{100}$	$^1/_{200}$	$^1/_{500}$—$^1/_{1000}$
Kobaltchlorid	$CoCl_2$	$^1/_{100}$	$^1/_{200}$	$^1/_{500}$—$^1/_{1000}$
Eisenoxydulsulfat	$FeSO_4$	$^1/_{100}$	$^1/_{200}$	$^1/_{500}$—$^1/_{1000}$
Mangansulfat	$MnSO_4$	$^1/_{100}$	$^1/_{200}$	$^1/_{500}$—$^1/_{1000}$

Aus diesen Resultaten geht sicher hervor, daß die Lösungen der verschiedenen Metallsalze öfters schon in sehr großen Verdünnungen eine ausgesprochen negativ chemotaktische Reizwirkung auf die Samenfäden ausüben. Es kann uns indes nicht überraschen, daß zuweilen einzelne Individuen, die anscheinend der spezifischen Empfindlichkeit entbehren, ohne weiteres in sonst stark repulsiv wirkende Lösungen (zB. $^1/_{10\,000}$ Mol $AgNO_3$, $^1/_{5000}$ Mol $HgCl_2$ usw.) hineineilen.

Da die Metallsalze in den angewandten, niedrigen Konzentrationen weitgehend dissoziiert sind, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die beobachtete Repulsionserscheinung ganz und gar auf die Reizwirkung der Metall-Ionen zurückzuführen ist[2]). Danach

1) In den Formeln wurde das Kristallisationswasser weggelassen.

2) Die Anionen sind in diesen niedrigen Konzentrationen von gar keiner Bedeutung beim Zustandekommen der Repulsivwirkung (vgl. unten Kap. VII). Ferner kommen auch die H-Ionen, die oft in sehr geringer Menge in Schwermetallsalzlösungen auftreten, hierbei nicht in Betracht.

wirkt das Silber-Ion am stärksten abstoßend, und daran schließen sich in der Reihenfolge der Wirksamkeit die Quecksilber-, Kupfer- und Zink-Ionen. Co-, Ni-, Fe- und Mn-Ionen wirken in noch schwächerem, aber untereinander gleichem Grade. — Weiterhin erscheint die Tatsache sehr interessant, daß die wenig dissoziierenden, komplexen Ionen eine minder starke Repulsion bewirken.

Tabelle VII.

Stoff	Konzentration d. Kapillarflüssigkeit in Mol		
	RR	R	RA—A
Kaliumsilbercyanid $KAg(CN)_2$	$^1/_{200}$	$^1/_{500}$	$^1/_{1000}$—$^1/_{2000}$
Ferrocyankalium $K_4Fe(CN)_6$	$^1/_{50}$	$^1/_{100}$	$^1/_{200}$—$^1/_{500}$
$CuSO_4 + C_{12}H_{22}O_{11} + 3\,KOH$	$^1/_{200}$	$^1/_{500}$	$^1/_{1000}$—$^1/_{2000}$

Der Unterschied der Wirksamkeit zwischen Silbernitrat und Kaliumsilbercyanid ist auffallend genug, um uns davon zu überzeugen, daß die Reizwirkung hierbei hauptsächlich den freien Metallionen zufällt. Soweit ich unterrichtet bin, scheint solch eine tropistische Reizwirkung der Schwermetall-Ionen noch nicht in anderen Fällen festgestellt worden zu sein, ausgenommen durch die Beobachtung Garreys, daß einige Schwermetallsalze in der Konzentration von $^1/_{1000}$ Mol auf das Infusor *Chilomonas* negativ chemotaktisch wirken[1]).

Anderseits liegen genügende Beweise dafür vor, daß auch die Giftigkeit der Schwermetallsalze für die Organismen von der Wirkung der Metall-Ionen abhängt. Ich habe keine Veranlassung, an dieser Stelle auf die zahlreich vorliegenden Angaben über die Giftwirkung der Schwermetallsalze einzugehen. Es sei nur daran erinnert, daß sich die verschiedenen Organismen gegen ein bestimmtes Metall oft in weitem Umfang verschieden verhalten. Im allgemeinen sind aber Silber und Quecksilber die stärksten Schwermetallgifte. So sterben auch die Samenfäden alsbald in der Kapillarflüssigkeit mit $^1/_{100000}$—$^1/_{1000000}$ Mol $AgNO_3$ oder $^1/_{10000}$ Mol $HgCl_2$. Es ist sehr beachtenswert, daß die verschiedenen

1) Garrey, Americ. Journ. Physiol., Bd. 3, p. 306. Nach einer inzwischen erschienenen Arbeit von Th. Frank (Cultur und chemische Reizerscheinungen von *Chlamydomonas tingens*. Botan. Zeitung 1904, I. Abt., p. 183) wirkt 0,1—0,5% $CuSO_4$ auf *Euglena gracilis* merklich abstoßend.

Metalle die Samenfäden zum Fliehen reizen, ungefähr in dem Maße, als sie giftig wirken. Nach meiner Beobachtung scheint aber die absolute Reizschwelle für einzelne Schwermetalle schon durch eine nicht mehr sofort tödlich wirkende Konzentration erreicht zu sein.

Die negative Chemotaxis der Samenfäden gegen die Schwermetall-Ionen hängt von der Ausbildung der besonderen Perzeptionsfähigkeit für diese ab. Die Samenfäden sind mit keiner allgemeinen Reaktionsfähigkeit ausgerüstet, die sie alle giftig wirkenden Medien fliehen ließe[1]). Denn es schwärmen die Samenfäden präzis in die Kapillarflüssigkeiten ein, welche neben dem anziehend wirkenden Natriummalat gewisse giftige Stoffe enthalten. Ich konnte gar keine Repulsionserscheinung bei den Versuchen wahrnehmen, bei welchen die Kapillarflüssigkeit jedesmal neben $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat eine der folgenden Substanzen enthielt:

Stoff	Angewandte Konzentration in Mol		
Formaldehyd	1,	$^1/_{10}$,	$^1/_{100}$.
Phenol	1,	$^1/_2$,	$^1/_{10}$.
Gallussäure	$^1/_{10}$,	$^1/_2$.	
Hydrochinon, Pyrogallol	$^1/_2$.		
Guajakol	$^1/_5$.		
Kampfer, Thymol und Naphtol, Anilin, Diphenylamin . .	gesättigte Lösung.		

Bei einigen der obigen Experimente (zB. denen mit 1 Mol Formaldehyd und Phenol) konnten zwar die heranschwärmenden Samenfäden nicht mehr in die Kapillare gelangen, weil sie schon an deren Mündung durch die hinausdiffundierende Giftlösung bald getötet wurden. Bei allen sonstigen Versuchen dringen die Samenfäden ohne Anstand in die Kapillare ein und sterben dort je nach dem Grade der Vergiftung momentan oder nach kurzer Zeit ab. Jedoch habe ich bei den Versuchen mit den folgenden Lösungen eine mehr oder minder deutliche Repulsion beobachtet. Die kritischen Konzentrationen sind folgende:

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2, p. 801.

Tabelle VIII.

Stoff	Die Kapillarflüssigkeit enthält neben $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat Mol		
	RR	R	RA—A
Salzsaures Morphin	$^1/_{10}$	$^1/_{20}$	$^1/_{100}$
Salpetersaures Strychnin	—	$^1/_{50}$	$^1/_{100}$—$^1/_{200}$
Schwefelsaures Chinin	—	$^1/_{100}$	$^1/_{200}$
Koffeïn	$^1/_{10}$	$^1/_{20}$	$^1/_{50}$
Antipyrin	$^1/_{10}$	$^1/_{20}$	$^1/_{50}$

Man kann stets beobachten, daß bei Anwendung der in obigem mit R bezeichneten Lösungen sich ein Getümmel der Samenfäden dicht am Kapillarmund entwickelt. So fanden zB. bei einem Versuch mit $^1/_{50}$ Mol salpetersaurem Strychnin nur sechs Stück Samenfäden schließlich ihren Weg in die Kapillare, während in der gleichen Zeit mehr als 60 Stück in der $^1/_{100}$ Mol Lösung einschwärmten. Die chemotaktisch wirksamen Agentien in den obigen Lösungen sind aber meines Erachtens nicht die Moleküle der angewandten Substanzen selbst, sondern sehr wahrscheinlich die von diesen abdissoziierten H- oder OH-Ionen.

Was die relative Giftigkeit der drei untersuchten Alkaloidsalze für die Samenfäden anlangt, so ist schwefelsaures Chinin den zwei anderen weitaus überlegen; eine $^1/_{200}$ Mol Lösung des Chinins wirkt sehr schnell auf die Samenfäden tödlich, während letztere in einer $^1/_{100}$ Mol Lösung des Morphins oder Strychnins wenigstens 5 Min. resp. 2 Min. lang lebendig bleiben. Koffeïn und Antipyrin wirken verhältnismäßig schwach toxisch; in einer $^1/_{20}$ Mol Lösung blieben die Samenfäden mehrere Minuten lang beweglich.

VII. Die repulsive Wirkung der Alkali- und Erdalkalisalze. Das Verhalten der osmotisch wirksamen Stoffe.

Die repulsive Wirkung konzentrierter Lösungen von Neutralsalzen, Zucker und anderen Verbindungen ist schon lange bekannt. So hat Pfeffer[1]) diese Erscheinung bei Farnspermato-

1) Pfeffer, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 386; Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Daselbst Bd. 2, p. 626.

zoiden und mehreren Bakterien und Stahl[1]) bei Myxomyceten-Plasmodien nachgewiesen. Man war eine Zeitlang im Zweifel geblieben, ob die chemische Qualität oder die physikalische (osmotische) Leistung der Lösungen diese repulsive Wirkung bedingen. Die Arbeiten von Massart[2]) haben indes genaue Aufklärung in dieser Frage gebracht. Er fand nämlich bei den Versuchen mit zwei Bakterienarten, *Spirillum undula* und *Bacillus megatherium*, daß die isosmotischen Lösungen mehrerer organischer und anorganischer Verbindungen eine gleich starke Abstoßung bewirkten. Diese also durch die osmotische Leistung des Stoffes veranlaßte Reizreaktion war seitdem als Tonotaxis oder Osmotaxis bekannt[3]). Man findet aber bei der näheren Beschäftigung mit der Frage, daß es nicht immer leicht ist, Osmotaxis und Chemotaxis streng auseinanderzuhalten. Ich habe zunächst eine Reihe von Versuchen über die Wirkungen der konzentrierten Lösungen der Alkali- und Erdalkalisalze angestellt. Die Methode zur Beurteilung der Repulsivwirkung ist dieselbe wie die in den vorigen Kapiteln vielfach benutzte. Da alle hier in Betracht kommenden Substanzen an sich selbst nicht anziehend wirken, so muß wie immer $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat als das anlockende Mittel den Kapillarflüssigkeiten beigegeben werden. In der p. 590 folgenden Tabelle sind die Ergebnisse der Versuche wie bei den vorhergehenden mit den Buchstaben R, RA und A bezeichnet; (R) und (A) bedeuten nebenbei das Bestehen einer sehr schwachen Repulsion resp. Attraktion.

Bei der Diskussion der erhaltenen Resultate kann man zunächst von den letzten vier, mit * bezeichneten Salzen absehen. Weil die Lösungen dieser Verbindungen wegen der eintretenden Hydrolyse eine gewisse Menge von OH-Ionen enthalten, so muß natürlich die dort beobachtete, ansehnlichere Repulsivwirkung teilweise diesen Ionen zufallen.

Schon ein flüchtiger Überblick der umstehenden Tabelle läßt uns erkennen, daß die Repulsivwirkung verschiedener neutraler Salze nicht immer ihrer osmotischen Leistung proportional ist. So wirken zB. $^1/_{10}$ Mol Lösungen von Kalium-, Natrium- und Ammoniumsulfat deutlich stärker als die isosmotischen

1) Stahl, Zur Biologie der Myxomyceten. Botan. Zeitung 1884, p. 166.
2) Massart, Archives d. Biologie, t. 9, p. 515.
3) Vgl. Rothert, Flora Bd. 88, p. 406.

Tabelle IX.

Stoff[1]		Isosmotisch. Koeffizient	Konzentration der Kapillarflüssigkeit in Mol									
			$^{2}/_{10}$	$^{1,5}/_{10}$	$^{1,25}/_{10}$	$^{1}/_{10}$	$^{0,75}/_{10}$	$^{0,5}/_{10}$	$^{0,25}/_{10}$	$^{0,1}/_{10}$	$^{0,05}/_{10}$	$^{0,02}/_{10}$
Kaliumchlorid	KCl	3	R(A)	RA	(R)A	A						
Natriumchlorid	$NaCl$	3	R(A)	RA	(R)A	A						
Ammoniumchlorid	NH_4Cl	3	R(A)	RA	(R)A	A						
Kaliumchlorat	$KClO_3$	3				R	RA	(R)A	A			
Kaliumbromid	KBr	3		R	RA	(R)A	A					
Kaliumjodid	KJ	3				R	RA	(R)A	A			
Bariumchlorid	$BaCl_2$	4					R	RA	(R)A	A		
Calciumchlorid	$CaCl_2$	4				R	RA	(R)A	A			
Magnesiumchlorid	$MgCl_2$	4					R	RA	(R)A	A		
Kaliumsulfat	K_2SO_4	4				R	RA	(R)A	A			
Natriumsulfat	Na_2SO_4	4				R	RA	(R)A	A			
Ammoniumsulfat	$(NH_4)_2SO_4$	4				R	RA	(R)A	A			
Natriumthiosulfat	$Na_2S_2O_3$	4				R	RA	(R)A	A			
Magnesiumsulfat	$MgSO_4$	2				R	RA	(R)A	A			
Kaliumnitrat	KNO_3	3		R	RA	(R)A	A					
Natriumnitrat	$NaNO_3$	3		R	RA	(R)A	A					
Ammoniumnitrat	NH_4NO_3	3		R	RA	(R)A	A					
Lithiumnitrat	$LiNO_3$	3				R	RA	(R)A	A			
Strontiumnitrat	$Sr(NO_3)_2$	4				R	RA	(R)A	A			
*Dikaliumphosphat	K_2HPO_4	4								R	RA	(R)A
*Kaliumarsenat	K_3AsO_4										R	RA
*Kaliumcyanid	KCn										R	RA
*Natriumfluorid	NaF								R	RA	(R)A	A

Lösungen der Nitrate und besonders der Chloride dieser Alkalimetalle. Übrigens ist die Wirksamkeit der Kalisalze immer etwas größer als die der entsprechenden Natrium- oder Ammoniumverbindungen, obwohl diese Verhältnisse nicht mehr in obiger Tabelle zum Ausdruck kommen. Die Abweichung der gefundenen kritischen Konzentrationen von den isosmotischen Werten tritt noch deutlicher hervor, wenn man einige andere Fälle in Betracht zieht. Am auffallendsten ist das Verhalten von $KClO_3$, $MgSO_4$ und $LiNO_3$; diese drei Salze bewirken doppelt so starke Abstoßung, als man wohl von deren osmotischen Leistung erwarten könnte. Ferner verhalten sich die drei Halogenide des Kaliums, nämlich KCl, KBr und KI, in ihrer Repulsivwirkung zueinander

1) In den Formeln wurde das Kristallisationswasser weggelassen.

beinahe wie 2 : 3 : 4. Früher hat auch Garrey[1]) bei diesen drei Salzen eine ähnliche Abstufung der Repulsivwirkung auf das Infusor *Chilomonas* beobachtet.

In allen diesen Fällen scheint es kaum fraglich, daß die spezifische, d. h. chemotaktische Eigenschaft der Kationen oder Anionen der betreffenden Salze die beobachtete Verschiedenheit der Repulsivwirkung bedingt. Von der negativ chemotaktischen Reizwirkung der Kationen auf die Samenfäden haben wir übrigens schon bei den Schwermetallen mehrere prägnante Beispiele kennen gelernt. Daß auch die Anionen in solchen relativ hohen Konzentrationen nicht ohne Einfluß bleiben, geht aus dem eben besprochenen Verhalten der Ionen ClO_3, Cl, Br, I usw. bestimmt hervor. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die ungemein starke Repulsivwirkung des Natriumnitrits, die wahrscheinlich auf der Reizwirkung des Anions NO_2 beruht; ich fand nämlich bei diesem Salze folgende kritische molare Konzentrationen: $^1/_{200}$ (RR), $^1/_{500}$ (R), $^1/_{1000}$ (RA) und $^1/_{2000}$ (A)[2]).

Weiterhin geht aus obiger Tabelle hervor, daß sich eine gewisse Repulsion schon bei $^1/_{10}$ Mol KNO_3, $^{0,5}/_{10}$ Mol K_2SO_4, $^{1,25}/_{10}$ Mol KCl usw. bemerkbar macht. Die Repulsivwirkung solcher verhältnismäßig verdünnter Lösungen tritt noch deutlicher hervor, wenn diesen Kapillarflüssigkeiten eine geringere Menge von dem anziehend wirkenden Malat ($^1/_{10000}$ Mol) zugesetzt ist[3]). Anderseits haben wir Grund, anzunehmen, daß der osmotische Druck des Samenfadenkörpers beinahe dem der $^3/_{10}$ Mol Rohrzuckerlösung (= $^2/_{10}$ Mol KNO_3) gleichkommt. Daraus ergibt sich, daß die verschiedenen organischen Salze schon in den hypoplasmolytischen Konzentrationen abstoßend auf die Samenfäden wirken[4]).

---

1) Garrey, Americ. Journ. Physiol. Bd. 3, p. 302. Immerhin hat auch Massart (a. a. O., p. 530) darauf hingewiesen, daß $Ca(NO_3)_2$, KCN, K_2CO_3 und Kaliumoxalat, vermöge ihrer chemischen Qualität, in sehr schwachen Konzentrationen auf die osmotaktisch reizbaren Bakterien abstoßend wirken.

2) Die $^1/_{1000}$ Mol $NaNO_2$-Lösung wirkt sehr schnell tödlich auf die Samenfäden.

3) Pfeffer (a. a. O., Bd. 1, p. 386) hat auch bei den Farnspermatozoiden eine ähnliche Beobachtung gemacht. Er sagte: „Neben 0,003% Äpfelsäure genügte schon 1% Salpeter, um ansehnliche Abstoßung zu erzielen.“ Der osmotische Druck des Farnsamenfadenkörpers ist indes nach Buller gleich $^2/_{10}$ Mol (ca. 2%) KNO_3.

4) Nach Massart soll *Spirillum undula* durch eine $^1/_{20}$ Mol NaCl-Lösung osmotaktisch gereizt werden, während eine 4mal konzentriertere Lösung noch nicht die Plasmolyse des Bakterienkörpers bewirkt.

Um die chemotaktische Wirkung der genannten Ionen auszuschließen, wurde eine weitere Versuchsreihe mit Nichtleitern angestellt. Die Kapillaren wurden mit den in folgender Tabelle angeführten Lösungen gefüllt, die daneben jedesmal $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat enthielten.

Tabelle X.

Stoff	Molekulargewicht	Angewandte Konzentrationen in Mol			
Methylalkohol	32		1,	5.	
Äthylalkohol	46	$^1/_{10}$,	1,	5.	
Glyzerin	92	$^1/_2$,	1.		
Mannit	182	$^1/_5$,	$^1/_2$,	1.	
Äther	74	Gesättigte Lösung.			
Aceton	58		1,	5.	
Chloralhydrat	165,5	$^1/_{16}$,	$^1/_2$,	1.	
Dextrose	180	$^1/_4$,	$^1/_2$,	1.	
Lävulose	180	$^1/_2$,	1.		
Galaktose	180	$^1/_2$,	1.		
Maltose	342	$^1/_4$,	$^1/_2$.		
Saccharose	342	$^1/_4$,	$^3/_{10}$,	$^1/_2$,	1.
Raffinose	594	$^1/_2$.			
Harnstoff	60	$^1/_4$,	$^1/_2$,	1.	
Urethan	89	$^1/_2$.			
Cyanguanidin	84	$^1/_{10}$,	$^1/_2$.		
Acetamid	59	$^1/_5$,	$^1/_1$,	1.	
Benzamid	121	$^1/_5$.			
Succinimid	99	$^1/_{10}$,	$^1/_2$.		
Glykokoll	75	$^1/_4$,	$^1/_2$,	1.	
Alanin	89	$^1/_{10}$,	$^1/_5$,	$^1/_2$,	1.
Asparagin	132	Gesättigte Lösung.			

Bei allen diesen Versuchen wurde zu meiner Überraschung gar keine Spur einer Repulsionserscheinung wahrgenommen. Die Samenfäden steuerten unter der Reizwirkung der Äpfelsäure nach der Mündung der Kapillare und schwärmten immer ohne Anstand in diese ein, auch wenn sie mit so hoch konzentrierten Lösungen, wie zB. 1 Mol Glyzerin, Rohrzucker usw. gefüllt waren. Auch bei einem geringeren Gehalt an anziehend wirkender Äpfelsäure ($^1/_{10000}$ Mol) übten die Versuchslösungen gar keine Abstoßung auf die Samenfäden aus[1]). Das hierbei beobachtete Ausbleiben der Repulsiv-

1) Eine schwache Repulsion, die durch die konzentriertere Lösung des Alanins veranlaßt wird, beruht ohne Zweifel auf der Azidität der Lösung (H-Ionen), da dieselbe

wirkung kann man dadurch erklären, daß entweder die *Isoetes*-Samenfäden überhaupt einer osmotaktischen Reizbarkeit entbehren, oder daß die Plasmahaut der Samenfadenkörper für die sämtlichen angeführten Stoffe sehr leicht permeabel ist, so daß in deren Lösungen die Wasserentziehung aus dem Samenfadenkörper, welche die unerläßliche Bedingung für die osmotaktische Reizung ist, niemals zustande kommt. Es ist ja bereits bekannt, daß das leicht in das Plasma eindringende Glyzerin in der Tat gar keine Abstoßung auf die osmotaktisch reizbaren Bakterien ausübt. Dagegen kann man wohl dann auf den Mangel der osmotaktischen Reizbarkeit schließen, wenn „die Organismen auch in Lösungen von so hohem osmotischen Druck hineingehen, daß sie in denselben sofort plasmolytisch schrumpfen und infolge der Wasserentziehung zur Ruhe kommen“ [1]). Das letztere ist zB. der Fall bei *Bacterium termo* [2]), einer *Spirillum*-Art, *Trepomonas agilis*, *Polytoma uvella* und anderen Flagellaten [3]).

Bei den membranlosen Samenfadenkörpern kann freilich nur die völlige Sistierung der Bewegungstätigkeit (d. h. der Ortsänderung und Cilienschwingung) als das sichere Zeichen der eintretenden Plasmolyse angesehen werden. Mit Hilfe dieser plasmolytischen Methode habe ich zunächst die Permeabilitätsverhältnisse der Samenfadenkörper für die obengenannten Stoffe näher studiert. Diese kann man in folgende drei Gruppen einteilen:

Zur ersten Gruppe gehören Methylalkohol, Äthylalkohol, Äther, Aceton und Urethan, welche alle sehr leicht, ja fast momentan in die Samenfadenkörper eindringen, sodaß die völlige Sistierung der Bewegung niemals eintritt; die Cilienbewegung der Samenfäden dauert selbst in 5 Mol Lösung von Alkohol und Aceton gewöhnlich 1—2 Min. lang an, ja, so lange als sie lebendig bleiben.

Die zweite Gruppe umfaßt diejenigen Stoffe, welche in die Plasmakörper der Samenfäden keineswegs momentan, sondern langsam eindringen. Hierher gehören: Glyzerin, Mannit, Dextrose,

---

nach vorsichtiger Neutralisation mit NaOH nicht mehr abstoßend wirkt. Die Bewegung der Samenfäden wird in keiner Weise durch die Wasserströmung beeinflußt, welche oft an der Mündung der Kapillare entsteht. Die $^1/_2$ Mol oder noch stärkeren Lösungen der anorganischen Salze (KNO_3, NaCl, $MgCl_2$ usw.) wirken freilich sehr stark abstoßend auf die Samenfäden.

1) Rothert, Flora, Bd. 88, p. 409.

2) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 2, p. 626.

3) Rothert, a. a. O., p. 409.

Lävulose, Galaktose, Harnstoff, Acetamid, Benzamid und Cyanguanidin. Sobald die Samenfäden in genügend konzentrierte Lösungen der genannten Stoffe (z. B. $^1/_2$ Mol Glykose) gelangen, stellen sie ihre Beweglichkeit vollständig ein. Sie dringen, nach Maßgabe der Konzentration der Lösungen, eine kurze oder weite Strecke in die Kapillare ein und kommen dort wie erstarrt zur Ruhe. Nach einem kurzen Zeitintervall wird aber zuerst die Cilienschwingung und dann die Körperbewegung bei den still liegenden Samenfäden wieder hergestellt; die Spermatozoiden schwimmen nunmehr in den hoch konzentrierten Kapillarflüssigkeiten sehr lebhaft umher. Die Zeitdauer der völligen Sistierung der Bewegungstätigkeit in verschiedenen Lösungen beträgt durchschnittlich:

Glyzerin	1 Mol . . .	1—$^1/_2$ Min.
Mannit	$^1/_5$ „ . . .	0 „
	$^1/_2$ „ . . .	(—) $^5/_6$ „
	1 „ . . .	1 „
Hexosen	$^1/_4$ „ . . .	0 „
	$^1/_2$ „ . . .	$^1/_2$—$^5/_6$ „
	1 „ . . .	1$^1/_2$—2 „
Harnstoff	$^1/_2$ „ . . .	$^1/_2$ „
	1 „ . . .	1 „
Cyanguanidin	$^1/_2$ „ . . .	1 „

Die hier angeführten Tatsachen weisen darauf hin, daß die genannten Substanzen langsamer in den Plasmakörper der Samenfäden hineingelangen, sodaß die letzteren zeitweilig vollständig plasmolysiert werden.

In den Versuchen mit den konzentrierten Lösungen der zur dritten Gruppe gehörenden Substanzen, nämlich Saccharose, Maltose, Raffinose, Glykokoll, Alanin und Asparagin, konnte ich niemals einen solchen Rückgang der Plasmolyse wahrnehmen. Die Spermatozoiden stellen ihre Beweglichkeit für immer ein, nachdem sie eine gewisse Strecke in die mit diesen Lösungen gefüllte Kapillare eingedrungen sind. Daraus muß man schließen, daß die Plasmahaut des Samenfadenkörpers für die genannten Substanzen äußerst schwer oder gar nicht permeabel ist.

Nach einigen vorliegenden Angaben scheinen auch den Farnsamenfäden ähnliche Permeabilitätsverhältnisse zuzukommen. Nach Buller[1]) dringt Alkohol sehr schnell und Glyzerin etwas langsamer

1) Buller, Annals of Botany, Vol. 14, p. 574.

in den Plasmakörper der Farnsamenfäden ein, während Rohrzucker ebenso wie anorganische Salze eine dauernde Plasmolyse bewirken.

Die hier eruierten Permeabilitätsverhältnisse der Samenfadenkörper für verschiedene organische Verbindungen passen nicht ganz gut zu der bekannten Overtonschen Theorie[1]). Ich habe namentlich festgestellt, daß die Hexosen und der Mannit, die aber nicht lipoidlöslich sind, in gleichem Grade wie Harnstoff, Glyzerin usw. in den Plasmakörper der Samenfäden hineindiffundieren.

Nach dieser Abschweifung kehre ich zum eigentlichen Thema zurück. Es ist nun ohne weiteres verständlich, daß die in den Plasmakörper momentan eindringenden Stoffe, also Alkohole, Äther und Aceton, gar keine Repulsivwirkung ausüben. Aber bei den untersuchten Biosen, Triosen und Aminosäuren, für welche die Plasmahaut des Samenfadenkörpers so gut wie gänzlich impermeabel ist, darf man freilich nicht mehr das Ausbleiben der osmotaktischen Reizbedingung annehmen. Dasselbe muß einigermaßen auch für die zu der oben erwähnten zweiten Gruppe gehörenden Stoffe gelten, weil die Spermatozoiden in deren Lösungen immer noch plasmolysiert werden. Deshalb kann man das unbehinderte Einschwärmen der Isoetes-Samenfäden in alle diese konzentrierten Lösungen nur durch die Annahme erklären, daß diesen Spermatozoiden die osmotaktische Reizbarkeit sehr wahrscheinlich nicht zukommt. Übrigens scheint die osmotaktische Empfindlichkeit der Samenfäden je nach den Pflanzengruppen in verschiedenem Grade ausgebildet zu sein; nach Pfeffer[2]) werden die Farnsamenfäden schon durch eine 12%-Lösung des Rohrzuckers abgestoßen, während die Laubmoosspermatozoiden in eine 15%-Lösung ohne weiteres eindringen können. Für die ins Archegonium eindringenden Samenfäden scheint das Fehlen der negativen Osmotaxis nicht unzweckmäßig zu sein.

VIII. Die Repulsivwirkung der Anionen einiger organischer Säuren.

Wir haben im vorigen Kapitel die Wirkungen der neutralen Alkalisalze der organischen Säuren absichtlich beiseite gelassen. Es ist hier am Platze, darauf näher einzugehen. Wie schon gesagt, treten mit zunehmender Konzentration des neutralen äpfelsauren Salzes die Attraktion und Repulsion in Konflikt.

1) E. Overton, Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle. Vierteljahrsschrift d. naturf. Gesellsch. in Zürich, Bd. 44 (1899), p. 106.

2) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 432.

Die repulsive Wirkung läßt sich schon bei einer $^1/_{20}$ Mol Lösung von Natriummalat gut bemerken und ist bei $^1/_{10}$ Mol Gehalt der Kapillarflüssigkeit so ansehnlich, daß die Samenfäden bis auf einige wenige Individuen nicht mehr in diese eindringen. Pfeffer[1]) hat auch bei den Farnsamenfäden die Beobachtung gemacht, daß eine 10 %-Lösung von Natriummalat augenscheinlich stärker abstoßend wirkte als eine 15 %-Salpeterlösung (mit Zusatz von 0,5 % Natriummalat), obschon der osmotische Druck der letzteren bedeutend größer als der der ersteren ist. Es liegt also der Gedanke nahe, daß die Repulsion auf die spezifische chemotaktische Reizwirkung der Äpfelsäuresalze zurückzuführen ist. Um die Richtigkeit dieser Annahme näher zu prüfen, wurde folgende Versuchsreihe angestellt, wobei die neutralen Salze mehrerer anderer organischer Säuren auch in Betracht gezogen wurden. Die Ermittlung der kritischen, repulsiv wirkenden Konzentrationen wurde in schon mehrfach angegebener Weise ausgeführt.

Tabelle XI.

Stoff	Isosmotisch. Koeffizient	Die Kapillarflüssigkeit enthält neben $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat Mol								
		$^2/_{10}$	$^{1,5}/_{10}$	$^{1,25}/_{10}$	$^1/_{10}$	$^{0,75}/_{10}$	$^{0,5}/_{10}$	$^{0,2}/_{10}$	$^{0,1}/_{10}$	$^{0,05}/_{10}$
Ameisensaures Natrium .	3	R(A)	RA	(R)A	A					
Essigsaures Kalium. . . .	3		R	RA	(R)A	A				
Essigsaures Natrium . . .	3	R	RA	(R)A	A					
Buttersaures Natrium . .	3	R(A)	RA	(R)A	A					
Milchsaures Natrium . . .	3	R(A)	RA	(R)A	A					
Oxalsaures Kalium	4							R	RA	(R)A
Oxalsaures Ammonium . .	4							R	RA	(R)A
Bernsteinsaures Kalium .	4					R	RA	(R)A	A	
Bernsteinsaures Natrium .	4				R	RA	(R)A	A		
Äpfelsaures Kalium . . .	4					R	RA	(R)A	A	
Äpfelsaures Natrium . . .	4				R	RA	(R)A	A		
Weinsaures Kalium . . .	4						R	RA	(R)A	A
Weinsaures Natrium . . .	4					R	RA	(R)A	A	
Zitronensaures Natrium .	5						R	RA	(R)A	A
Malonsaures Natrium. . .	4					R	RA	(R)A	A	
Fumarsaures Kalium . . .	4					R	RA	(R)A	A	
Maleinsaures Kalium . . .	4							R	RA	(R)A
Oxaminsaures Kalium . .	4							R	RA	(R)A
Asparaginsaures Natrium .	4						R	RA	(R)A	A
Salizylsaures Natrium . .	3	R(A)	RA	(R)A	A					
Hippursaures Natrium . .	3	R(A)	RA	(R)A	A					

1) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst., Bd. 1, p. 386.

Hieraus ersieht man zunächst, daß die kritischen Konzentrationen für die Alkalisalze der monobasischen Säuren mit denen für die Alkalichloride zusammenfallen, was wenigstens darauf hinweist, daß die Anionen keinen namhaften Einfluß ausüben. Die sämtlichen untersuchten neutralen Salze der di- und tribasischen Säuren bewirken hingegen schon in viel niedrigeren Konzentrationen eine ansehnliche Repulsion der Samenfäden. Die wirksamsten unter ihnen sind besonders die Oxalsäuresalze, und daran schließen sich in der Reihenfolge die Salze der Maleinsäure, Weinsäure, Zitronensäure, Asparaginsäure und der übrigen zweibasischen Säuren, einschließlich Äpfelsäure. Es bedarf also keiner weiteren Begründung, daß die Repulsivwirkung der erwähnten Salze hauptsächlich von den Anionen (Säure-Ionen) ausgeht[1]). Es wurde schon hervorgehoben, daß die mit Äpfelsäure nahe verwandten dibasischen Säuren, d. h. Bernsteinsäure, Fumarsäure und Weinsäure, an sich selbst auf die Samenfäden anziehend wirken. Deshalb kann man bei den Versuchen mit den Neutralsalzen dieser Säuren auch wohl den Zusatz der Äpfelsäure zu der Kapillarflüssigkeiten unterlassen.

Die von mir untersuchten organischen Säuren lassen sich also nach den chemotaktischen Wirkungen der Anionen auf die Samenfäden in die folgenden drei Gruppen bringen.

I. Weder anlockend noch abstoßend wirken: die monobasischen Säuren aus der Fett- und aromatischen Reihe.

II. Nur abstoßend wirken: Oxalsäure, Oxaminsäure, Maleinsäure, Asparaginsäure und Zitronensäure.

III. Anlockend und zugleich, in höheren Konzentrationen, abstoßend wirken: Äpfelsäure, Bernsteinsäure, Fumarsäure und Weinsäure.

Aus dem Gesagten ist ersichtlich, daß die Reizreaktion der Samenfäden gegen die Anionen der Äpfelsäure und der verwandten Säuren in bestimmten Konzentrationen aus einer positiven in eine negative umschlägt. Oder mit anderen Worten, es gibt für jedes Säure-Anion eine optimale Konzentration in bezug auf die positive chemotaktische Reaktion der Samenfäden. Für die Anionen der Oxalsäure, Zitronensäure usw. kann diese optimale

1) Indes wirken die Kaliumsalze etwas stärker als die Natriumsalze, wie wir schon oben bei den anorganischen Salzen bemerkt haben.

Konzentration gleich Null sein, da sie in jeder Konzentration oberhalb der Reizschwelle immer nur abstoßend wirken.

Es frägt sich nun, in welcher Weise sich das Verhältnis zwischen Reiz- und Reaktionsgröße bei der negativ chemotaktischen Reizwirkung der Säure-Anionen gestaltet.

Tabelle XII.

	Die Kapillarflüssigkeit enthält neben $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat Mol	Die Außenflüssigkeit besitzt				
		$^1/_4$	$^1/_{10}$	$^1/_{20}$	$^1/_{30}$	$^1/_{40}$ fache
		Konzentration und enthält Mol				
Kaliumoxalat . . .	$^1/_{50}$	$^1/_{200}$	—	$^1/_{1000}$	—	—
Kaliumsuccinat . .	$^1/_{50}$	—	$^1/_{500}$	$^1/_{1000}$	—	—
Kaliumtartrat . .	$^1/_{10}$	—	—	$^1/_{200}$	$^1/_{300}$	$^1/_{400}$
Kaliumcitrat . . .	$^1/_{50}$	—	—	$^1/_{1000}$	—	—

In allen diesen Versuchen spielten sich die Repulsionserscheinungen in ganz derselben Weise ab, als ob das Außenmedium reines Wasser gewesen wäre. Die negativ chemotaktische Sensibilität der Samenfäden wird hierbei sehr wenig durch den schon wirksamen gleichartigen Reiz in Anspruch genommen. Die nähere Präzisierung der Unterschiedsschwelle mußte hier leider unterbleiben, weil bei Anwendung der konzentrierteren Außenflüssigkeiten das Leben der Samenfäden erheblich geschädigt wird.

Es sei mir erlaubt, die Veränderung der Samenfadenkörper in Salzlösungen mit einigen Worten zu besprechen. In einer $^1/_{1000}$ Mol oder noch mehr Natriummalat enthaltenden Kapillarflüssigkeit erleiden die Körper der Samenfäden oft schon nach einigen Minuten eine eigenartige Deformation. Sie verlieren zunächst ihren charakteristischen Glanz und quellen schließlich zu kugeligen oder unregelmäßig gestalteten, substanzarmen Blasen auf. Aber die Cilien werden dabei nicht in gleicher Weise affiziert, und ihre Schwingung hält bei stark aufgequollenen Samenfäden noch etwas länger an. Eine ähnliche Deformation der Samenfadenkörper trat auch noch in allen untersuchten Salzlösungen, welche die einwertigen Kationen, d. h. K, Na, NH_4 und Li, enthielten, ausnahmslos ein. Dagegen übten die zwei- und mehrwertigen Kationen keine solche aufquellende Wirkung auf die Samenfadenkörper aus,

und in den Lösungen mit diesen Ionen behielten die Samenfäden sehr lange ihre Körperform, bis sie schließlich in Körnchen zerfielen. Es würde zu weit führen, auf die Ursache dieser eigenartigen Ionenwirkungen näher einzugehen. Unverkennbar ist aber eine gewisse Ähnlichkeit dieser Erscheinung mit der bekannten Loebschen Beobachtung über die Giftwirkung der einwertigen Kationen auf die Fundulus-Eier[1]). Es sei noch daran erinnert, daß die Samenfäden in einer $^1/_{1000}$ Mol Natriummalatlösung, welcher noch $^1/_{1000}$ Mol $NiSO_4$, $FeSO_4$ oder $CoCl_2$ beigegeben war, etwa doppelt so lang beweglich blieben, als in derselben Lösung ohne solchen Zusatz.

IX. Über die Wirkung der Narcotica auf die Chemotaxis der Samenfäden.

Eine methodische Untersuchung über die Wirkung der Narcotica, insbesondere des Äthers und Chloroforms, auf die Reizbewegung einiger Mikroorganismen wurde erst neuerdings von Rothert[2]) angestellt. Dieser Autor ging von dem Gedanken aus, daß sich das Empfindungsvermögen für verschiedene äußere Reize durch Narcotica eher sistieren lassen werde, als andere Lebensfunktionen, zumal die Bewegung. Bei gewissen Versuchsobjekten fand Rothert diese Vermutung bestätigt, aber nicht bei anderen. So konnte er bei *Bacterium termo*, *Spirillum*-Arten, *Bacillus Solmsii* und *Amylobacter* (Chemotaxis, Aerotaxis und Osmotaxis) und ferner bei *Gonium* und *Pandorina* (Phototaxis) durch Äther und Chloroform vollständige Anästhese erzielen. Dagegen konnte er bei *Trepomonas*, *Saprolegnia*-Schwärmern und *Chlamydomonas* nicht entscheiden, ob dabei die Empfindlichkeit aufgehoben wird oder nicht, weil bei diesen Mikroorganismen durch die Narcotica vorher die Bewegungstätigkeit und somit das Mittel zur Ausführung der Reaktion verloren geht. Es dürfte sich deshalb der Mühe lohnen, die Wirkung der narkotischen Mittel auf die chemotaktische Reizbewegung der Samenfäden einem näheren Studium zu unterziehen.

---

1) J. Loeb, Pflügers Archiv f. ges. Physiologie, Bd. 88 (1901), p. 68. Neuerdings hat R. S. Lilie (The relation of ions to ciliary movement. Americ. Journ. Physiol. Vol. X, p. 419) nachgewiesen, daß die einwertigen Kationen auf die Flimmern von *Arenicola* verflüssigend, und ferner, daß die zweiwertigen Kationen dabei entgiftend wirken.

2) W. Rothert, Über die Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIX (1903), p. 1.

Die Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt: Die Lösungen der Narcotica wurden als das Außenmedium benutzt, in welches die Samenfäden aus den Mikroprothallien herausschwärmen mußten. Als das Kriterium für die eingetretene Anästhese galt dann der vollkommene Indifferentismus der Samenfäden gegen die zugeschobene Kapillare, welche eine $^1/_{100}$ oder $^1/_{1000}$ Mol Lösung von äpfelsaurem Natron enthielt. Die Dosierung des Äthers und Chloroforms geschah nach Rothert[1]) durch das Verdünnen der gesättigten wässerigen Lösungen beider Substanzen (AW resp. CW). Alle benutzten narkotischen Substanzen wirkten, wie die Versuche lehrten, auf die Samenfäden weder anlockend noch abstoßend.

Versuch 1. Äther (Kapillarflüssigkeit: $^1/_{100}$ Mol Natriummalat).

5 % AW.	Beweglichkeit normal. Promptes Einschwärmen in die Kapillare.
10 % AW.	Normal beweglich. Präzise Reaktion.
20 % AW.	Bewegung etwas verlangsamt. Reaktion fast nicht bemerklich. Das Deckglas 2 Min. lang gelüftet und wieder aufgelegt: reichliches Einschwärmen in die Kapillare.
25 % AW.	Bewegung sehr langsam. Reaktion nicht bemerklich.
30 % AW.	Ortsbewegung völlig aufgehoben.

Versuch 2. Chloroform (Kapillarflüssigkeit: $^1/_{1000}$ Mol Natriummalat).

5 % CW.	Bewegung etwas verlangsamt. Zahlreiche Samenfäden gehen am Kapillarmund ganz indifferent vorbei.
10 % CW.	Nicht mehr beweglich.

Versuch 3. Chloralhydrat (ebenso).

$^1/_{100}$ Mol.	Beweglichkeit normal. Reaktion deutlich vorhanden.
$^1/_{20}$ Mol.	Gut beweglich. Gar keine Reaktion bemerkbar; die Samenfäden schießen ziellos umher.

Versuch 4. Benzamid (ebenso).

$^1/_{20}$ Mol.	Normal beweglich. Deutliche Reaktion.
$^1/_{10}$ Mol.	Gut beweglich. Keine Reaktion bemerkbar.

1) Rothert, a. a. O., p. 8.

Versuch 5. Urethan (ebenso).

$^1/_{100}$ Mol.	Deutliche Reaktion.
$^1/_{20}$ Mol.	Beweglichkeit normal. Reaktion etwas abgeschwächt.
$^1/_{10}$ Mol.	Ebenso. Jedoch mehrere Individuen in die Kapillare gelockt.

Versuch 6. Methylakohol (ebenso).

1 Mol.	Gut beweglich. Reaktion deutlich.
2 Mol.	Bewegung verlangsamt. Reaktion noch bemerklich.

Versuch 7. Äthylalkohol (ebenso).

$^1/_{10}$ Mol.	Beweglichkeit normal. Reaktion deutlich.
$^1/_2$ Mol.	Gut beweglich. Reaktion vorhanden.
1 Mol.	Bewegung stark gehemmt. Reaktion noch wahrnehmbar.

Hieraus ersieht man, daß vollständige Anästhese der Samenfäden in der Tat durch 20% AW, 5% CW, $^1/_{20}$ Mol Chloralhydrat und $^1/_{10}$ Mol Benzamid erzielt wird, während unter der Einwirkung des Urethans und der Alkohole die Samenfäden ihre Sensibilität für Äpfelsäure bewahren, so lange sie noch beweglich bleiben. Rothert hat schon nachgewiesen, daß die Empfänglichkeit verschiedener Organismen für die Anästhese spezifisch ungleich ist. In dieser Hinsicht gehören die *Isoetes*-Samenfäden zu den empfindlichsten Lebewesen, die bis jetzt bekannt sind, weil sie schon durch 5% CW durchweg anästhesiert werden, wie es bei *Termo* III von Rothert der Fall ist[1]).

Man darf indes nicht außer acht lassen, daß, was man hier unter Anästhese versteht, doch immer nichts anderes ist, als die Sistierung der Reizreaktion bei den normal beweglichen Organismen. Wir wissen ja noch gar nicht, ob und wie der unmittelbare Perzeptionsakt oder die inneren, Reiz und Reaktion verkettenden Vorgänge durch Narcotica affiziert werden. Es sei nur daran erinnert, daß unter der Einwirkung der narkotischen Mittel z. B. Chemotaxis und Phototaxis, welche doch auf voneinander ganz verschiedenen Perzeptionsvorgängen beruhen, in gleicher Weise aufgehoben werden können.

1) Rothert, a. a. O., p. 55. Auch im Verhältnis der gleichwertigen Konzentration von Äther und Chloroform stehen die Samenfäden dem genannten Spaltpilze sehr nahe, wo 15% AW und 5% CW gleich stark anästhesierend wirkten.

Ich habe weiterhin gefunden, daß der Gehalt des Außenmediums an einer bestimmten Menge von Elektrolyten die Änderung der chemotaktischen Reizstimmung der Samenfäden, d. h. die Verschiebung der Reizschwelle der Äpfelsäure, verursacht.

Wird eine Elektrolytlösung, z. B. $^1/_{100}$ Mol KNO_3, als die Aufenthaltsflüssigkeit der Samenfäden benutzt, so können die letzteren nicht mehr auf die zugeschobene Kapillare reagieren, welche mit der $^1/_{20000}$—$^1/_{10000}$ Mol Natriummalatlösung gefüllt ist; die Reizschwelle wird dabei erst durch eine $^1/_{2000}$ Mol-Lösung erzielt. Dasselbe Resultat ergaben auch die Versuche mit einer der folgenden Lösungen als Außenmedium[1]):

$^1/_{100}$ Mol. KCl, $NaCl$, $MgSO_4$, NH_4NO_3, $NaCH_3COO$.
$^1/_{200}$ Mol. K_2SO_4.
$^1/_{1000}$ Mol. HCl.
$^1/_{2000}$ Mol. H_2SO_4.

Hingegen konnten die Nichtleiter in keinem Falle eine derartige Verschiebung der Reizschwelle bewirken.

Fernere Untersuchungen müssen uns lehren, ob vielleicht noch andere äußere Einflüsse gleichfalls die chemotaktische Empfindlichkeit der Samenfäden herabdrücken. Wenigstens hat Voegler[2]) beobachtet, daß bei den Farnsamenfäden (*Dicksonia*) schon durch einen 25 Min. langen Aufenthalt in Leitungswasser die Reizschwelle bis zur 0,1 % Äpfelsäure vorgerückt wurde.

X. Theoretisches und Rückblick.

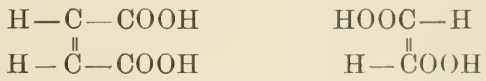
Die vorliegenden Untersuchungen haben zunächst klargestellt, daß die Apfelsäure auf die Samenfäden von *Isoetes* eine eminente topochemotaktische Reizwirkung ausübt, sodaß man sie mit vollem Recht als das spezifische Reizmittel für diese Samenfäden bezeichnen kann. Doch steht Äpfelsäure in der chemotaktischen Wirkung nicht einzig da. Die *Isoetes*-Samenfäden reagieren ebenfalls auf Bernsteinsäure, Fumarsäure und d-

1) Die Versuche fielen auch dann ganz gleich aus, wenn die Kapillarflüssigkeit außer Natriummalat noch ebensoviel vom Elektrolyt enthielt wie das Außenmedium.

2) Vögler, Botan. Zeitung 1891, p. 662. Dort ist ferner mitgeteilt, daß es für die Empfindlichkeit der Samenfäden ein Temperaturoptimum (zwischen 15° C. und 28° C.) gibt (a. a. O., p. 673).

Weinsäure[1]) in typisch topotaktischer Weise, wenn auch deren anlockende Wirkung, nach dem Schwellenwert bemessen, 100 bis 200mal kleiner als die der Äpfelsäure ist. Weiterhin wurde des näheren dargetan, daß durch den schon wirksamen Reiz der Äpfelsäure die Empfindlichkeit der Samenfäden für diese dem Weberschen Gesetz gemäß abgestumpft wird, ferner, daß eine homogene Lösung der Bernsteinsäure, Fumarsäure oder Weinsäure die Sensibilität der darin befindlichen Samenfäden für jede derselben und auch für Äpfelsäure in bestimmtem Verhältnis herabsetzt. Daraus folgt mit großer Wahrscheinlichkeit, daß den chemotaktischen Wirkungen der genannten, miteinander chemisch nahe verwandten Körper ein und derselbe Perzeptionsvorgang zugrunde liegt.

Die hier angeführten Befunde scheinen eine gewisse Einsicht in den Vorgang der spezialisierten chemotaktischen Reizperzeption der Samenfäden erschließen zu lassen. Den Ausgangspunkt unserer theoretischen Betrachtung bildet das Verhalten der Samenfäden gegen die beiden stereoisomeren Körper, Fumarsäure und Maleinsäure. Man schreibt für diese Stoffe folgende Konstitutionsformel:



Maleinsäure Fumarsäure

Die Samenfäden von *Isoetes* reagieren auf Fumarsäure, wie schon gesagt, deutlich topochemotaktisch, während sie durch Maleinsäure kaum merklich angelockt werden. Merkwürdigerweise ist das Verhalten der Farnsamenfäden ein ganz entgegengesetztes; sie sind zwar durch Maleinsäure, nicht aber durch Fumarsäure chemotaktisch reizbar. Schon daraus geht hervor, daß die sterische Konfiguration des Reizstoffmoleküls nicht ohne Bedeutung für dessen chemotaktische Wirkung bleibt. Von diesem Gesichtspunkte aus wollen wir nun die molekulare Struktur der übrigen anlockend wirkenden Stoffe näher betrachten.

Die Konfiguration des Äpfelsäure-Moleküls ist, nach Wislicenus, in „der bevorzugten Lage“ gleich wie die der Fumarsäure, bei welcher beide Karboxylgruppen einander gegenüberstehen[2]). Dasselbe trifft

1) Alle als neutrale Salze.

2) Die Crassulaceen-Äpfelsäure besitzt nach Walden (Ber. d. d. chem. Gesellsch. Bd. 32 [1899], p. 2721) eine Konfiguration, die kaum von der der gewöhnlichen linksdrehenden Äpfelsäure abweicht.

auch sehr wahrscheinlich bei der d-Weinsäure zu, weil Fumarsäure, nicht aber Maleinsäure, bei der Oxydation Traubensäure liefert. Ferner haben wir wohl Grund, anzunehmen, daß auch Bernsteinsäure bezüglich der räumlichen Anordnung beider Karboxylgruppen wohl mit Fumarsäure zu vergleichen ist[1]). Wir haben also gesehen, daß alle anlockend wirkenden Stoffe, d. h. Äpfel-, Fumar-, Bernstein- und Weinsäure einander ähnlich sind, nicht bloß im Aufbau, sondern auch in der sterischen Konfiguration der Moleküle.

Das hier eruierte Verhältnis erinnert uns unwillkürlich an die von Emil Fischer gegebene Erklärung für die Spezifizität der Enzymwirkung. Gestützt auf das Verhalten gewisser Enzyme gegen die künstlichen stereoisomeren Glykoside hat dieser Chemiker zuerst den berühmten Satz ausgesprochen: Wenn irgend ein Enzym auf eine Substanz[2]) spezifisch zerlegend wirkt, so muß sich in der letzteren eine bestimmte sterische Atomgruppierung vorfinden, welche dem betreffenden Enzym nach Art des Schlosses und Schlüssels paßt und ihm damit den Angelpunkt seines Eingreifens verschafft. Im Anschluß hieran können wir uns auch das Wesen des perzeptorischen Apparates im Samenfadenkörper so vorstellen, daß er eine bestimmte chemische Struktur, eine „Rezeptorgruppe“, enthalte, welche mit ihrem sterischen Aufbau der Äpfelsäure gut paßt und diese bei sich festhalten kann. So an das reizbare Substrat geheftet tritt die Äpfelsäure in die Wechselwirkung ein, die auf seiten der Samenfäden den ersten Perzeptionsvorgang einleitet[3]). Es ist dann leicht verständlich, daß auch die mit Äpfelsäure nahe verwandten und zudem ähnlich konfigurierten Körper einen analogen Auslösungsvorgang bei den Samenfäden hervorrufen können[4]). Daß hingegen Maleinsäure, Malonsäure und

---

1) Nach Vaubel (Journ. f. prakt. Chem., Bd. 59 [1899], p. 30) lassen sich die Löslichkeitsverhältnisse der Bernsteinsäure am besten durch die Annahme dieser Konfiguration erklären.

2) oder eine Gruppe von Substanzen.

3) Die Antitoxinbildung im Tierkörper wird auch wahrscheinlich durch die Reizwirkung des Toxins ausgelöst, welches durch seine sogenannte haptophore Gruppe (Ehrlich) an das lebendige Substrat gehängt wird.

4) Diese Anschauung ist wohl mit der Äußerung Pfeffers (Pflanzenphysiologie Bd. 2, p. 807) zu vereinbaren, „daß die Ausbildung einer auf einen bestimmten Stoff bezw. Zweck berechneten, chemotaktisch reizbaren physiologischen Struktur es unvermeidlich mit sich bringt, daß auch eine Reihe von anderen Stoffen in eine Wechselwirkung treten,

Asparaginsäure der anlockenden Wirkung entbehren, kann man wohl dadurch erklären, daß ihre Moleküle, wegen der abweichenden Struktur, nicht mehr imstande sind, im besagten Sinne den Perzeptionsapparat der Samenfäden zu affizieren.

Ob die Samenfäden der Farne auch durch andere organische Säuren als Äpfelsäure und Maleinsäure topochemotaktisch gereizt werden, muß erst noch näher untersucht werden[1]). Nach Garrey[2]) wirken Essigsäure, Buttersäure und Milchsäure schon in einer Konzentration von $^1/_{5000}$ Mol positiv chemotaktisch auf das Infusor *Chilomonas*. Die Myxoamöben von *Chondrioderma* und *Aethalium* werden, wie Stange[3]) nachwies, durch mehrere mono- und dibasische Säuren angelockt. In diesen Fällen ist aber die Reizwirkung der organischen Säuren weniger spezifisch als bei den Samenfäden.

Es ist immerhin beachtenswert, daß das spezifische Reizmittel für die Samenfäden innerhalb eines bestimmten Verwandtschaftskreises immer dasselbe ist. So reagieren die Samenfäden aller untersuchten leptosporangiaten Farnen und auch jene von *Selaginella* auf Äpfelsäure und die der Laubmoose auf Rohrzucker. Dagegen sind schon die Spermatozoiden der Wasserfarne (*Marsilia*)[4]) und der Torfmoose[5]) durch Äpfelsäure resp. Rohrzucker nicht reizbar. Die systematische Stellung der Isoeteen bleibt immer noch fraglich, obwohl sie in den meisten Lehrbüchern als heterospore Formen in das Lycopodiinen-System gestellt sind. Die Äpfelsäure wurde nun auch bei den Isoeteen als das spezifische Reizmittel für die Samenfäden erkannt. Es ist doch kaum zu übersehen, daß die *Isoetes*-

---

die eine chemotaktische Reaktion im Gefolge hat". Es ist aber kaum einzusehen, wie eine solche Korrelation der Reizwirkung auch zwischen Äpfelsäure und zB. Rubidiumchlorid bestehen kann, wie Buller (Ann. of Botany, Vol. 14, p. 572) meinte.

1) Pfeffer hat seinerzeit mit Stoffgemischen gearbeitet, eine Methode, welche, wie er selbst zugibt, nicht ganz einwandfrei ist. Bei den Angaben Bullers (a. a. O.) über die Reizwirkung einiger organischer Säuren auf die Farnsamenfäden vermissen wir leider den sicheren Beweis, daß es sich wirklich um eine topochemotaktische Reaktion handelt.

2) Garrey, The Effects of ions upon the aggregation of flagellated infusoria. Americ. Journ. Physiol. Bd. 3, p. 312.

3) Stange, Über chemotaktische Reizbewegungen. Botan. Zeitung 1890, p. 156.

4) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, p. 423.

5) Daselbst Bd. 2, p. 655.

und Farnsamenfäden auf die beiden stereoisomeren Säuren, Malein- und Fumarsäure, in entgegengesetztem Sinne reagieren. Es wäre von Interesse, zu erfahren, wie sich die Samenfäden von *Selaginella* in dieser Beziehung verhalten.

Es wurde bereits gezeigt, daß das für die Samenfäden positiv chemotaktisch wirksame Agens eigentlich das Anion der Äpfelsäure[1]) ist. Die freie Äpfelsäure wirkt in niedrigen Konzentrationen anziehend, aber in etwas höheren abstoßend auf die Samenfäden. Die vergleichenden Versuche mit mehreren anorganischen und organischen Säuren haben gezeigt, daß die repulsive Wirkung der freien Säuren überhaupt den H-Ionen zufällt. Von der Lösung der freien Äpfelsäure gehen also zwei verschiedene Reizungen aus, und schon in einer verhältnismäßig schwachen Konzentration ($^1/_{500}$ Mol) wird die anziehende Wirkung der Malat-Ionen von der abstoßenden der H-Ionen überwunden; den Grund dafür habe ich schon näher erörtert. Das OH-Ion wirkt auch negativ chemotaktisch auf die Samenfäden; seine Wirksamkeit ist aber nur etwa halb so groß, als die des H-Ion. Die Reizbarkeit durch die H- und OH-Ionen scheint indes eine ziemlich allgemeine Eigenschaft der frei beweglichen Mikroorganismen zu sein. Wir können daher bei den Versuchen mit einer H- oder OH-Ionen enthaltenden Salzlösung nicht immer eine einheitliche Reizwirkung erzielen. So haben wir es zB. bei den Versuchen Stanges[2]) über die Chemotaxis der *Saprolegnia*-Zoosporen gegen Phosphorsäure und deren Salze sehr wahrscheinlich mit einer Resultante der z. T. in entgegengesetztem Sinne wirkenden Reizungen von Phosphat-, H- und OH-Ionen zu tun.

Die verschiedenen Metallsalze wirken mehr oder minder stark abstoßend auf die Samenfäden von *Isoetes*. Sehr wirksam sind die Schwermetall-Ionen, insbesondere Ag, Hg und Cu. Die Alkali- und Erdalkalimetalle entfalten erst in höheren Konzentrationen ihre negativ chemotaktische Wirkung[3]). Unter den Anionen wirkt

---

1) und ferner der Bernstein-, Fumar- und Weinsäure.

2) Stange, a. a. O., p. 126.

3) Die Beobachtung Garreys (l. c., p. 302) hat auch gezeigt, daß die Alkali- und Erdalkalimetalle auf das Infusor *Chilomonas* eine negativ chemotaktische Wirkung ausüben.

NO_2 am stärksten abstoßend, und daran schließen sich ClO_3, I, Br usw. Auch die Anionen F, CN und H_2AsO_4 scheinen in gleichem Sinne zu wirken. Die Untersuchungen Garreys und Jennings über die Chemotaxis der Infusorien zeigen, daß die Repulsion durch anorganische Salze auch hier ganz und gar auf die chemotaktische Wirkung der Ionen zurückzuführen ist. Der Wirkungsgrad der einzelnen Ionen ist freilich nicht derselbe wie in unserem Falle.

Hingegen können die Nichtelektrolyte selbst in hochkonzentrierten Lösungen die Samenfäden niemals zum Fliehen reizen. Disaccharide und Aminosäuren, für welche die Plasmahaut der Samenfädenkörper fast impermeabel ist, bilden auch keine Ausnahme davon. Darum kann hier von einem Wegfall der osmotischen Reizbedingung gar nicht die Rede sein, und man muß eher darauf schließen, daß die Samenfäden von *Isoetes* jener Reizbarkeit durch die osmotische Leistung der Lösungen gänzlich entbehren. Ebensowenig sind die Samenfäden mit einer allgemeinen Reaktionsfähigkeit ausgestattet, die sie vor allen giftig wirkenden Medien zurückweichen läßt.

Die Anionen aller untersuchten di- und tribasischen organischen Säuren, inkl. Äpfelsäure, veranlassen in bestimmten Konzentrationen die Repulsion der Samenfäden, welche besonders bei den nicht anlockend wirkenden Säuren (Oxalsäure, Maleinsäure, Zitronensäure usw.) stark hervortritt. Die Perzeption dieses negativ chemotaktischen Reizes der Säure-Ionen seitens der Samenfäden beruht aber sehr wahrscheinlich auf viel einfacheren Vorgängen als bei der positiven Chemotaxis gegen die Äpfelsäure. Denn erstens ist die in Frage kommende Reizwirkung nicht so sehr von der Gleichartigkeit der Molekularstruktur der Reizmittel abhängig, und zweitens wird die Sensibilität für die repulsive Reizung, im Gegensatz zu der anziehenden, nur wenig durch den bereits wirkenden gleichartigen Reiz abgestumpft.

Zum Schluß wollen wir die Art und Weise der chemotaktischen Reaktionen der Samenfäden mit einigen Worten besprechen. Wie schon näher dargetan wurde, ist die positive Chemotaxis der Samenfäden gegen die Äpfelsäure und die ihr nahe verwandten Säuren von typisch topotaktischer Natur; die Reaktion der Samenfäden besteht immer in einer Wendung der Körperachse und einer Ablenkung der Bewegungsrichtung nach der Reizquelle. Den Reizanlaß bildet hierbei wahrscheinlich die ungleiche Verteilung des hinzudiffundierenden Reizstoffes an beiden opponierten Flanken des Samenfadenkörpers. Man könnte dabei Bedenken erheben, daß vielleicht bei den sich vorwärtsbewegenden Samenfäden durch die Rotation um die Körperachse jeder einseitige Angriff des Reizstoffes ausgeschlossen sei. Dazu ist aber zu bemerken, daß die chemotaktische Reizung bei einer genügend kurzen Reaktionszeit (bezw. Präsentationszeit) trotz der Eigendrehung der Samenfadenkörper noch immer in besagter Weise eintreten kann, ähnlich wie die geotropische Krümmung der Achsenorgane durch eine zu langsame Drehung auf dem Klinostat nicht ganz verhindert wird[1]). Übrigens wissen wir noch nicht, ob die Perzeptionsapparate des chemotaktischen Reizes auf den ganzen Körper der Samenfäden oder nur auf lokalisierte Stellen desselben verteilt sind.

Meine bereits in Kap. II dargestellten Beobachtungen sprechen dafür, daß bei den *Isoetes*-Samenfäden eine phobotaktische Reaktionsfähigkeit neben einer typisch topotaktischen ausgebildet ist, so daß sie die einmal erreichte Äpfelsäurelösung nicht wieder verlassen können. Der wesentlichste Zug der phobotaktischen Reaktion besteht darin, daß die im bestimmten Medium befindlichen Organismen beim Übergang in die niedrigere (bezw. höhere) Konzentration immer zum Zurückweichen veranlaßt werden[2]). Dazu kommt noch die Tatsache, daß das Zurückschwimmen dabei oft mit keiner Umwendung der Körperachse geschieht[3]). Aber bei den Infusorien wird es stets von einer gewissen Ablenkung der früheren Bewegungsrichtung begleitet, und hat endlich bei *Euglena* die Übergangsreizung immer nur eine Richtungsänderung zur Folge[4]).

---

1) F. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 32 (1898), p. 189.

2) Rothert, Flora, Bd. 88, p. 392 ff.; Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2, p. 754.

3) Bei bipolar begeißelten Bakterien ist nichts anderes zu erwarten.

4) Jennings, Americ. Journ. Physiol., Vol. 3, p. 232, 235.

Auch bei der phobotaktischen Reaktion der Samenfäden ist das Rückwärtsschwimmen (mit dem Hinterende voran) nur transitorisch oder überhaupt nicht bemerklich, und bald darauf tritt die Umwendung der Körperachse und somit die Veränderung der Bewegungsrichtung ein.

Diese positive phobotaktische Reaktion wird bei der Steigerung der Äpfelsäure-(Anion)Konzentration schließlich in eine negative verwandelt, und die Repulsion wird nunmehr beim Übergang in die konzentriertere Lösung veranlaßt. Die schon erwähnte negative Chemotaxis der *Isoetes*-Samenfäden gegen verschiedene organische Säure-Anionen scheint ebenfalls phobotaktischer Natur zu sein. Dafür spricht unter anderem die Tatsache, daß hierbei die Empfindlichkeit der Samenfäden durch den bereits wirkenden Reiz nur wenig in Anspruch genommen wird, und zur Erzielung der Unterschiedsschwelle eine etwa vierfache Steigerung des Reizes schon ausreichend ist, während dagegen bei der positiven Topochemotaxis sogar ein 200—400mal größerer Reiz dazu erforderlich ist. Diese relativ größere Feinheit der Unterschiedsempfindung scheint gerade ein Charakteristikum der phobotaktisch reagierenden Organismen zu bilden[1]); nach Pfeffer wird bei der Phobochemotaxis von *Bacterium termo* die Unterschiedsschwelle schon erreicht, wenn die Kapillarflüssigkeit nur viermal mehr Fleischextrakt enthält als die Außenlösung[2]). Aus dem eben angeführten Grunde muß man annehmen, daß auch die negative Chemotaxis der *Isoetes*-Samenfäden gegen H-, OH- und Metall-Ionen in gleicher Weise auf phobischer Reaktion beruht.

Man kann sich nun fragen, ob die von Buller beobachtete positive Chemotaxis der Farnsamenfäden gegen die verschiedensten Salzlösungen vielleicht eine phobotaktische Ansammlung in der Kapillarflüssigkeit darstelle[3]). Dann würde es nicht sehr schwierig sein, die wesentliche Abweichung meiner Resultate von den Bullerschen zu erklären, da ich bei der positiven Chemotaxis stets

---

1) Denn bei einer so weit gehenden Abstumpfung der Sensibilität durch den schon wirkenden Reiz kann, wie leicht ersichtlich, keine nennenswerte Ansammlung bezw. Abstoßung der Organismen in phobotaktischer Weise zustande kommen.

2) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 2, p. 635.

3) Buller hat zwar diese Frage offen gelassen (Annals of Botany, Vol. 14, p. 569).

eine typisch topotaktische Anlockung ins Auge faßte, und da zudem bei den kurzlebigen *Isoetes*-Samenfäden die phobotaktische Reaktion allein, wenn eine solche auch bestände, keine merkliche Ansammlung der Samenfäden in die Kapillare verursachen könnte.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität zu Tokyo ausgeführt. Es sei mir an dieser Stelle erlaubt, den Herren Professoren M. Miyoshi und J. Matsumura meinen tiefgefühlten Dank für die stetige Anregung und Unterstützung auszusprechen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 41

Autor(en)/Author(s): Shibata Keita

Artikel/Article: Studien über die Chemotaxis der Isoetes-Spermatozoiden. 561-610